

POB68 593.5. K 79

ПРОБ 98

2972/44

ANNALES

DU MUSÉE D'HISTOIRE NATURELLE DE MARSEILLE. — ZOOLOGIE

Tome 1^{er}

MÉMOIRE N° 4

DOCUMENTS

POUR

L'HISTOIRE EMBRYOGÉNIQUE

DES ALCYONAIRES

PAR

MM. les Prof^{rs} A. KOWALEVSKY et A.-F. MARION



MARSEILLE

TYPOGRAPHIE ET LITHOGRAPHIE CAYER ET C^o
Rue Saint-Ferréol, 57.

1883

DOCUMENTS

POUR

L'HISTOIRE EMBRYOGÉNIQUE DES ALCYONAIRES

BIBLIOGRAPHIE.

LACAZE-DUTHIERS : *Histoire naturelle du Corail*, 1864.

KOWALEVSKY : *Nablioudenia nat razvitiem Cœlenterata*. Moscou, 1873.

MARION : *Sur le développement des Clavularia*. Communication à la section de Zoologie de l'Assoc. franç. pour l'avancement des Sciences. Session de Montpellier, séance du 3 septembre 1879.

KOWALEVSKY : *Zur Entwicklungsgeschichte der Alcyoniden, Sympodium coralloïdes und Clavularia crassa*. Zoologischer Anzeiger, 22 septembre 1879.

OSC. HERTWIG et R. HERTWIG : *Die Cœlomtheorie*. Iéna, 1881.

KOWALEVSKY et MARION : *Sur le développement des Alcyonaires*. Comptes-rendus de l'Institut, septembre 1882.

G. VON KOCH : *Vorläufige Mittheilungen über die Gorgonien von Neapel und über die Entwicklung der Gorgonia verrucosa*. Bulletin de la station de Naples, vol. III, 4^e partie, septembre 1882.

PREMIÈRE PARTIE.

L'embryogénie des Alcyonaires réclame, plus encore peut-être que celle des autres Cœlentérés, de nouvelles recherches. Elle n'est pas d'ailleurs sans présenter de réelles difficultés. M. de Lacaze-Duthiers donnait une idée exacte des obstacles dont cette étude est hérissée, lorsqu'il décrivait, à propos de l'histoire naturelle du Corail, des larves déjà bien agiles dont les premiers stades évolutifs lui avaient échappé. L'un de nous, dans ses observations sur le développement des Cœlentérés, a figuré divers états larvaires de l'Alcyonium et des Gorgones, états dont la signification sera mieux comprise aujourd'hui, à la suite des recherches que nous allons exposer ici. Ces recherches furent entreprises à Marseille en 1879, mais ne purent être continuées alors bien longtemps. Reprises en 1882 dans le même lieu, elles ont pu porter successivement sur trois espèces qui se sont assez bien prêtées à l'étude embryogénique durant les mois de mai, juin, juillet.

En réunissant les faits constatés chez chacune de ces trois espèces, nous avons le tableau complet des principaux phénomènes qui président à la formation d'un Zooïde d'Alcyonaire. La segmentation de l'œuf qui jusqu'ici n'avait pu être reconnue, a été suivie sans interruption jusqu'au moment de l'organisation des deux feuilletts blastodermiques. On verra que nous avons pu ensuite pousser plus loin cette étude et que nos observations sont parfaitement concluantes en ce qui touche au mode de constitution de la couche dite mésodermique et des divers systèmes organiques.

Nous suivrons dans notre exposé l'ordre le plus favorable à la compréhension des phénomènes embryogéniques. Nous nous adresserons d'abord à une espèce de Clavulaire, puis au *Sympodium coralloïdes*, en dernier lieu à une seconde forme du premier genre.

§ I. — SUR LE DÉVELOPPEMENT DU *CLAVULARIA CRASSA*.

Les *Clavularia* de Quoy et Gaymard sont représentés par de petits cormus d'Alcyonaires composés de zooïdes assez longs portés sur des stolons plusieurs fois ramifiés. La colonne de ces zooïdes est rigide, soutenue par une couche dense de spicules calcaires et parcourue par huit sillons peu profonds. La partie supérieure des zooïdes correspondant aux tentacules et à la région œsophagienne est seule rétractile.

L'Alcyonaire décrit par Milne-Edwards et Haime sous le nom de *Cornularia crassa* (1) et figuré dans l'Atlas de la grande édition du Règne animal de Cuvier (Zoophytes, pl. LXV, fig. 3, 3 A, 3 B), s'éloigne du véritable *Cornularia cornucopiæ* et se trouve être un *Clavularia* que nous rencontrons assez fréquemment à Marseille dans diverses stations et notamment dans les anses de l'île de Ratoneau. Ses cormus sont fixés sur les rhizomes des *Posidonia Caulini* croissant à deux ou trois mètres de profondeur. Ce *Clavularia crassa* possède la curieuse propriété de pondre en fin juin des œufs à peine fécondés et non encore segmentés, tandis que tous les Alcyonaires dont la reproduction a été observée jusqu'ici, se sont montrés vivipares.

Le *Clavularia crassa* nous a donc fourni, on le comprend, des moyens exceptionnellement favorables pour observer les premiers phénomènes du développement, qui jusqu'à ce jour étaient restés cachés aux yeux des observateurs. Mais, avant de décrire ces phénomènes embryogéniques, nous devons exposer rapidement quelques remarques d'un ordre purement zoologique.

Nous venons de dire que l'identité de notre *Clavularia* des Posidonies avec le *Cornularia crassa* figuré par Milne-Edwards nous paraît certaine, bien que nous n'ayons encore dans la littérature scientifique que fort peu de renseignements sur les *Clavularia* des mers d'Europe. Dans un petit mémoire publié récemment (2), von Koch, après avoir fait une bonne étude d'une espèce du golfe de Siam, dit quelques mots d'un *Clavularia* du golfe de Naples qu'il désigne sous le nom de *Clavularia ochracea*. C'est la première fois que nous rencontrons cette appellation spécifique et il nous paraît fort plausible que l'espèce de Naples soit identique avec notre *Clavularia crassa* des Posidonies de Marseille. Toutefois nous devons laisser indécise cette question de synonymie, surtout depuis que nous avons

(1) *Histoire naturelle des Coralliaires* (suites à Buffon), vol. I.

(2) *Anatomie der Clavularia prolifera nebst einiger vergleichender Bemerkungen. Morphologisches Jahrbuch*. 1881, Band 7, Heft III.

découvert une autre Clavulaire que nous trouvons fixée, non plus sur les rhizomes des Zostères, mais sur les pierres du fond, de cinquante centimètres à un mètre sous l'eau, dans l'anse de Morgilet à Ratoneau. Au premier coup d'œil, ces *Clavularia*, à peine un peu plus pâles que les premiers, nous semblaient de même espèce; mais nous dûmes constater avec étonnement dès le milieu de juin qu'ils rejetaient des larves, alors que les cormus de *Clavularia* des Posidonies ne devaient pondre que des œufs, dans les derniers jours de juin.

Cette différence physiologique existant entre des cormus ovipares et des cormus vivipares, venant s'ajouter aux particularités de l'habitat, nous a portés à étudier comparativement avec plus d'attention les deux sortes de *Clavularia* du golfe de Marseille, et nous sommes arrivés à les considérer comme se rapportant à deux espèces différentes quoique très affines.

Nous conserverons le nom de *Clavularia crassa* (Milne-Edwards, sp. =? *Clavularia ochracea*, v. Koch) aux cormus vivant sur le *Posidonia Caulini*, et nous désignerons les autres sous le nom de *Clavularia petricola*, nov. sp. Notre planche numéro 1, dont les figures sont dues au pinceau habile de M. Ch. Penot, est consacrée en entier à l'étude zoologique de ces deux *Clavularia*.

La figure 1 représente, grandeur naturelle, un fragment de *Posidonia Caulini* sur lequel est fixée une colonie de *Clavularia crassa*. Les stolons s'anastomosent fréquemment et les zooïdes sont toujours assez longs. La figure 1 A montre trois de ces zooïdes grossis, pris sur une colonie femelle au moment où les œufs sont pondus. Ainsi que nous l'avons dit plus haut, cette ponte a lieu dans la dernière quinzaine de juin. Les colonies femelles sont reconnaissables à l'œil nu par la teinte plus foncée des zooïdes, apparence due en grande partie à la couleur rouge intense des œufs. La partie œsophagienne du zooïde se rétracte en s'invaginant dans le tube mésentérique, fortement encroûté de sclérites, et les œufs sont rejetés au milieu d'un amas glaireux qui les agglutine de manière à obstruer complètement la sortie du zooïde; peu à peu cependant l'amas se déprime, le zooïde peut le percer pour s'étaler au-dessus de lui. La figure 1 A donne l'aspect de ces deux états.

Le *Clavularia petricola* dont on voit, figure 2, une colonie choisie parmi les plus denses, montre des stolons plus simples et des zooïdes ordinairement plus pâles et moins hauts. Souvent les cormus du *Clavularia petricola* sont précaires et ne montrent que trois ou quatre tiges rampantes au-dessus desquelles s'élèvent à peine de petits zooïdes, prenant au moment de leur contraction une forme presque globuleuse. D'autres fois, cependant, des bouquets de zooïdes claviformes se groupent à peu près comme chez le *Clavularia crassa*. (Voyez fig. 2 et un groupe de zooïdes grossis, fig. 2 A.)

Il est facile de s'assurer que les zooïdes ordinairement plus trapus du *Clavularia*

petricola ont aussi une colonne plus rugueuse et plus robuste, ce qui s'accorde bien avec le mode d'existence de ces Alcyonaires plus exposés au choc de la vague que les Clavulaires des Posidonies. L'étude microscopique des téguments confirme cette remarque. Une description complète des sclérites qui encroûtent les téguments ectodermiques de ces êtres serait impossible. Nous ne pouvons même figurer toutes les formes de ces sclérites. Il n'y a pas de régularité absolue dans le façonnement des concrétions calcaires de l'organisme des Alcyonaires; cependant, suivant les types spécifiques, on reconnaît un faciès général qui subsiste malgré les variations d'ordre secondaire dans les contours. On peut également, suivant les espèces et les régions du Polype, distinguer des différences dans les dimensions des corpuscules.

Nous avons choisi quelques formes de sclérites parmi les plus ordinaires chez les deux espèces, et nos figures de la planche I les représentent comparativement sous le même grossissement.

Les figures 1 B se rapportent aux sclérites de la partie non rétractile de la colonne du *Clavularia crassa*. Les sclérites, figure 2 B, sont les mêmes corps chez le *Clavularia petricola*, manifestement plus épais.

Les figures 1 C et 2 C représentent les sclérites de la région tentaculaire chez les deux espèces. Ici, encore, le *Clavularia petricola* est mieux armé. L'inverse semble au contraire se montrer dans les stolons. Les figures 1 D dénotent que les stolons des colonies de *Clavularia crassa*, moins exactement appliqués que ceux du *Clavularia petricola*, attachés du reste à des corps souples et mobiles comme les frondes des Posidonies, contiennent des sclérites plus épais et de toutes manières plus robustes (comparez les figures 1 D et 2 D).

Les particularités que nous signalons ici sont peut-être d'importance minime au point de vue morphologique. L'un de nous a eu l'occasion d'en constater d'analogues chez deux formes d'*Alcyonium* (*Alcyonium palmatum* des fonds vaseux et *Alcyonium palmatum acaule* des fonds coralligènes) (1) sans les consacrer par un terme spécifique nouveau. Nous avons ici, à propos des Clavulaires, un élément de plus, un phénomène biologique important qui, ailleurs, dans d'autres groupes, aurait incontestablement une valeur assez considérable; nous voulons dire la viviparité régulière des Clavulaires pétricoles, opposée à l'oviparité constante des *Clavularia* des Posidonies. Cela seul suffirait pour admettre une espèce physiologique, en l'absence de toutes différences morphologiques.

Nous ne devons pas nous attarder plus longtemps sur ce sujet qui n'a dans notre étude qu'une importance secondaire. Nous avons voulu seulement définir

(1) MARION : *Deux jours de dragage dans le golfe d'Alger*, Revue des Sciences naturelles de Montpellier. T. VII, n° 2, p. 137-164. Pl. 6, 7, 8 et 9.

avec quelque exactitude les espèces sur lesquelles nos observations embryogéniques ont porté. La marche que nous avons adoptée nous conduit à nous occuper d'abord du *Clavularia crassa* ou Clavulaire des Posidonies sur laquelle nous pourrions reconnaître les premiers actes du développement. En effet, dans la dernière semaine de juin, ainsi que nous l'avons déjà dit, les colonies femelles de *Clavularia crassa* fixées dans les anses de Ratoneau, rejettent par l'ouverture buccale des masses muqueuses qui se prennent en gelée et englobent un nombre assez considérable d'ovules arrivés à maturité complète. La plupart de ces œufs gardent encore en un point de leur surface des restes de leur follicule (capsule cellulaire de l'œuf du corail : Lacaze-Duthiers).

Notre figure 1, planche II, représente l'un de ces œufs dégagé de l'amas glaireux. Cet œuf est vu sous un faible grossissement (100/1) et par transparence. La masse vitelline est contenue par une fine pellicule sur laquelle est appliquée une sorte de calotte formée par des amas cellulaires, derniers vestiges du follicule. Plus extérieurement, la substance glaireuse est stratifiée en couches concentriques irrégulières, contenant des débris de cellules, et rappelant les dépôts cuticulaires, c'est-à-dire les sécrétions épithéliales, des divers Cœlentérés.

Observés immédiatement après la ponte, les œufs n'offrent plus aucune trace de la vésicule germinative. Cet élément de l'ovule s'est déjà détruit, mais le noyau de l'œuf qui doit lui succéder ne se laisse révéler par aucun des réactifs ordinairement employés dans ce genre de recherches. C'est là une particularité physique et histo-chimique fort remarquable, contre laquelle nous nous sommes constamment heurtés plusieurs années consécutives, alors que nous observions des œufs récemment rejetés par les Clavulaires, dans le but spécial de colorer les noyaux qui doivent présider aux premiers phénomènes évolutifs. Nous allons voir en effet que cette difficulté de teindre les éléments nucléaires persiste durant les premières périodes de la segmentation.

L'œuf fécondé semble demeurer quelque temps sans se diviser. Aussitôt après la ponte, une coupe de l'ovule traitée par l'acide osmique, par la liqueur de Kleinenberg ou par l'acide chromique et colorée par le carmin boracique, ne montre aucun élément nucléaire, mais laisse reconnaître une zone périphérique protoplasmique finement granuleuse, zone d'ailleurs assez mince et entourant une masse centrale de vitellus nutritif chargée de globules graisseux. La figure 2, planche II, reproduit assez exactement une coupe de cette nature. Les premiers phénomènes du développement se sont révélés à nous sur des coupes d'un aspect complètement différent. Nous en reproduisons une, figure 3, sous un grossissement assez fort (170/1) et d'après un dessin fait exactement à la chambre claire. Il est tout aussi impossible de distinguer aucun noyau. Nous ne mettons évidemment pas un instant en doute leur existence, mais nous insistons sur ce fait

pour provoquer de nouvelles tentatives à l'aide d'agents peut-être mieux choisis, et aussi pour avoir l'occasion de dire que ces éléments nucléaires ont dû changer de constitution, lorsqu'un peu plus tard ils se laissent aisément colorer par les procédés ordinaires. Mais si les noyaux ne se manifestent point à ce stade inaugural, il n'en est pas moins certain que la masse vitelline est devenue le siège de mouvements énergiques. On n'a plus sous les yeux un simple amas graisseux concentrique à une zone granuleuse assez nettement délimitée comme sur la coupe (fig. 2) de l'œuf récemment pondue.

Des masses cunéiformes d'une teinte plus transparente s'enfoncent dans une substance finement ponctuée. Des fragments se détachent de ces sortes de coins et se réunissent vers le centre. Des lignes rayonnant de ce centre jusqu'à la périphérie se montrent assez clairement par place. Il semble bien que l'ovule est sous l'influence de diverses forces qui pétrissent sa substance. Ce n'est point là cependant encore une véritable segmentation, mais il est évident que ce phénomène ne va pas tarder à se déclarer. Nous avons pu assister à ses premières manifestations et les suivre pas à pas sur un œuf vivant. Le moment précis doit être mentionné, car il s'agit d'un acte embryogénique important, demeuré jusqu'ici ignoré des naturalistes, d'ailleurs essentiellement fugace. Nous donnerons aussi quelques dates pour diriger nos confrères dans leurs propres recherches.

Les colonies femelles de *Clavularia crassa*, dont nous nous occupons, ont toujours offert une parfaite régularité dans leurs fonctions reproductrices lorsque nous les observons dans les conditions naturelles de leur existence. Tous les cormus recueillis en mer, à Ratoneau par exemple, aux diverses époques de l'année, se montraient uniformément au même stade, circonstance qui rend encore l'étude embryogénique plus difficile, puisque l'on ne peut guère compter sur des individus tardifs pour compléter l'observation d'un stade que toutes les colonies franchissent dans le même temps.

Du 1^{er} au 8 juin, les œufs sont encore contenus dans la cavité mésentérique et possèdent une vésicule germinative bien apparente. Du 10 au 20 juin, un peu plus tôt ou un peu plus tard, suivant l'état climatérique de l'année, ces œufs sont pondus dans les conditions que nous venons d'indiquer et leur segmentation s'effectue immédiatement après la ponte.

L'éclosion des larves a lieu du 1^{er} au 7 juillet. Elle ne dure que peu d'instant. Quelques heures après les premières éclosions, les larves se voient partout, rampant sur les rhizomes des Posidonies qui portaient les colonies mères et l'on rechercherait vainement le lendemain un seul individu encore muni de l'amas glaireux dans lequel les œufs étaient renfermés. On comprend aussi combien il est difficile de suivre toutes les phases du phénomène. Nous nous attacherons à décrire ici les premiers temps.

Le 17 juin, à cinq heures du soir, un ovule fut pris dans l'amas glaireux rejeté par un zooïde faisant partie d'une colonie femelle mise dans l'aquarium depuis la veille. Cet œuf placé sous le microscope, dans un verre de montre assez creux pour contenir une quantité d'eau de mer convenable, manifesta brusquement une sorte de fendillement périphérique. Nous avons reproduit par la figure 4, planche II, l'aspect que nous avons sous les yeux. A l'un des pôles de l'œuf, deux bosselures se montraient et semblaient croître à vue d'œil. A mesure que leur saillie augmentait et que les sillons qui les limitaient s'accroissaient, leur contenu devenait hyalin, comme si un protoplasme évolutif se détachait de la masse de l'ovule pour se grouper à la périphérie. On ne voyait d'abord que deux bosselures; cinq minutes après le début du phénomène, deux autres saillies se détachaient une à chaque bord de la zone active. Cet état est représenté par la figure 5. — Les mouvements s'accélérent encore, et un quart d'heure après les premières saillies, nous avons sous l'objectif le même œuf tel qu'il est dessiné (fig. 6). — On reconnaît que la segmentation a toujours son siège principal au point où elle s'est d'abord manifestée, mais qu'elle a rayonné en descendant sur toute la surface de l'œuf. C'est là déjà une indication parfaitement significative. Elle nous confirme dans l'idée que l'ovule de ces Alcyonaires est un ovule chargé de vitellus inerte, de substances nutritives ou deutoplasmiques. Ce pôle de fendillement est presque une cicatrice.

Nous n'avons pu, malgré de nombreux essais effectués à deux années différentes, voir les noyaux qui président à ces divisions de l'ovule. Ces noyaux doivent être extraordinairement petits. Ils gardent ce caractère à des stades plus avancés, alors qu'ils deviennent visibles.

La difficulté même que nous rencontrons à les rendre apparents par les réactifs ordinaires usités, prouve bien que leur énergie mécanique doit être faible et les seules observations que nous venons d'exposer suffiraient pour nous faire admettre que les premiers noyaux, incapables d'amener une division totale et bien franche, ont dû émigrer vers la périphérie de l'œuf, se grouper même en un seul point, se subdiviser et déterminer enfin une brusque segmentation périphérique. Des processus analogues se montrent chez les Arthropodes, sous l'influence de causes semblables. Les embryogénistes ont compris la signification de ces phénomènes et nous ne croyons pas nécessaire d'insister sur l'idée qu'ils dépendent de particularités physiologiques dont tous les types organiques sont susceptibles.

Reprenons la description des stades segmentaires successifs. Un quart d'heure après les premiers fendillements, l'ovule présente à l'extérieur un aspect morulaire complet; toute la surface est couverte de saillies indiquant des balles de segmentation séparées par des sillons assez profonds; la figure 7 représente ce stade. Le nombre des cellules n'a pas été exactement déterminé, mais il en existe au moins

douze, et il nous est arrivé de voir des œufs chez lesquels la segmentation semblait à peine atteindre le moment où elle intéresse toute la masse du vitellus, et qui comptaient seize balles saillantes. De toutes manières, il est incontestable que l'œuf ne se divise pas d'abord en deux parties ; il faut reconnaître, en outre, que cette rapide segmentation, qui donne à l'ovule en moins d'une demi-heure l'aspect framboisé, ne pénètre pas encore jusqu'au centre. La figure 8 nous représente le même œuf (de la fig. 7) coupé après action des réactifs et de la paraffine, qui ont légèrement contracté sa masse ; aussi, bien que le grossissement soit 170/1 au lieu de 100/1, les dimensions demeurent à peu près les mêmes. Cette coupe montre clairement que les sillons séparant les bosselures de segmentation n'intéressent encore que la région périphérique ; il est aisé de reconnaître en même temps que la zone externe de l'ovule est constituée par un vitellus dense, granuleux, se chargeant facilement de substances colorantes, tandis que la partie centrale se manifeste sous l'aspect de globules irréguliers, hyalins, formant une masse plus fluide et plus riche en éléments gras.

Les *Clavularia crassa* nous fournissent ainsi bien clairement les preuves de la segmentation ; nous suivrons les stades postérieurs d'une manière complète, sans aucune interruption, chez le *Sympodium coralloïdes* ; il nous suffira de dire ici que ces actes embryogéniques concordent parfaitement dans les deux types. La figure 9 donne, par exemple, un œuf de *Clavularia crassa* plus avancé, dont toute la masse est segmentée ; dans les figures 10 et 11, la division du vitellus complète a produit une assise de cellules périphériques et une masse de cellules centrales. Les feuilletts blastodermiques vont s'organiser ; mais il nous sera plus aisé de décrire ces phénomènes chez le *Sympodium coralloïdes*, dont les œufs subissent toute leur évolution dans l'intérieur du corps de la mère, et à propos desquels, par conséquent, on ne pourra invoquer aucun phénomène anormal dû à la captivité.

§ II. — DÉVELOPPEMENT DU *SYMPODIUM CORALLOÏDES*.

Le *Sympodium coralloïdes* est plus hâtif dans sa reproduction que les Clavulaires ; déjà, du 18 au 20 mai, on trouve dans les zooïdes de cet Alcyonaire des œufs en pleine segmentation. Dans la première semaine de juin, les larves s'y montrent avec leurs deux couches blastodermiques ; elles éclosent et abandonnent les colonies ordinairement du 10 au 15 juin. Il est aisé de se procurer à Marseille le *Sympodium coralloïdes* ; il recouvre fréquemment les rameaux des Gorgones des fonds coralligènes, qui ne semblent point trop gênées par son parasitisme ;

toutefois, on trouve dans les sables vaseux, un peu en dehors de la station ordinaire des Gorgones, des touffes rabougries que le *Sympodium* a complètement détruites, et il est curieux de constater que le plus souvent les *Sympodium* de ces régions ont des tissus plus mous, moins encroûtés de sclérites, et en même temps plus épais que ceux des zooïdes qui habitent les fonds coralligènes. De même, les *Alcyonium* des fonds coralligènes s'offrent à nous avec des particularités différentes de celles que revêtent les colonies des fonds vaseux.

La fécondation et l'organisation de la larve se réalisant, chez le *Sympodium*, dans la cavité mésentérique de la mère, il est clair que l'on trouve de grandes difficultés à surprendre les premiers phénomènes de la segmentation, qui semble d'ailleurs aussi rapide chez cette espèce que chez les *Clavularia crassa*.

L'œuf le moins avancé que nous ayons pu rencontrer est représenté figure 12 et figure 12 A, sur ses deux faces, tel qu'il se montrait avant l'action des réactifs. Toute la masse vitelline est divisée; on peut dire que la segmentation est dès ce moment complète. Elle est même plus avancée que celle offerte par l'ovule, figures 7 et 8, du *Clavularia crassa*, en ce sens que les balles de segmentation pénètrent en coin jusqu'au centre de l'œuf, les sillons s'étant accentués bien plus que dans le stade précédent des Clavulaires. Les figures 12 B, 12 C et 12 D, se rapportent à ce même œuf de *Sympodium*, rapetissé par l'action des réactifs et de la paraffine, et débité en coupes; dans les figures 12 C et 12 D, les balles de segmentation ne forment que deux assises; il semble bien sur la figure 12 B qu'il existe une cellule centrale, mais en réalité cet élément central doit appartenir à l'une des cellules périphériques dont la partie interne a été rencontrée par le rasoir. On croit reconnaître par places quelques taches claires correspondant, sans doute, à des noyaux en voie de condensation; la masse vitelline paraît plus homogène ici que dans le stade de l'œuf des Clavulaires, toutefois, les distinctions entre un vitellus périphérique et un vitellus central ne vont pas tarder à se manifester au stade segmentaire suivant.

L'œuf figure 13 est composé d'un plus grand nombre de cellules, et, en outre, ces cellules se sont uniformisées. Sur la coupe de ce même œuf (fig. 13 A), on voit que les parties internes de ces cellules cunéiformes ont été le siège de l'accumulation du vitellus nutritif grasseux, et qu'à la suite de ce phénomène, une segmentation transversale a séparé ces portions internes de la périphérie. A ce moment, l'œuf comprend deux zones nettement distinctes, dont le rôle peut être défini; la région externe correspond déjà à une zone ectodermique et la partie centrale à un endoderme primitif.

A dater de ce stade, l'œuf conserve les mêmes caractères tout en subissant une multiplication rapide des cellules constitutives. Telles sont bien les particularités des deux œufs représentés figure 14 et figure 15; dans la coupe figure 14 A, la

zone périphérique est déjà un ectoderme assez net, les cellules à vitellus gras de la partie centrale sont aussi plus nombreuses et occupent un espace plus nettement limité; dans la coupe figure 15, la segmentation est arrivée à son terme, sans que la structure des deux régions ait été modifiée. Il importe de remarquer que les noyaux des cellules ne se laissent pas encore teindre par les réactifs; ils deviennent, au contraire, très nets, malgré leur petitesse, au stade suivant représenté par la figure 16. Tandis que, sur cette coupe, les éléments ectodermiques périphériques sont disposés en une couche épithéliale de plus en plus régulière, et que les cellules endodermiques sous-jacentes participent à la même impulsion, les contours des cellules centrales deviennent moins nets et ces éléments se creusent même de vacuoles: ce sont les phénomènes préparatoires à la constitution de l'embryon représenté en coupe figure 17. Dans celle-ci, l'ectoderme est une véritable couche épithéliale simple; au-dessous, l'endoderme est constitué par des éléments disposés en une rangée régulière englobant une masse vitelline en voie de dégénérescence grasseuse, dans laquelle les contours des cellules deviennent de plus en plus confus et où les noyaux eux-mêmes disparaissent. La partie centrale s'est donc dédoublée en un feuillet endodermique et un vitellus nutritif de réserve. Déjà, entre l'ectoderme et l'endoderme, une ligne très nette se dessine sous l'influence des réactifs, et indique le dépôt de la lamelle fondamentale qui va limiter l'endoderme, et nous permettre de déterminer ce qui appartient à l'ectoderme durant le cours de ses différenciations toujours plus complexes. Cette *lamelle fondamentale* ou *membrana propria* est incontestablement une formation de l'endoderme; nous la verrons bientôt s'accroître et devenir un excellent point de repère entre les deux feuillets blastodermiques. — A un stade un peu plus avancé, l'embryon encore contenu dans l'enveloppe chorionnaire prend une forme de plus en plus ovoïde, les cellules de l'ectoderme se multiplient rapidement, tandis que les éléments de l'endoderme demeurent plus volumineux; les deux feuillets peuvent être ainsi aisément reconnus par transparence dans la figure 17 A; la masse vitelline centrale emplit encore toute la cavité de l'embryon.

La figure 18 donne un embryon chez lequel cette masse vitelline commence à être absorbée de manière que des vides se montrent dans la partie centrale; ce phénomène s'accroît davantage en réalisant l'aspect de la figure 19. Si l'on fait une coupe longitudinale d'un embryon arrivé à cet état (fig. 20), on voit, sous l'ectoderme déjà muni de cils vibratiles et dont les cellules très serrées sont encore rangées en une seule couche, un endoderme bien régulier, et quelques îlots de vitellus nutritif épars, mais amassés de préférence dans la petite portion de l'embryon. Quelques véritables cellules demeurent dans cette cavité nutritive comme un reste des éléments endodermiques primitifs centraux, les unes appliquées contre l'endoderme, les autres rangées en une sorte de lame épithéliale

irrégulière ; du reste, ces ébauches épithéliales sont destinées à disparaître à leur tour, et ne participent en rien aux formations organiques de l'animal.

Immédiatement après leur éclosion, les larves se montrent avec une forme régulièrement ovoïde (fig. 22), et contiennent encore des proportions assez grandes de vitellus de réserve ; elles demeurent pendant quelque temps dans la chambre mésentérique de la mère, nageant activement à l'aide des cils dont elles sont couvertes, et portant en avant, dans leur progression, leur plus grosse extrémité. Aussitôt après la ponte, ces larves prennent un aspect vermiforme (fig. 23) ; elles gardent une certaine quantité de globules nutritifs amassés aux deux bouts ; mais chassés sans doute par les battements des cils du feuillet interne, on voit ces corpuscules se mouvoir avec rapidité au sein d'un liquide qui remplit toute la cavité. A ce moment, l'ectoderme, sur une coupe, montre plusieurs couches de noyaux (fig. 23 A) ; les cellules endodermiques se sont chargées de globules gras, ont pris un aspect en massue, et, entre les deux feuillets, la lamelle fondamentale s'accroît, s'épaississant et s'infléchissant suivant les mouvements de l'endoderme. *La vie errante de la larve est assez courte, de telle sorte que la dispersion des espèces ne saurait être très active sans l'intervention des courants ;* trois ou quatre jours après la ponte, les larves se fixent par leur gros bout, qui semblait être la région céphalique lorsqu'on voyait leur manière de progresser. Dans cette grosse extrémité, l'ectoderme forme une couche plus épaisse ; il s'aplatit, se soulève même en un point central, pendant que le corps se raccourcit. Les figures 24, 25, 26 et 27, montrent diverses phases successives de la fixation.

Le petit bout se déprime à son tour ; il constitue une plaque ectodermique (fig. 28) sur laquelle persiste fréquemment un bouton (fig. 29). La figure 28 représente une coupe verticale un peu tangentielle, d'une larve fixée, au moment où, au pôle supérieur, la lame ectodermique s'est épaissie par des multiplications cellulaires, et cette même lame s'infléchit par une invagination de plus en plus accentuée ; ce phénomène correspond à la formation de l'œsophage. L'endoderme est refoulé en même temps que l'ectoderme. La figure 30 indique la première ébauche de cet œsophage. Dans la coupe verticale d'une larve plus âgée (fig. 31), l'œsophage est arrivé à peu de chose près au terme de son refoulement, mais le fond du sac qu'il délimite n'est pas encore percé et il ne communique donc pas avec la cavité nutritive primitive, dans laquelle restent de petits amas vitellins. L'endoderme s'est soulevé en divers points ; la lamelle fondamentale l'a suivi, et des rudiments de cloisons se sont ainsi dessinés, en même temps que d'autres phénomènes de différenciation histologique avaient leur siège dans la couche ectodermique. Si l'on dissocie les éléments d'une larve fixée, arrivée à ce stade, on trouve (fig. 28 A) des cellules ectodermiques *c, c, c*, ayant déjà les caractères des corps épithélio-nerveux ou épithélio-musculaires, des cellules endo-

dermiques *a, a, a*, dont quelques-unes (*a'*) sont unies par la substance qu'elles sécrètent — substance de la lamelle fondamentale, — et enfin des cellules musculaires endodermiques *b*.

Les cloisons mésentériques apparaissent précocement, nous l'avons dit, chez le *Sympodium*, à mesure que la larve se fixe, et avant même que le refoulement œsophagien se soit manifesté; elles correspondent à des plis de l'endoderme que suit la lamelle fondamentale, et dans l'intérieur desquels se dépose une substance gélatineuse exsudée par les cellules ectodermiques. Cette particularité est reconnaissable par exemple sur la coupe transversale figure 32 B; elle était aussi visible sur la coupe figure 31; ces cloisons mésentériques, chez le *Sympodium*, se forment dès le début avec une parfaite régularité; les plis endodermiques se produisent de manière à constituer immédiatement les huit cloisons caractéristiques des Alcyonaires. Dans la figure 29, qui nous montre l'aspect d'une larve fixée depuis peu, dont le sac œsophagien n'est pas encore percé, mais garde le bouton de la petite extrémité des larves errantes, les huit cloisons sont déjà bien régulières et à peu près complètes. La figure 32 est celle d'un zoïde plus avancé, dont le sac œsophagien est percé, et dont les tentacules se dessinent autour de la bouche comme des mamelons simples correspondant aux espaces compris entre deux cloisons. Une coupe transversale de ce jeune zoïde, menée dans la région œsophagienne (fig. 32 A), est instructive; l'œsophage se montre dans la partie centrale avec des cellules disposées sur plusieurs rangs, qui dans les parties libres, apparaissent finement granuleuses; les cloisons semblent très minces, et comme formées seulement par la lamelle fondamentale; l'endoderme les tapisse d'une mince couche cellulaire, tandis que ce feuillet est bien plus épais sur la partie qui s'applique contre l'ectoderme des parois du corps. Cet ectoderme est d'ailleurs complètement transformé; ses cellules ont exsudé une substance gélatineuse qui s'est interposée entre elles, en les disjoignant et en s'accumulant surtout dans la région profonde la plus voisine de la lamelle fondamentale. Ce phénomène est reconnaissable sur la figure 32 A, malgré le faible grossissement; il est aussi visible sur la figure 32 B, mais il nous paraît tellement important que nous reproduisons ici, dans le texte, sous un fort grossissement (800/1), l'aspect de cette coupe transversale dans les parois du corps d'un jeune *Sympodium* fixé depuis peu (fig. A).

La question que nous examinons ici touche à la détermination de la nature véritable de la couche dite mésodermique chez les Cœlentérés. Nous pensons que ce prétendu mésoderme n'est qu'une différenciation des feuilletts blastodermiques élémentaires, et que par exemple, la couche profonde de l'ectoderme, souvent appelée mésoderme, n'est bien réellement qu'une substance gélatineuse conjonctive, sécrétée par l'ectoderme, et dans laquelle émigrent des éléments cellulaires. Nous assistons pour ainsi dire à ce phénomène en examinant la figure A.

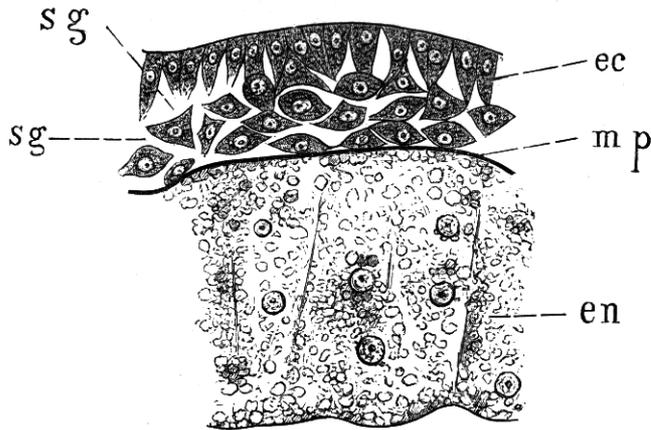


FIGURE A.

Coupe transversale d'un jeune *Sympodium*, peu de temps après sa fixation. Grossissement $\frac{400}{1}$.

en, endoderme; ec, ectoderme; mp, lamelle fondamentale limitant les deux feuillets; sg, substance gélatineuse sécrétée par l'ectoderme et disjoignant ses cellules.

L'endoderme y est indiqué par de grandes cellules à contours confus, chargées de globules graisseux; la lamelle fondamentale sécrétée par cet endoderme est nettement tracée; toute la région située en dehors de cette lamelle, qui n'est elle-même qu'une sorte de cuticule interne ou de membrane basale, appartient à l'ectoderme qui doit se différencier en tissus complexes. Dans cet ectoderme, au début, toutes les cellules étaient pressées les unes contre les autres; mais, peu à peu, une substance gélatineuse conjonctive est exsudée par ces cellules dont une portion est demeurée appliquée contre la cuticule externe pour former un revêtement épithélial; tandis que d'autres, subissant une sorte de migration, se sont enfoncées plus profondément dans le feuillet externe, là où cette substance gélatineuse s'amassait. C'est à cette partie profonde de l'ectoderme que l'on a souvent appliqué, mais d'une manière tout-à-fait fautive, le nom de mésoderme des Cœlentérés. La gélatine produite par l'ectoderme parvient également dans les plis de l'endoderme constituant les cloisons, de telle sorte que l'axe de ces lames est bien de nature ectodermique, comme nous le dit M. de Lacaze-Duthiers dans sa belle étude du Corail, mais il est limité par la lamelle fondamentale contre laquelle s'appliquent à l'intérieur les éléments histologiques différenciés de l'endoderme, les grands muscles longitudinaux des cloisons, et les cellules nerveuses endodermiques. De leur côté, les cellules de l'ectoderme doivent constituer dans le tronc, des muscles circulaires, des éléments sensitifs, toutefois ces différenciations chez les

larves normales de *Sympodium* sont relativement tardives et précédées par une production hâtive de sclérites.

Peu de temps après la formation des tentacules simples, on voit, à l'intérieur de quelques-unes des cellules ectodermiques migratives, descendues dans la partie profonde au sein de la substance gélatineuse, apparaître à côté du noyau de petits corps réfringents, qui sont des concrétions calcaires indiquant l'origine des premiers sclérites. Sur la figure 33, ce phénomène est bien visible. La production des sclérites procède avec rapidité; lorsque les jeunes zooïdes commencent à montrer les pinnules de leurs tentacules, les sclérites ont atteint de grandes dimensions, les cellules ectodermiques se sont groupées à la périphérie en formant une ou deux assises; la masse gélatineuse a pris une grande épaisseur, elle englobe des cellules, elle contient à sa base des éléments musculaires transverses ectodermiques, mais les corps les plus importants sont incontestablement les sclérites, ainsi qu'on le remarque sur la figure 34.

Nous pouvons donner, sous de plus faibles grossissements, une coupe d'ensemble verticale, passant à peu près par le centre d'un zooïde de *Sympodium* possédant déjà ses tentacules pinnés, c'est-à-dire ayant réalisé toutes les différenciations histologiques et anatomiques caractéristiques des Alcyonaires prototypiques isolés. Cette coupe (fig. 35) montre à l'intérieur du sac œsophagien toute la partie supérieure de la colonne, c'est-à-dire la région tentaculaire rétractée. L'œsophage est nettement reconnaissable (α) à sa couche épaisse de cellules vibratiles reproduisant l'aspect de l'œsophage coupé en travers dans la figure 32 A; l'endoderme tapisse intérieurement l'œsophage et s'élève en masse mamelonnée dans le fond de la cavité mésentérique. La lamelle fondamentale se reconnaît partout nettement entre l'endoderme et l'ectoderme. Le dépôt de substance gélatineuse dans l'ectoderme a atteint des proportions considérables, principalement dans la région moyenne de la colonne; en ce point, les sclérites sont nombreux et volumineux. La couche épithéliale ectodermique y est très mince et elle ne comprend guère qu'une assise de cellules; d'autres éléments cellulaires sont épars dans la masse gélatineuse. Au point où la larve s'est fixée, et qui constitue en ce moment un véritable disque pédieux, les cellules ont presque complètement disparu, et l'on reconnaît une lame externe cuticulaire assez dense, qui correspond au mucus fixateur sécrété par l'ectoderme primitif. Par contre, sur les bords du pied, mais principalement sur un des côtés de la coupe, la partie externe (zn) de l'ectoderme est encore constituée par de nombreuses assises cellulaires dans lesquelles l'activité nutritive semble puissante, et il est permis de supposer que ces amas cellulaires ectodermiques de la base du polype correspondent aux phénomènes prochains de bourgeonnement, et qu'ils représentent les points où la cormogénèse doit commencer.

Il est donc bien clair à nos yeux que ces différences dans les diverses régions de l'ectoderme, que les proportions variables des couches qui le composent, sont des phénomènes histologiques qui ne peuvent être comparés à l'élaboration d'un mésoderme embryonnaire; nous persistons à considérer comme de nature purement ectodermique la portion située en dehors de la lamelle fondamentale.

Une coupe longitudinale telle que celle figurée ici ne peut nous renseigner suffisamment sur la disposition des couches musculaires de l'animal; elle est cependant concluante pour ce qui concerne la musculature de la région tentaculaire. La figure 35 montre les tentacules rétractés dans l'œsophage, avec leur ectoderme à grandes cellules; l'un de ces tentacules a été coupé transversalement, les autres sont en coupe longitudinale; dans les deux cas, on peut reconnaître que les muscles longitudinaux de ces tentacules ne sont plus comme le long des cloisons une dépendance de l'endoderme, mais qu'ils sont situés en dehors de la lamelle fondamentale et qu'ils appartiennent par conséquent à l'ectoderme; ils occupent déjà cette place au sommet de la colonne (*ml*). Inversement les muscles transverses (*mt*) ou annulaires sont à l'intérieur de la lamelle fondamentale, dans les tentacules, et par conséquent de nature endodermique. Ces observations concordent complètement avec ce que nous a montré la structure histologique des Actiniadées. Dans les Actinies, comme dans les Alcyonaires, la musculature comprend dans la région tentaculaire des muscles longitudinaux ectodermiques et des muscles transverses endodermiques, et dans la colonne, de grands muscles longitudinaux des cloisons d'origine endodermique et des muscles annulaires ectodermiques appliqués contre la lamelle fondamentale. Dans quelques types d'Actiniadées, dont la colonne prend un développement exceptionnel, des muscles circulaires complémentaires (par exemple chez les *Calliactis*) se groupent dans l'épaisseur de la couche gélatineuse, particularité qui peut exister chez les Alcyonaires.

Il est inutile de pousser plus loin l'étude du développement normal du *Sympodium coralloïdes*, car nous avons atteint un stade auquel l'animal est définitivement constitué.

§ III. — OBSERVATIONS SUR LES PHASES LARVAIRES DES *CLAVULARIA PETRICOLA*.

L'étude que nous venons de faire du développement normal des *Sympodium* nous dispense de donner des détails sur les premières phases embryonnaires des

Clavulaires pétricoles; nous nous sommes déjà servis de l'espèce ovipare des Posidonies, — *Clavularia crassa*, — pour élucider les phénomènes de la segmentation; nous reprenons l'histoire de ce genre au moment où la larve est formée, en nous attachant surtout aux larves des Clavulaires pétricoles, qui ne nous semblent pas d'ailleurs différer notablement des autres dans leurs élaborations histologique et anatomique. Nous avons dit que les *Clavularia crassa* des Posidonies pondaient des œufs dans la première semaine de juin et que ces œufs donnaient des larves un mois après; la reproduction du *Clavularia petricola* est plus précoce et semble mieux correspondre aux époques du *Sympodium*. Du 15 au 20 juin, les *Clavularia* fixées sur les pierres de la calanque du Morgilet rejettent des larves qui sont reconnaissables à la forme grêle de leur corps (fig. 41); c'est là d'ailleurs la seule différence que l'on puisse constater à un examen superficiel entre ces larves et celles de *Sympodes*. Pourtant, en les examinant avec quelque attention et par simple transparence, on croit reconnaître une structure plus complexe de l'ectoderme et des traînées longitudinales nombreuses qui semblent indiquer des cloisons primitives; l'étude microscopique des coupes de ces larves traitées par des réactifs appropriés, acide osmique, acide chromique, etc., vient confirmer ce soupçon. La figure 41 A correspond à une coupe transversale dans le gros bout d'une de ces larves de Clavulaire pétricole; entre l'endoderme et l'ectoderme, la lamelle fondamentale est indiquée, l'endoderme lui-même est représenté par de grosses cellules claviformes pleines de grandes vacuoles graisseuses; à ces cellules adhèrent des amas assez volumineux d'éléments vitellins de réserve. L'ectoderme a atteint une épaisseur et une différenciation histologique que n'offraient pas les larves de *Sympodium*; nous avons vu que chez ces dernières le premier phénomène consistait en l'exsudation d'une masse gélatineuse qui disjoignait les cellules et en l'apparition des sclérites; chez les Clavulaires, par contre, les cellules de l'ectoderme se multiplient, demeurent pressées les unes contre les autres, se prolongent par des filaments basilaires; au milieu d'elles, des nématocystes nombreux apparaissent dans la zone périphérique de l'ectoderme, où les cellules semblent présenter une portion renfermant du protoplasme granuleux.

Une coupe longitudinale dans la même région (fig. 41 c) offre les mêmes particularités. L'ectoderme chez ces larves prend donc promptement tous les caractères d'un ectoderme d'Actiniaire avec ses cellules urticantes, ses éléments épithélio-musculaires et épithélio-nerveux, tandis que la formation des sclérites ne doit se manifester que plus tard. Dans la région moyenne du corps et dans le petit bout (fig. 41 B), l'ectoderme, sur une coupe transversale, montre la même structure; il est seulement moins épais. Mais l'endoderme apparaît formé par des cellules à contours plus nets, groupés le long de fausses cloisons, qui ne sont

en réalité autre chose que des dépôts de substance gélatineuse sécrétée par ces cellules endodermiques, se rattachant à la lamelle fondamentale, et s'unissant ensuite complètement avec elle, ou se détruisant. Après une vie errante, notablement plus longue que chez les *Sympodium*, les larves des *Clavularia petricola* se fixent par leur gros bout et rétractent leur extrémité amincie; les figures 42 et 43 montrent ce stade sur des larves d'âge un peu différent, l'une vue de profil (fig. 42), l'autre vue par en haut (fig. 43). Le caractère le plus important qu'elles présentent consiste dans le nombre très considérable de cloisons ébauchées et inégalement développées; on peut en compter, dans le fond de la cavité mésentérique, jusqu'à vingt-six; mais au moment où la bouche se forme par suite du refoulement œsophagien (fig. 44), ces cloisons se régularisent. Huit d'entre elles deviennent prépondérantes et se rattachent à l'œsophage, tandis que les autres plus petites s'effacent ou persistent sur les bords comme des inflexions peu importantes. Le long de ces huit cloisons mésentériques, la lamelle fondamentale se repliera de manière à former le soutien, l'axe d'un grand muscle longitudinal de la cloison identique à celui des Actinies, aussi développé que chez ces dernières et incontestablement de nature endodermique.

Ainsi donc, chez les Clavulaires, les tissus de la larve diffèrent de ceux des jeunes Sympodes par le développement exagéré de l'élément musculaire, par les différenciations de la couche ectodermique de nature à favoriser les fonctions de relation. Le dépôt des sclérites est plus tardif, mais il suit exactement le même procédé de formation que chez les *Sympodium*, et lorsque le *Clavularia petricola* est adulte, si l'on fait une coupe transversale à la base d'un zooïde, on voit (fig. 45) que l'ectoderme s'est réduit en ce point et a produit une mince couche épithéliale sécrétant une cuticule épaisse, tandis que la région profonde de ce même ectoderme est constituée par un amas gélatineux plein de sclérites. Dans cette région stolonique, on ne voit plus trop d'éléments cellulaires dans l'ectoderme profond; les muscles eux-mêmes s'y réduisent à une mince couche circulaire et l'endoderme est formé de cellules bien régulières. Au-dessus, on rencontrerait une structure un peu plus complexe, mais qu'il est inutile d'analyser d'une manière détaillée.

En résumé, les observations que nous venons de décrire nous ont permis d'élucider divers points du développement des Alcyonaires, qui sont ainsi acquis définitivement à la science. M. de Lacaze-Duthiers n'avait pu reconnaître la segmentation de l'œuf du Corail; nous comprenons maintenant la raison de cette lacune dans les recherches du savant zoologiste. Von Koch, en étudiant récemment le développement de la *Gorgonia verrucosa*, n'a pas été plus heureux, et n'a montré que des stades assez avancés de la segmentation. Les phénomènes que nous avons décrits prouvent qu'il existe une subite division en plusieurs balles et nous avons le droit d'admettre qu'il en est ainsi chez tous les Alcyonaires; les faits

observés par B. Wilson, M. Wilson, et E. Osborn (1) sur la segmentation de l'œuf des *Renilla*, s'accordent bien avec nos descriptions, telles que nous les avons annoncées en septembre 1882, dans les Comptes-rendus de l'Institut. Les figures consacrées par l'un de nous aux premiers développements de l'*Alcyonium* (*Nablioudenia nat Razvitiem Cœlenterata*, pl. IV, *Alcyonium*, fig. 1, 2, 3, 4, 5 et 6) sont maintenant à nos yeux parfaitement exactes et correspondent aux mêmes particularités embryogéniques.

Le présent mémoire nous paraît enfin fixer définitivement l'opinion sur les divers tissus des Alcyonaires, et, par extension, des Cœlentérés en général; nous reviendrons d'ailleurs plus loin sur ce sujet, mais nous devons indiquer ici que nos observations prouvent que l'on décrit comme un prétendu mésoderme chez ces êtres: 1° la lamelle fondamentale ou membrane basale, sécrétée par l'endoderme et n'ayant point la valeur d'un feuillet blastodermique; 2° les régions profondes de l'ectoderme situées en dehors de cette lamelle; 3° les éléments musculaires de l'endoderme.

§ IV. — SUR QUELQUES DÉVELOPPEMENTS ANORMAUX DES *SYMPEDIUM*.

Avant d'achever l'exposé de nos observations embryogéniques, nous croyons devoir présenter quelques remarques sur divers phénomènes qui n'entrent pas dans la série normale du développement des *Sympodium*, mais qui à nos yeux offrent un intérêt tout particulier parce qu'ils indiquent un remarquable degré de plasticité dans les larves d'Alcyonaires. Le premier fait que nous avons à signaler se rapporte à l'existence d'ovules dont la taille est notablement inférieure à celle des œufs ordinaires; ces petits ovules sont susceptibles de se développer, et diffèrent en réalité par une plus faible quantité de vitellus nutritif; de telle sorte qu'ils constituent à la fin de la segmentation un embryon à deux feuillets bien réguliers limitant une cavité centrale qui, au lieu d'être entièrement occupée par une masse vitelline de réserve, ne renferme que trois ou quatre petites cellules (fig. 21). Nous n'avons aucune donnée sur le sort ultérieur de ces embryons.

Un fait plus intéressant encore consiste dans la possibilité de garder captives dans les aquarium, des larves de *Sympodium*, qui, tandis que leurs sœurs se fixent et s'encroûtent rapidement, tardent à se fixer, et produisent des cloisons mésentériques tout en demeurant errantes. Les figures 36, 37, 38, nous représentent

(1) *Variation in the Yolk-cleavage of Renilla*. Zool. Anz., 23 octobre 1882.

trois larves de ce genre plus trapues que celles des Clavulaires, et revêtant d'ailleurs des formes diverses; les tissus de ces larves sont très transparents, et laissent voir des lignes longitudinales plus ou moins nombreuses indiquant les cloisons mésentériques. Ces cloisons sont irrégulières et peu nombreuses dans la larve figure 36; elles se sont multipliées dans la figure 37, et tendent à se régulariser dans la région antérieure — et plus tard basilaire — de la larve figure 38. L'étude histologique de ces larves à fixation tardive fait reconnaître des différenciations histologiques absolument inattendues, qui distinguent complètement ces jeunes des zooïdes ordinaires de *Sympodes*, issus des mêmes cormus. La figure 39 correspond à la coupe transversale faite dans le petit bout d'une telle larve anormale; l'endoderme est constitué par de longues cellules; ce feuillet s'est soulevé de manière à constituer des replis nombreux dans lesquels la lamelle fondamentale s'est engagée, et qui sont garnis, à l'intérieur de celle-ci, d'un revêtement de fibres musculaires longitudinales.

De son côté, l'ectoderme a atteint une épaisseur très considérable, si l'on remarque que le grossissement est 310/1, c'est-à-dire le même que celui des figures 32 B et 33 qui montrent les tissus des zooïdes normaux fixés. Les éléments ectodermiques se sont d'ailleurs différenciés d'une manière toute spéciale: les cellules, pressées les unes contre les autres, se sont allongées en poussant des prolongements fibreux dans la région profonde occupée par la gélatine qu'elles ont sécrétée; l'épaisseur relative de cette couche gélatineuse est bien plus considérable que dans les cas ordinaires. Une coupe dans le gros bout de ces mêmes larves anormales, représentée figure 40 sous un plus fort grossissement (510/1), montre les mêmes particularités; les cloisons, nombreuses, y sont pourvues de leurs muscles longitudinaux endodermiques. Les cellules ectodermiques sont granuleuses dans leur portion externe; à la base de la couche gélatineuse, des bandes de fibres musculaires transversales se sont constituées, et les divers éléments de l'ectoderme reproduisent d'une manière frappante l'aspect des cellules épithélio-musculaires des *Zoanthaires*. Tandis que, dans ces larves demeurées errantes, les éléments contractiles se multipliaient d'une manière pour ainsi dire exagérée, par contre, aucun phénomène de formation de sclérites ne se manifestait, de telle sorte que les larves à fixation tardive des *Sympodes* ont suivi dans leur développement une marche particulière, et ont réalisé une structure plus proche de celle des larves de *Clavulaires* que de l'organisation des larves sœurs normales de *Sympodium*. Nous ne savons si ces larves à fixation tardive auraient pu dans la mer se transformer plus tard et produire des colonies particulières, telles que les cormus peu encroûtés dont nous avons signalé plus haut l'existence dans les fonds vaseux, mais il est incontestable que des circonstances biologiques quelconques peuvent provoquer dans la nature des adaptations similaires. L'observation que

nous signalons ici possède, pour les partisans de la théorie évolutive, une importance toute spéciale, puisqu'elle permet de supposer qu'il existe des variations intenses dans des organismes jeunes, sans doute plus susceptibles que les adultes de se plier à des circonstances nouvelles. Il est inutile de faire remarquer qu'il s'agit d'un développement qui, malgré ses caractères spéciaux, demeure en dehors des phénomènes tératologiques ; mais, pour donner plus de valeur aux quelques faits que nous venons d'exposer, des observations plus nombreuses et plus longtemps suivies sont encore indispensables.

DEUXIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

SUR LES FEUILLETS BLASTODERMIQUES DES CÉLÉNTÉRÉS ET SUR LA NATURE DU MÉSODERME.

Après avoir exposé, dans les chapitres qui précèdent, les observations que nous avons pu faire, il nous reste à rechercher les relations qui existent entre les feuillets embryonnaires des Alcyonaires et ceux des autres Cœlentérés, aussi bien qu'avec les couches correspondantes des embryons des autres types du règne animal. Dans la note préliminaire insérée par l'un de nous au *Zoologischer Anzeiger* (1), il est dit que la couche qui contient les sclérites est à proprement parler un ectoderme, et ne peut être comparée au mésoderme des Cœlomates : « *Herrn A.-F. Marion gehört auch die Ansicht, dass das Mesoderm der Alcyoniden mit deren äusserem Epithel einfach als Ectoderm aufzufassen sei, eine Ansicht, welcher ich mich vollständig anschliesse.* » Cette idée, qui était formulée en quelques mots, a été assez vivement critiquée par les frères R. et O. Hertwig, dont nous traduisons ici les paroles (2) : « Les Alcyonaires sont des animaux possédant trois feuillets. Le fait que dans leur substance conjonctive émigrent des cellules de l'ectoderme, n'autorise pas à regarder cette couche comme ectodermique ; elle doit être, au contraire, appelée mésoderme comme chez les Actinies. » Les Hertwig disent encore plus bas : « Si nous suivions la nomenclature proposée par Kowalevsky, nous ne pourrions parler que d'un ectoderme et d'un endoderme, puisque tous les tissus proviennent de ces deux feuillets. »

(1) KOWALEWSKY. *Entwick. der Alcyoniden, Sympodium coralloïdes u. Clavularia crassa*. Zool. Anz. II Jahrg. n° 38.

(2) R. et O. HERTWIG. *Die Actinien*, 2 Kapt. — *Ienaische Zeitsch. für Naturwiss.*, Bd. XIV, p. 65.

Les assertions de MM. Hertwig, pas plus que les conséquences qu'ils veulent en tirer, ne nous paraissent exactes, et nous allons essayer de donner avec quelques détails nos opinions sur ce sujet. Il nous semble qu'en nous bornant d'abord aux Cœlentérés et aux formes les mieux étudiées en ces derniers temps, nous trouverons une foule de faits à l'appui de nos assertions. Prenons en premier lieu les études classiques des frères Hertwig sur les Actinies, et examinons les résultats auxquels ces savants sont arrivés relativement à la structure de l'endoderme et de l'ectoderme.

La signification principale de leurs études est que ces deux couches ont une structure analogue. A la page 40 de leur mémoire, on trouve même une remarque significative: « *Es empfiehlt sich daher bei einer einheitlichen Darstellung der Histologie der Actinien auf die nebliche Eintheilung nach Ectoderm Mesoderm und Entoderm zu verzichten und anstatt dessen die einzelnen Gewebsformen gemäss ihrer histologischen Beschaffenheit nach einander zu betrachten.* » Ces paroles venant des savants qui connaissent le mieux l'organisation des Actinies ont pour nous une grande valeur et nous autorisent, sans nous engager dans plus de détails, à accepter la ressemblance complète de l'ectoderme et de l'endoderme. Voyons maintenant la nature des éléments histologiques qui constituent ces deux feuillets.

Dans chacun d'eux, nous trouvons chez les Actinies: 1° une couche épithéliale; 2° une couche musculo-nerveuse, et enfin 3°, entre ces deux éléments, une substance et des cellules conjonctives. Les deux feuillets eux-mêmes sont séparés par une plaque que l'un de nous a nommée *membrana propria*, et que Ed. van Beneden appelle *lamelle fondamentale*, terme que nous emploierons désormais. Cette lamelle existe chez tous les Cœlentérés, depuis les plus simples hydraires (*Hydra* et *Protohydra*) (1) jusqu'aux plus différenciés (Acalèphes et Siphonophores). Elle est toujours jointe à l'endoderme, même dans les cas où cette région, comme chez les Actinies, par exemple, se différencie considérablement, et elle marque toujours la limite externe de cet endoderme. Si nous comparons les deux couches séparées par cette lamelle en passant des Actinies aux Hydraires, nous verrons par exemple chez la Myriotelle, si bien décrite par Korotneff (2), les relations les plus simples. L'ectoderme est composé, chez cet Hydraire, par plusieurs couches de cellules superposées et par une couche musculaire; l'endoderme possède également une couche musculaire, et ces deux feuillets sont séparés l'un de l'autre par la lamelle fondamentale. En descendant encore plus bas, chez les Hydroïdes

(1) D'après les observations récentes faites par l'un de nous (Kowalewsky) à Odessa, le *Protohydra* possède un endoderme bien développé, séparé de l'ectoderme par une lamelle fondamentale très nette.

(2) *Étude comparative des Cœlentérés* (en russe). Moscou, 1880.

les plus simples, les Campanulaires par exemple, on voit que l'ectoderme et l'endoderme sont constitués, chacun de son côté, par une unique rangée de cellules, et la lamelle fondamentale est interposée entre les deux. Il n'existe seulement, dans ce type le plus extrême, qu'une couche ectodermique et une couche endodermique, et l'imagination la plus fougueuse ne pourra admettre ici l'existence de couches mésodermiques (1). Ainsi, entre ces deux extrêmes, les relations des feuilletts ectodermiques et endodermiques chez les Actinies et les relations de ces mêmes feuilletts chez les Campanulaires, il existe tous les stades intermédiaires possibles, et nous serions bien reconnaissants envers le naturaliste qui nous pourrait indiquer où finissent l'ectoderme et l'endoderme simples, et où apparaît le prétendu mésoderme. Nous ne croyons pas que l'on puisse tracer de pareilles limites, et l'on est obligé de comparer l'ectoderme et l'endoderme des Campanulaires, composés chacun par une seule couche de cellules, à l'ectoderme et à l'endoderme de tous les autres types plus différenciés de Cœlentérés, et des Actinies en particulier.

Nous soutenons donc l'opinion que chez les Cœlentérés, ou tout au moins chez les Hydroméduses et les Anthozoaires ou Coralliaires, les différenciations des feuilletts ectodermique et endodermique doivent être regardées comme des différenciations histologiques que l'on peut appeler mésodermiques, si l'on veut dire par ce terme que l'ectoderme et l'endoderme ont formé chacun une couche contenant les éléments et effectuant les fonctions du mésoderme des Cœlomates. Mais on ne peut vraiment identifier simplement, sans restrictions, ces deux couches des Cœlentérés au mésoderme des autres types d'animaux, et c'est dans ce sens que nous avons dit que la substance conjonctive qui apparaît entre les cellules mêmes de l'ectoderme (Alcyonaires), ne peut être comparée au mésoderme; l'ensemble s'organise comme un ectoderme différencié, avec un épithélium superficiel et une couche conjonctive sous-jacente.

Ainsi, nous voulons bien admettre dans les feuilletts des Hydroméduses et des Anthozoaires (Coralliaires) l'existence de deux couches profondes plus ou moins différenciées, et nommer si l'on veut cette différenciation une différenciation complexes, puisque les deux feuilletts, ectodermique et endodermique, produisent, par ce procédé, des éléments histologiques semblables à ceux qui constituent le mésoderme des autres animaux. Nous accepterons que, chez les Hydroméduses et les Anthozoaires, les deux feuilletts primitifs, ectodermique et endodermique, peuvent se modifier chacun de manières diverses et produire plusieurs sortes de tissus; ils possèdent ainsi tous deux la propriété de

(1) Excepté la lamelle fondamentale regardée par quelques auteurs comme le premier rudiment du mésoderme.

former des éléments mésodermiques, mais cette propriété n'appartient pas encore à un seul des deux feuillets; ils sont parfaitement égaux et semblables sous ce rapport, puisque chacun d'eux peut fournir les éléments nécessaires à la formation du prétendu mésoderme, c'est-à-dire muscles, tissu conjonctif, et même organes génitaux (1) et système nerveux (2).

Les Cténophores sont les plus évolués des Cœlentérés, et la formation de leurs tissus est maintenant si bien connue que nous possédons toutes les données nécessaires pour établir des comparaisons. Si, d'après la récente et magnifique monographie de Chun (3), nous suivons la genèse du tissu conjonctif ou gélatineux de ces êtres, nous trouvons une grande analogie avec ce qui existe chez les Alcyonaires. Nous voyons, sur les figures 32 et 33 de nos études, la formation du tissu conjonctif et gélatineux, et la migration dans son intérieur des cellules ectodermiques, ou mieux l'apparition, entre ces cellules elles-mêmes, de la substance conjonctive, qui les entoure et les enveloppe directement. M. le docteur Chun a fait une observation analogue d'une extrême importance pour expliquer l'homologie du tissu gélatineux des Cténophores; il trouve précisément que les cellules qui s'enfoncent dans ce tissu sont de simples cellules épithéliales; il dit qu'en un certain point les cellules épithéliales se multiplient d'une manière plus énergique, et deviennent plus petites, en même temps que les cellules voisines déposent une mince couche gélatineuse où elles ne tardent pas à s'enfoncer. Il a trouvé des cellules qui d'un côté sont déjà plongées dans la substance conjonctive, tandis que, de l'autre, elles tiennent encore à la surface; d'autres enfin sont entièrement séparées de l'épithélium superficiel; les figures 2 de la planche XV et 1 de la planche XVII de l'ouvrage de Chun, démontrent ces faits. Et ce qui est plus important encore, cette migration de cellules épithéliales dans la couche gélatineuse persiste pendant la vie entière (Chun, p. 198), de telle sorte qu'il n'existe aucune possibilité de distinguer ici dans les téguments deux couches, l'une ectodermique et l'autre mésodermique. M. Chun compare ce développement de substance gélatineuse et cette migration cellulaire à la production des ostéoblastes dans les processus de formation des os; cette comparaison est exacte et ces deux procédés sont complètement semblables: formation d'une substance gélatineuse, et émigration dans cette substance de cellules épithéliales périphériques.

Nous croyons que les faits récapitulés ci-dessus sont assez concluants pour nous permettre de soutenir cette idée, que la couche conjonctive des Alcyonaires ne

(1) Différents Hydroïdes, d'après Weismann.

(2) Actinies, d'après les frères Hertwig.

(3) Docteur C. CHUN. *Ctenophoræ; Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, p. 196 et suiv., pl. VII et VIII

peut être nommée un mésoderme, mais doit être considérée comme une différenciation particulière de l'ectoderme.

Parmi les Coelentérés, les relations des feuillet dans la classe des Spongiaires sont un peu plus difficiles à déterminer que chez les Alcyonaires. Il existe cependant, chez toutes les larves d'Éponges, deux feuillet embryonnaires bien distincts, ordinairement considérés comme un ectoderme et un endoderme; quelques auteurs appliquent à la couche moyenne intercalaire le nom de mésoderme. Si nous suivons le développement de la larve, d'après la description donnée par *Metschnikoff* pour l'*Halisarca Dujardini* (1), nous trouvons qu'après la segmentation il se forme une blastosphère dont les cellules entourent une cavité de segmentation; ces cellules blastodermiques en produisent d'autres qui tombent dans la cavité segmentaire et la remplissent entièrement. Il apparaît ainsi une larve munie de deux feuillet. Si nous étudions les Hydroïdes, les *Eucope* par

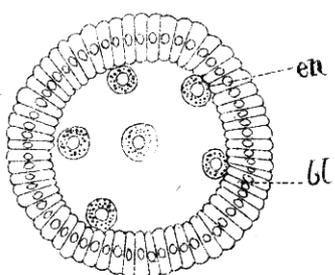


FIGURE C. *Halisarca*.

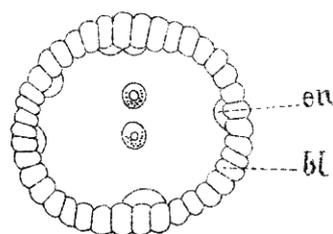


FIGURE B. *Eucope*.

en, cellules endodermiques de la blastosphère;
bl, blastoderme.

exemple, nous rencontrons un développement larvaire tout-à-fait semblable à celui des *Halisarca*; il se réalise d'abord une blastosphère avec une cavité de segmentation; puis les cellules blastodermiques en engendrent de nouvelles qui tombent dans cette cavité, la remplissent et constituent un feuillet interne qui correspond indubitablement à l'endoderme larvaire. On reconnaît en effet, en suivant la transformation de la larve jusqu'à l'Hydroïde, que les cellules qui ont rempli la cavité segmentaire donnent naissance à l'endoderme; c'est là un fait indiscutable. En comparant cette évolution à celle des *Halisarca*, on voit donc bien que les processus embryonnaires sont semblables dans les deux cas; on peut admettre que les cellules qui remplissent la cavité de segmentation correspondent à un endoderme; mais,

(1) *Spongiologische Studien*, Zeitsch. f. w. zool., XXXIII, Bd., p. 354.

pour en être davantage certain, il faut suivre la série des processus du développement chez les *Halisarca*. Il se montre dans ce feuillet interne, ainsi que l'un de nous (Kowalewsky) l'a reconnu avec Metschnikoff, de petites cavités entourées par un épithélium ; toutes les cellules internes ne se transforment pas en éléments épithéliaux limitant ces petites cavités, mais la majorité d'entre elles conservent leurs positions premières et, après la métamorphose, deviennent ce qu'on a appelé les cellules mésodermiques des Éponges. C'est dans l'intérieur de ces cellules qu'apparaissent chez d'autres Spongiaires, *Esperia* et autres, pendant l'état larvaire ou après la métamorphose, les spicules caractéristiques ; telle est la principale base de l'opinion qui tend à faire considérer ces cellules comme des cellules mésodermiques.

Metschnikoff est l'un des plus ardents défenseurs de cette théorie ; il va même plus loin que les autres, puisqu'il affirme que toutes ces cellules internes doivent être regardées comme étant plutôt de nature mésodermique que de nature endodermique ; et, afin de démontrer que les cellules qui bordent les cavités et les cellules mésodermiques sont identiques, il a fait toute une série d'observations ingénieuses qui prouvent en fin de compte qu'il n'y a pas de différences entre elles. Metschnikoff dit que les cellules qui tapissent les cavités gastro-vasculaires peuvent émigrer dans la couche mésodermique et se transformer en « Mesenchymzellen » de Hertwig, et que, d'un autre côté, il est possible aux « Mesenchymzellen » d'aller tapisser les cavités gastro-vasculaires, pour se transformer en cellules endodermiques, et fonctionner comme elles : en un mot, pour cet auteur, ces deux couches ne peuvent pas être séparées l'une de l'autre et constituent un seul et même feuillet. Nous sommes absolument de cet avis ; mais, en nous basant sur le mode de développement de ce feuillet, sur l'étude de tous les Cœlentérés et en particulier sur celle des Alcyonaires, nous croyons que ce feuillet central tout entier doit être considéré comme endodermique, et le fait que chez les Halicondriées l'endoderme produit des spicules ne nous paraît pas une objection, car nous avons déjà vu que l'endoderme des Actinies est susceptible de donner naissance à des muscles, à des nerfs et à du tissu conjonctif. Il est clair que c'est là l'indice d'une véritable identité physiologique des deux feuillets, endoderme et ectoderme, et s'ils peuvent tous deux également se différencier en produisant des muscles, des nerfs et des éléments conjonctifs, pourquoi n'auraient-ils pas aussi la faculté de donner tous deux naissance à des spicules ?

Ainsi donc la présence de spicules dans la couche interne des larves des Halicondriées ne nous paraît pas un argument décisif pour conclure que cette couche est un mésoderme ; nous croyons au contraire que cette couche dont le développement est semblable à celui de l'endoderme de beaucoup de Cœlentérés, entre autres des Hydroméduses (Eucope) et des Actinozoaires, ne peut être regardée

que comme un endoderme différencié. Le fait même, avancé par Metschnikoff, que les cellules tapissant la cavité gastro-vasculaire se transforment en cellules du mésenchyme et réciproquement, nous met dans l'impossibilité de distinguer dans la masse centrale des Halicondriées, un mésoderme et un endoderme et il faut ou bien considérer à l'exemple de Metschnikoff toute cette masse comme un *mésoderme*, ou bien admettre avec nous qu'elle constitue un *endoderme* spécial.

L'idée de nutrition parenchymatique, que Metschnikoff expose avec un si grand talent (1), nous paraît elle-même favorable à l'opinion que les cellules internes des Éponges Halicondriées représentent un endoderme. Du reste, cet auteur dit lui-même : « Primitivement, les organes de nutrition devaient être constitués par un parenchyme compacte ; » et précisément la disposition des cellules en couches épithéliales n'est pas nécessaire pour la nutrition parenchymatique ; même les cellules rangées en forme d'épithélium changent dans ce but leur position régulière, perdent leurs relations et se disposent en plusieurs couches de manière à former des agglomérations. Cette nutrition parenchymatique, décrite en premier lieu par Metschnikoff pour les Éponges, peut altérer ainsi les rapports normaux des cellules et les placer sur plusieurs rangées, ou bien en gardant ses caractères primitifs, elle ne doit pas favoriser une disposition épithéliale des tissus, disposition qui ne lui offre pas d'avantages. Cette nutrition plus énergique de la couche interne des Halicondriées, pourrait bien, d'autre part, développer en elle la propriété de former les principaux éléments du corps. Nous connaissons chez les Hydriaires ce fait extraordinaire que les œufs d'Eudendrium produits par l'ectoderme, émigrent dans l'endoderme, à cause de la nutrition plus abondante et plus facile qu'ils y trouvent. C'est par une sorte de phénomène physiologique analogue que nous voyons chez les Spongiaires, ces animaux inertes, où l'ectoderme est réduit à un épithélium à peine reconnaissable avec les réactifs les plus énergiques (nitrate d'argent), toutes les fonctions vitales concentrées dans la couche interne, dans un endoderme devenu prépondérant dans l'économie de ces êtres.

Mais les Spongiaires nous fournissent encore d'autres arguments en faveur de la thèse que nous soutenons. S'il est vrai que chez les Éponges siliceuses du groupe des Halicondriées, les spicules, c'est-à-dire les éléments principaux du prétendu mésoderme, naissent aux dépens de l'endoderme, ce phénomène n'est point général et ne s'applique pas à toutes les familles.

En effet, Metschnikoff, dans son étude *zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwamme* (Zeit. f. w. Zool. Bd. XXIV, p. 3), s'exprime de la manière sui-

(1) *Zur Lehre über die intracelluläre Verdauung niederer Thiere*, *Zoolog. Anzeiger*. N° 113, 1882, p. 311.

vante : « La métamorphose de la larve *Sycandra raphanus*, consiste en ce que la région dépourvue de cils vibratiles et constituée par de grandes cellules, se change en une couche qui produit les spicules. La portion de la larve couverte de cils s'invagine et se transforme en endoderme. Ainsi la couche composée de grandes cellules représente l'ectoderme et c'est dans les cellules de l'ectoderme des Éponges calcaires que se forment les spicules. »

Franz Eilhard Schultze, dans un de ses articles (Zeits. f. w. Zool. Bd. XXXI, p. 262), supposait que ces spicules prennent naissance dans la couche hyaline séparant l'ectoderme de l'endoderme; mais dans un mémoire plus récent (*Neunte Mittheil. Unters. üb. d. Bau und die Entw. d. Spongien.* — Zeits. f. w. Zool. Bd. XXXIV, p. 421), le même auteur déclare qu'il regarde comme plus probable que les spicules naissent dans les cellules ectodermiques elles-mêmes et non dans la couche gélatineuse. L'origine ectodermique des spicules de Calcisponges est donc parfaitement hors de doute et l'identité de cette formation avec le mode d'apparition des sclérites des Alcyonaires est tellement évidente qu'elle s'impose pour ainsi dire à l'esprit du zoologiste le moins prévenu.

Ces seules données nous semblent suffisantes pour déclarer que, conformément aux idées que nous avons énoncées à propos des Alcyonaires, les Spongiaires sont constitués par deux feuillettes, par un ectoderme et par un endoderme susceptibles tous deux de former, par différenciations histologiques, des éléments dits mésodermiques, avec cette particularité néanmoins que l'endoderme possède chez ces êtres une prédominance incontestable.

Ces diverses considérations auront, pensons-nous, exactement expliqué nos vues sur la formation des deux feuillettes primitifs des Cœlentérés; il peut être cependant utile de poursuivre cette étude comparative chez les autres Métazoaires, afin d'éclaircir plus complètement les relations qui existent entre les feuillettes des Cœlentérés et ceux de Cœlomates.

Les Échinodermes sont les formes les plus voisines des Cœlentérés et nous commencerons naturellement par eux cette rapide révision.

Les excellentes études de Metschnikoff (1) sur l'embryogénie des divers représentants de ce type nous donnent la possibilité d'établir une comparaison bien complète.

Nous montrerons d'abord les rapports qui existent entre la cavité du corps des Échinodermes et la cavité nommée « Peritonealhöhle, » dont les parois s'appliquent, l'une sur la peau, l'autre sur l'intestin, et représentent le mésoderme proprement dit des « Enterocœlier » des Hertwig, c'est-à-dire des Nématodes,

(1) *Studien ueber die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen.* Mémoires ac. imp. sc. St-Pétersbourg. VII^e série, t. XIV, n^o 8. 1869.

Chœtognathes, Brachiopodes, Annélides et Géphyriens, Échinodermes, Arthropodes et Vertébrés.

Les parois de la cavité péritonéale des Échinodermes sont homologues du mésoderme de tous les Entérocoéliens, et il ne nous reste donc plus qu'à comparer sous ce rapport les Cœlentérés et les Échinodermes. Metschnikoff (1), dans son *Étude sur le développement des Méduses et des Siphonophores*, fait lui-même cette comparaison et donne des détails importants.

Page 74. — « Comme les larves des Échinodermes, et en premier lieu les larves d'Astéries, sont symétriques, il sera plus simple de les comparer avec les Cténo-phores. Pendant la troisième journée du développement d'une larve d'Astropecten, il se forme deux diverticules cœlomiques (fig. D, *d'*) à l'extrémité antérieure de la partie invaginée; le même fait se reproduit chez les larves de Cydippe (fig. E). La partie inférieure de l'invagination (fig. D, *d*) représente,

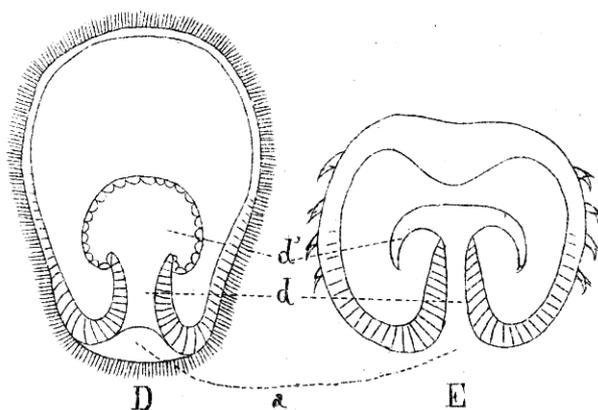


FIGURE D. *Astropecten*. FIGURE E. *Cydippe*.

dans les deux cas, l'appareil intestinal (*Verdauunsapparat*), tandis que les deux diverticules supérieurs (fig. D et E, *d'*) se transforment chez les Cydippes en appareil gastro-vasculaire, et produisent, chez les *Astropecten*, la cavité péritonéale avec ses parois, et le système aquifère ou ambulacraire. Jusque là, le développement, chez ces deux classes, procède exactement de même, et on consentira sans doute à ce que je nomme le stade de la larve d'*Astropecten*, représenté par la figure D, un *stade cœlentérique*; tandis que chez les Échinodermes, ce stade est de courte durée, il est persistant chez les Cœlentérés. »

(1) *Stud. ueber die Entwick. der Medusen und Siphonophoren. Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, XXIV Bd., p. 15.

Un peu plus bas (p. 75), Metschnikoff essaie de pousser la comparaison plus loin encore :

« Si nous prenons une larve d'Astéride qui a conservé sa symétrie, ses organes internes seront disposés comme l'indique la figure F; nous trouvons, sur les deux

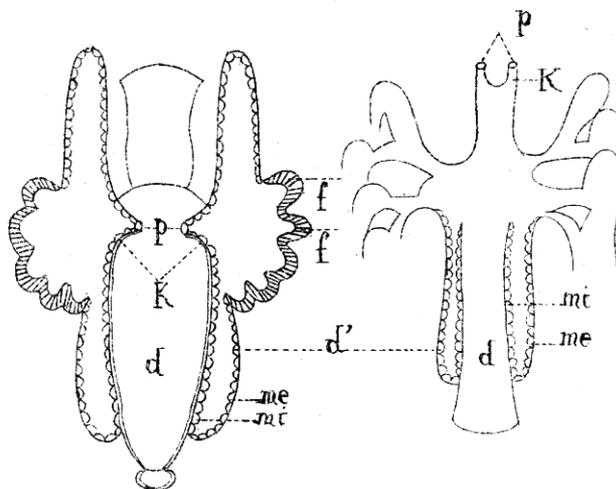


FIGURE F. *Larve d'Astéride.* FIGURE G. *Cydippe.*

d, estomac.
k, canal pierreux; p, pore de ce canal.

côtés de l'intestin, les diverticules représentés en *d'* sur les figures D et E, et, dans chacun de ces diverticules, il s'est formé cinq plis qui représentent l'indice du système aquifère, et un canal pierreux *k* avec son pore *p*. Le système cœlentérique des Cténophores, et plus spécialement des Cydippes, offre une disposition à peu près semblable (fig. G); nous trouvons, chez ces dernières, un estomac bien développé, *d*, qui communique avec les autres parties du système gastro-vasculaire. Dans son intérieur aboutissent huit canaux longitudinaux, que je veux paralléliser avec les dix canaux du système aquifère, et en surplus, descend le long de l'estomac et de chaque côté un cul-de-sac que je compare à la plaque latérale (*lateralscheibe*) ou sac péritonéal de la plupart des larves d'Echinodermes, ou au sac *d'* (fig. F) de la larve des Astérides : je regarde ces organes comme homologues. Ces sacs, dit Gegenbaur, sont très larges chez les Cydippes et apparaissent comme des cavités qui entourent l'estomac. Ces relations expriment très bien l'homologie qui existe entre les sacs latéraux des Cténophores et la cavité péritonéale des Echinodermes. »

Nous nous associons complètement aux idées exprimées à ce sujet par Metschnikoff, et d'ailleurs cette opinion a été accueillie par tous avec faveur.

Poussons plus loin encore les comparaisons et étudions les processus typiques de la formation de la cavité péritonéale et du mésoderme aux dépens des diverticules cœlomiques de l'intestin primitif; prenons par exemple la *Sagitta* (fig. H), l'*Am-*

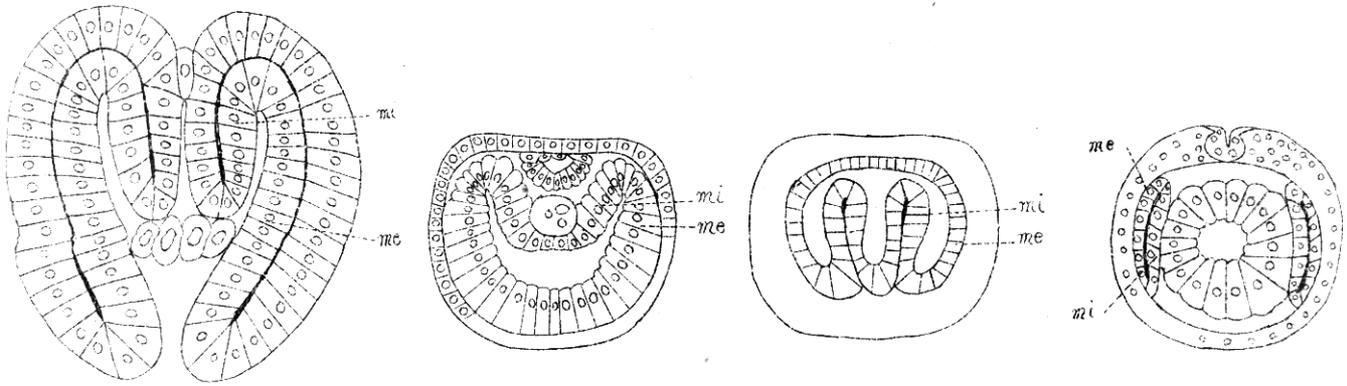


FIGURE H.

FIGURE I.

FIGURE J.

FIGURE K.

phioxus (fig. I), l'*Argiope* (fig. J) et la figure de *Polygordius* reproduite par Hertwig (fig. K). Les deux feuilletts mésodermiques, qui apparaissent chez les *Sagitta*, *Amphioxus*, *Argiope* et *Polygordius*, sont homologues des deux feuilletts mésodermiques qui proviennent des plaques latérales (lateralscheiben de Metschnikoff) chez les larves d'Échinodermes. Si l'on examine les figures, données par Metschnikoff, d'une jeune *Synapte* en voie de transformation (fig. L), on reconnaît

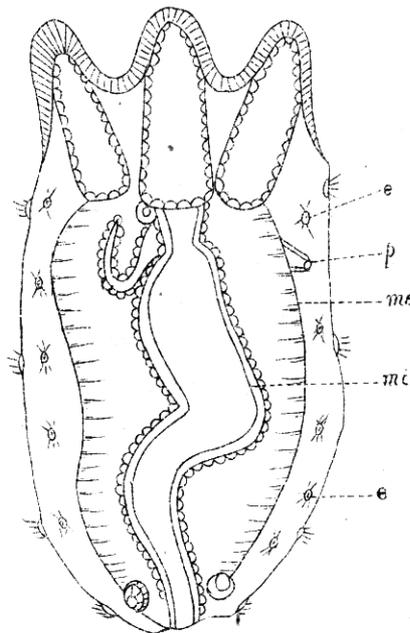


FIGURE L.

distinctement deux feuillets mésodermiques, l'un intérieur *mi* et l'autre externe *me*, qui correspondent aux mêmes feuillets de la larve, figure F, des Cydippe, figure G, de l'Amphioxus, de la Sagitta, etc. Il ressort de ces analogies établies sur des faits indiscutables, la conclusion que les deux feuillets *mi* et *me* des Synaptes et des Échinodermes correspondent aux deux feuillets mésodermiques des Choetognates, des Annélides et des Vertébrés. Ces faits sont connus de tout le monde, et si nous les reproduisons ici, c'est afin de mettre sous les yeux du lecteur toutes les pièces qui serviront de base à nos conclusions ultérieures.

Les Échinodermes, à cause de leurs rapports de parenté avec les Cœlentérés d'un côté et les Cœlomates de l'autre, sont pour nous d'une grande importance; après avoir déterminé la nature de leur mésoderme, homologue de celui des autres Cœlomates, il nous reste à parler d'une autre sorte de mésoderme encore accepté par la plupart des auteurs comme existant chez les Échinodermes. Ce mésoderme serait représenté par les cellules que Metschnikoff nomme « Cutiszellen, » et qui sont placées, chez les Synaptes (fig. L, e), entre la lamelle extérieure mésodermique *me* et l'épithélium extérieur; ces cellules, souvent nombreuses, sont très répandues chez les Échinodermes, et leur développement a été dernièrement fort bien décrit par Metschnikoff (1). Elles apparaissent en un point de la blastosphère; dès le commencement de leur formation, elles sont disposées dans la couche blastodermique, et ce n'est que plus tard qu'elles pénètrent dans la cavité de segmentation et s'y dispersent. Ce sont des cellules, dit Metschnikoff, qui se détachent du point commun de formation de l'endoderme et du mésoderme. Hensen (2) est le premier, croyons-nous, qui ait comparé ces « Cutiszellen » aux cellules de la substance gélatineuse des Méduses et des Cténophores, et aussi la substance qui remplit la cavité segmentaire à cette substance gélatineuse elle-même. Nous pensons que cette comparaison est exacte, et que les « Cutiszellen » qui donnent naissance au squelette des Échinodermes correspondent aux cellules de la substance gélatineuse des Méduses et des Cténophores, et, par suite, aux cellules qui, chez les Alcyonaires et les Coralliaires, produisent les spicules et le squelette. Ces homologies nous semblent infiniment probables.

Mais, en ce qui concerne les Échinodermes, on est bien obligé de revenir à cette question : quelle est la nature de ces cellules? D'après les observations de Metschnikoff sur les Synaptes, observations les plus complètes de toutes celles publiées jusqu'ici, ces animaux possèdent déjà, outre les « Cutiszellen », un mésoderme homologue de celui des autres Cœlomates; ces éléments sont donc tout-à-

(1) METSCHNIKOFF. *Vergleichend Embryologische Studien*. Zeitsch. f. Wiss. Zool., Bd. XXXVII, 1882, p. 294, pl. XIX, fig. 1.

(2) HENSEN. *Ueber eine Brachiolaria der Kieler Hafens*. Archiv. f. Naturg., 1863, p. 272-273.

fait spéciaux et d'une nature différente. A quoi correspondent-ils chez les autres Cœlomates? Chez les embryons de *Sagitta*, d'*Amphioxus*, etc., on ne trouve rien de comparable aux « Cutiszellen. » Mais comme, d'un autre côté, la couche située en dehors de la plaque mésodermique extérieure *me* représente, chez les *Sagitta*, les Annélides et les Vertébrés, l'ectoderme proprement dit et donne toujours naissance au système nerveux, comme cette couche produit également le système nerveux chez les Échinodermes, il est possible, en se basant à la fois sur cette genèse et sur la position de ce feuillet de le comparer, bien que composé de plusieurs rangées de cellules, à l'ectoderme des *Sagitta*, des Vertébrés. Nous pouvons dire ainsi que les tissus situés en dehors des parois qui entourent la cavité générale du corps des Échinodermes correspondent en général à l'ectoderme des autres Cœlomates; mais que, chez les Échinodermes, cet ectoderme possède des éléments que l'on ne retrouve pas ailleurs. En définitive, ces « cutiszellen » sont spéciales aux Échinodermes, et nous ne leur connaissons rien d'homologue chez les autres Cœlomates, puisqu'elles sont absolument distinctes du mésoderme toujours formé aux dépens des diverticules cœlomiques produits par l'invagination gastrulaire.

Mais il n'en est pas de même pour les Cœlentérés. En comparant l'une à l'autre les figures 3 et 4 de Metschnikoff, relatives aux larves de *Cydippes* et d'*Astérides*, on voit que, dans les deux cas, les parois de la cavité centrale représentées sur le dessin, sont entourées de tous côtés par une substance gélatineuse renfermant des cellules; si donc on peut considérer avec certitude comme homologues les organes principaux des larves, d'*Astérides* et ceux des larves de *Cydippes*, il doit aussi en être de même pour les tissus qui environnent ces organes. Les cellules qui entourent, chez les larves d'*Astérides*, les organes représentés par la figure 3, sont les « cutiszellen » de Metschnikoff; les cellules qui entourent, chez les larves de *Cydippes*, les organes représentés par la figure 4, sont les divers éléments cellulaires plongés dans la substance gélatineuse des Cténophores; il est donc possible de les comparer les unes aux autres, et nous croyons vraiment qu'elles sont homologues. Mais il ne faudrait pas déduire de cette homologie la conclusion que, de tous les Cœlomates, les Échinodermes seuls auraient conservé l'ectoderme des Cœlentérés, tandis qu'il aurait disparu chez les autres. Metschnikoff, dans le mémoire cité plus haut et dont nous avons reproduit quelques extraits, nomme *stade cœlentérique* cet état des larves d'Échinodermes lorsque la disposition de leur cavité interne rappelle celle des Cténophores; on peut adopter cette appellation, en la basant non plus seulement sur la forme de la cavité gastrulaire, mais aussi sur l'homologie complète des tissus qui l'environnent.

Les considérations que nous venons de développer longuement amènent donc à conclure que l'ectoderme des Cœlentérés correspond à l'ectoderme des Échino-

dermes, et que celui-ci, par sa position en dehors de la lamelle mésodermique extérieure, correspond à l'ectoderme des autres Cœlomates. Nous tirons de là cette dernière conclusion, que l'ectoderme des Cœlentérés, avec toute la complexité des tissus qui le constituent, est homologue de l'ectoderme des Cœlomates.

Dans cette comparaison de l'ectoderme des Cœlentérés avec celui des Cœlomates, nous avons seulement eu en vue les types chez lesquels le mésoderme se forme aux dépens de diverticules cœlomiques dérivés de l'invagination primitive; ce mode de formation est, en effet, le plus simple, le mieux étudié et partant le plus accessible à la comparaison. Mais le mésoderme n'apparaît pas toujours de cette manière; on sait que chez certains types, placés par les frères Hertwig parmi les *Pseudocœliens*, le mésoderme est produit d'une façon différente, et, comme cela a été démontré pour les Mollusques par Rabl (1) d'abord et ensuite par Hatschek (2) et certains autres, provient de deux grandes cellules qui pénètrent dans la cavité primitive du corps avant ou pendant l'invagination. Ces deux grandes cellules, les *cellules primitives du mésoderme*, donnent naissance, en se multipliant, aux éléments mésodermiques qui remplissent chez les Mollusques, toute la cavité du corps; chez les Annélides (3), ces cellules se rangent en petites plaques — segments primitifs — dans lesquelles apparaît, par division, ou mieux par écartement (*Spaltung*), la cavité du corps.

Nous croyons que les deux cellules primitives mésodermiques des Mollusques et des Annélides sont homologues, et nous nous basons pour cela, d'un côté sur l'identité de leur mode d'origine et d'un autre côté sur ce que dans les deux cas elles donnent naissance aux éléments du mésoderme. En effet, ces cellules apparaissent de la même façon, elles produisent les mêmes éléments, elles sont placées de la même manière par rapport aux autres organes: elles sont donc homologues. La seule différence, qui ne se manifeste que plus tard, réside dans ce fait que, chez les Mollusques, les éléments qui proviennent des cellules primitives mésodermiques ne forment pas de plaques segmentaires (*Ursegmenten*), tandis que le contraire existe chez les Annélides. Mais comme ces modifications sont ultérieures et bien tardives, elles n'influent en rien sur l'homologie qui existe entre les cellules primitives et le mésoderme qu'elles produisent; on pourrait même rattacher cette formation du mésoderme par deux grandes cellules primitives à la formation par des diverticules cœlomiques. La naissance de ces diverticules aux dépens de l'endoderme, que l'on a constatée chez les *Sagitta* et

(1) RABL. *Zur Entwicklungsgeschichte der Fellerschnecke*. Morph. Jahrb., Bd.V.

(2) HATSCHEK. *Zur Entwicklung der Teredo*. Arb. aus dem Zool. Inst. zu Wien. Bd. III.

(3) HATSCHEK. *Studien über die Entwick. der Anneliden*.

autres, existe toujours lorsque l'intestin primitif est constitué par une couche de cellules épithéliales, car alors cette couche peut se plisser pour produire les diverticules cœlomiques dont dérive le mésoderme. Mais il ne peut en être ainsi lorsque l'endoderme entier, comme chez les Euaxes (1), par exemple, consiste en un amas compacte de cellules; la formation d'un pli, de diverticules aux dépens de la partie invaginée, est impossible à cause de cette disposition, et dans ce cas, au lieu d'une invagination, la segmentation d'une ou de quelques cellules produira les éléments primitifs du mésoderme. Une certaine ressemblance avec cette genèse existe, par exemple, dans les gastrula de quelques petits groupes dont l'endoderme n'est formé que par une seule cellule; il en est ainsi chez les Dicyémides (2), Orthonectides (3), les Dinophilus (4): l'endoderme entier dérive d'une seule cellule qui se transforme ou ne se transforme pas plus tard pour produire les cellules endodermiques de la gastrula. Ainsi la cavité intestinale, chez les gastrula, peut provenir d'une seule cellule ou bien de l'invagination de toute une moitié du blastoderme. Il est donc permis de supposer que des procédés semblables existent pour la genèse du mésoderme, et que celui-ci peut dériver d'un diverticule cœlomique ou d'une cellule qui se segmente; il n'y a là de distinction à établir qu'entre les manières dont le mésoderme se constitue après que les éléments primitifs dont il dérive ont déjà pris naissance; ces deux procédés sont les différentes manières dont le même endoderme arrive à produire le même mésoderme et l'homologie est ici indiscutable. Si, chez les Lombrics, il existe une cavité endodermique qui ne produit pas de diverticules cœlomiques, puisque le mésoderme dérive de deux cellules endodermiques qui se transforment en cellules mésodermiques primitives, cela pourrait être une conséquence du fait que les Lombrics sont des types plus récents que les Euaxes, et que le mode d'apparition de leurs cellules mésodermiques a été conservé par hérédité.

Tous ces raisonnements sont des essais d'explication qui n'ont d'autre valeur que celle d'hypothèses non encore basées sur des faits indiscutables. Si le mésoderme, dans le sens très général qui lui est donné par Metschnikoff et par d'autres auteurs, peut, dans le seul type des Cœlentérés, dériver dans un cas de l'endoderme (Éponges) et dans un autre de l'ectoderme (Alcyonaires, Éponges), il n'y a pas de raison pour ne pas admettre que ces deux origines différentes, indiquées chez les Cœlentérés, n'aient été conservées et localisées dans les types plus élevés.

(1) KOWALEVSKY. *Zur Entwickl. der Würmer und Arthropoden. Entwicklung der Euaxes.*

(2) VAN BENEDEN. *Rech. sur les Dicyémides*, p. 44, pl. III.

(3) JULIN. *Rech. sur l'organ. et le dév. des Orthonectides*, pl. I et II, p. 22.

(4) KORSCHULT. *Ueber Bau und Entwickl. des Dinophilus apatrix*. *Zeitsch. für wiss. Zool.*, Bd. 37, p. 315.

Ces diverses considérations nous permettent de revenir avec plus de sûreté à la détermination des couches des Cœlentérés. — Ed. van Beneden (1) paraît soutenir l'opinion que la lamelle fondamentale des Hydres et des Polypes peut être comparée au mésoderme des Cœlomates; nous répétons que nous ne croyons pas qu'il en soit ainsi, et nous regardons cette lamelle comme une production particulière aux Cœlentérés, d'autant plus qu'elle existe seulement chez les Hydroméduses et les Coralliaires et qu'elle manque tout-à-fait chez les types plus différenciés des Cœlentérés — Cténophores — et chez des formes voisines, les Échinodermes. — Le mésoderme de tous les Cœlomates est pour nous un produit de l'endoderme ou peut-être quelquefois de l'ectoderme des Cœlentérés, puisque l'ectoderme et l'endoderme de ces derniers sont homologues de l'ectoderme et de l'endoderme des Cœlomates. Nous nous représentons ce mésoderme comme une formation apparue dès l'abord à la façon des diverticules cœlomiques des Échinodermes; cette formation a été transmise par hérédité à tous les Cœlomates, en se différenciant et se modifiant dans ses processus d'apparition de manières diverses, et c'est ainsi que la genèse du mésoderme des Mollusques (Planorbes) nous paraît être une modification de la genèse par diverticules cœlomiques.

M. le D^r Heider, dans ses intéressantes *Études sur l'Anatomie des Sagartia* (2), *Cerianthus* (3) et *Cladocora* (4), regarde de son côté comme constituant un mésoderme l'ensemble de la lamelle fondamentale et des deux couches musculaires de l'ectoderme et de l'endoderme; il réunit ainsi sous le nom de mésoderme des éléments qui ne peuvent pas être séparés des feuilletts auxquels ils appartiennent. Les couches musculaires ectodermique et endodermique sont tellement réunies à l'épithélium avec lequel ils sont en rapport qu'il est impossible de les en séparer, d'autant plus que, pendant la croissance de l'animal et sans interruption aucune, les éléments de la couche épithéliale superficielle produisent les éléments de la couche musculaire profonde. Souvent même une cellule fait à la fois partie de la zone superficielle par sa région externe et de la zone profonde par sa région interne.

Sous le nom de mésoderme ou de feuillet mésodermique, nous désignons d'ordinaire une couche qui, soit pendant la vie entière, soit tout au moins pendant les stades embryonnaires, est complètement séparée des deux autres feuilletts blastodermiques. Il n'en est pas ainsi chez les types étudiés par M. le D^r Heider, puisque, soit chez l'embryon, soit chez la larve, soit chez l'adulte, il n'existe tou-

(1) Contributions à l'histoire des Dicyémides. *Archives de Biologie*, 1882, p. 218.

(2) HEIDER. *Ein Beitrag zur Anat. der Actin., Sagartia troglodytes* 1877.

(3) Idem. *Cerianthus membranaceus*, 1879.

(4) Idem. *Die Gattung Cladocora*. Sitz. der k. Akad. d. Wiss. Wien, 1881, Bd. LXXIX, LXXV, LXXXIV.

jours et seulement que deux feuillets séparés par la lamelle fondamentale. Ce serait sans doute avec plus de raison que l'on donnerait le nom de mésoderme à cette lamelle fondamentale qui, chez les Actinies et surtout chez les Cérianthes, atteint un si grand développement ; chez ces derniers, elle est très épaisse, renferme souvent des éléments cellulaires (fig. 9, 16, 27, etc.), et comme elle est placée entre l'ectoderme et l'endoderme, on pourrait la considérer comme un mésoderme. Mais cette identification de la lamelle fondamentale avec un mésoderme conduit à des conséquences erronées ; il n'existe rien chez les Cœlomates qui corresponde à la lamelle fondamentale, et si on nomme celle-ci mésoderme, cela tendrait à faire supposer qu'elle est homologue du mésoderme des Cœlomates, ce qui, bien loin d'être démontré, est contraire à tous les faits connus. Nous avons beaucoup de raisons pour croire que le mésoderme des Cœlomates est un produit immédiat de l'endoderme des Cœlentérés, et n'est ainsi nullement homologue de la lamelle fondamentale. C'est en cela que nous ne pouvons partager en aucune manière les idées de M. Heider sur le mésoderme des Actiniaires, non plus que celles discutées plus haut et relatives aux mêmes appareils des Cœlentérés. Le mode d'apparition de la lamelle fondamentale et de la portion profonde de l'ectoderme, chez les Alcyonaires, fournira d'intéressants documents à l'étude de la genèse du tissu conjonctif, mais il n'aura aucune autre signification.

Pour nous résumer en quelques mots, nous dirons que nous persistons à admettre que les Cœlentérés ne possèdent pas un mésoderme proprement dit homologue de celui des Cœlomates. Nous ne pouvons donc accepter dans toutes ses applications la théorie du mésenchyme des frères Hertwig. A nos yeux, les régions appelées « mésoderme » chez les Cœlentérés sont des différenciations histologiques auxquelles devaient nécessairement se prêter des êtres accomplissant toutes leurs fonctions de relation ; mais ces différenciations d'ordre secondaire, produisant des tissus conjonctifs de diverses sortes, des muscles et des nerfs, ne sont qu'une complication, qu'une dépendance des deux feuillets primitifs, ectoderme et endoderme, et ne correspondent nullement, si l'on fait abstraction des fonctions physiologiques pour ne considérer que les phénomènes embryogéniques, à celles qui accompagnent l'évolution d'un véritable feuillet cellulaire mésodermique, élément embryonnaire spécial, qui n'a dû évidemment se constituer que progressivement aux dépens des feuillets préexistants, mais dont l'apparition a entraîné des façonnements organiques nouveaux.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I.

FIG. 1. Portion basilaire d'une tige de *Posidonia Caulini*, portant une colonie de *Clavularia crassa*.

L'aquarelle est exécutée grandeur naturelle. La colonie est composée d'individus femelles, et divers zooïdes portent à leur sommet des amas d'œufs, apparaissant comme des taches d'un rouge plus intense que la teinte générale de la colonne.

FIG. 1 A. Groupe de trois zooïdes appartenant à la même colonie, sous un grossissement d'environ dix diamètres. Deux de ces zooïdes portent leurs œufs.

FIG. 1 B, 1 B. Spicules de la colonne du *Clavularia crassa*. Grossissement $455/1$. Formes choisies parmi les plus nombreuses.

FIG. 1 C, 1 C. Spicules de la région tentaculaire rétractile du *Clavularia crassa*. Gross. $455/1$.

FIG. 1 D, 1 D, 1 D. Spicules des téguments des parties stoloniques du *Clavularia crassa*. Grossissement $455/1$.

FIG. 2. Pierre couverte par une colonie de *Clavularia petricola*, grandeur naturelle.

FIG. 2 A. Quelques zooïdes de la même colonie, grossis environ deux fois.

FIG. 2 B, 2 B, Spicules de la colonne du *Clavularia petricola*. Comparer aux figures 1 B, pour reconnaître la constitution plus robuste des corpuscules du *Clavularia petricola*. Gross. $455/1$.

FIG. 2 C, 2 C. Spicules de la région tentaculaire rétractile du *Clavularia petricola*. Gross. $455/1$.

FIG. 2 D, 2 D, 2 D. Corpuscules des racines stoloniques du *Clavularia petricola*, moins forts que ceux des mêmes régions du *Clavularia crassa*. Gross. $455/1$.

PLANCHE II.

Figures 1 à 11. Embryogénie du CLAVULARIA CRASSA.

FIG. 1. Œuf du *Clavularia crassa* récemment pondu et présentant encore un rudiment de son follicule. Cet œuf est figuré sous un faible grossissement tel qu'il se trouve dans l'amas glaireux porté au sommet des zooïdes.

FIG. 2. Coupe d'un œuf semblable, après fécondation ; on ne voit ni vésicule germinative, ni aucun noyau, malgré l'action des réactifs les plus variés. La portion périphérique de cet œuf apparaît plus dense et pleine de fines granulations protoplasmiques, tandis que le centre est occupé par un vitellus nutritif dans lequel les vésicules graisseuses sont nombreuses et très visibles.

- FIG. 3. Coupe d'un œuf fixé par l'acide chromique quelque temps après la fécondation, pour montrer les phénomènes préparatoires de la segmentation. Dessin à la chambre claire. Gross. = $470/1$.
- On ne peut distinguer aucun noyau, ni une segmentation bien nette, mais les différences d'aspect, de densité, et de structure, des diverses portions de cet ovule, indiquent que son vitellus est le siège de mouvements qui pétrissent sa masse.
- FIG. 4. Œuf vu par transparence au début de la segmentation, au moment où les premières balles se manifestent. Cinq h. 15' soir; dessin à la chambre claire. Gross. $400/1$.
- FIG. 5. Le même œuf observé cinq minutes plus tard. La segmentation progresse très rapidement. Gross. $400/1$.
- FIG. 6. Stade plus avancé. Les balles de segmentation sont plus nombreuses, mais elles sont toujours groupées au même pôle.
- FIG. 7. Le même œuf représenté, figures 4 et 5, un quart d'heure après le début de la segmentation. Toute la masse semble extérieurement divisée. Gross. $400/1$.
- FIG. 8. Coupe du même œuf un peu contracté par l'action des réactifs et de la paraffine. Gross. $470/1$. Les divisions de l'œuf ne pénètrent pas encore jusqu'au centre. La distinction entre une portion périphérique dense et une partie centrale plus fluide et plus grasse est parfaitement nette.
- FIG. 9. Œuf dont la segmentation est plus avancée. Cet œuf est engagé dans la masse glaireuse portée par le zooïde femelle et il est entouré de deux ovules non segmentés et sans doute non fécondés, l'animal ayant pondu en captivité. Gross. $400/1$.
- FIG. 10. Œuf arrivé à peu près au terme des premières phases de la segmentation.
- FIG. 11. Coupe de cet ovule montrant les balles centrales chargées de globules nutritifs et la couche cellulaire périphérique

Développement du SYMPODIUM.

- FIG. 12. Œuf de *Sympodium*, pris dans la cavité mésentérique (20 mai) et montrant un stade de la segmentation complète. Gross. $62/1$.
- FIG. 12 A. Le même œuf vu sur la face opposée. Gross. $62/1$.
- FIG. 12 B. Coupe de ce même œuf vu sous le même grossissement, mais contracté et rapetissé par l'action des réactifs et de la paraffine. On distingue quelques vagues contours de noyaux et d'amphiaster. Toutes les balles de segmentation convergent par leur petit bout vers le centre. Il n'y a pas de véritables cellules centrales, mais des coupes faites par le rasoir dans les bouts internes des cellules.
- FIG. 12 C et fig. 12 D. Autres coupes du même œuf.
- FIG. 13. Œuf chez lequel la segmentation est plus avancée.
- Aspect extérieur. Gross. $62/1$.
- FIG. 13 A. Coupe du même œuf. Gross. $75/1$. La partie centrale des cellules prismatiques de segmentation, occupée par un vitellus nutritif plein de globules graisseux, se sépare en une masse interne endodermique.
- FIG. 14. Œuf à un stade encore plus avancé. Aspect extérieur. Gross. $62/1$.
- FIG. 14 A. Coupe dans le même œuf, sous un plus fort gross. $438/1$. Le nombre des cellules augmente aussi bien dans la partie centrale endodermique que dans la partie périphérique ectodermique. Le contraste est très net entre le contenu finement granuleux et dense des cellules externes, et le contenu graisseux et globuleux des cellules centrales.
- FIG. 15. Coupe dans un œuf d'un stade un peu plus avancé. Gross. $438/1$. Le nombre des cellules est plus considérable, mais les caractères des deux régions de l'œuf n'ont pas changé.

PLANCHE III.

SYMPEDIUM CORALLOÏDES.

FIG. 16. Coupe dessinée à la chambre claire et se rapportant à la fin de la segmentation. Gross. $400/4$.

Les cellules périphériques commencent à se grouper en un feuillet ectodermique véritable. Les cellules sous-jacentes se multiplient et régularisent leurs contours, tandis que plus profondément les cellules pleines de vitellus nutritif sont frappées de dégénérescence grasseuse. Des vacuoles se sont creusées; les noyaux sont maintenant très apparents malgré leur petitesse.

FIG. 17. Embryon chez lequel les deux couches blastodermiques sont bien constituées. Coupe faite sous un grossissement de $400/4$.

Les cellules ectodermiques se sont multipliées et régularisées. Celles de l'endoderme contrastent maintenant d'une manière frappante avec la partie centrale de l'œuf dont les éléments sont presque entièrement décomposés. Quelques cellules persistent, mais la dégénérescence grasseuse est très manifeste, et un grand nombre des noyaux se détruisent.

FIG. 17 A. Embryon à un stade un peu plus avancé et vu par transparence. Gross. = $62/4$.

La cavité de l'embryon est totalement emplie par le vitellus nutritif provenant de la dégénérescence des cellules endodermiques primitives groupées au centre.

FIG. 18. Embryon un peu plus âgé que le précédent et chez lequel une partie du vitellus nutritif a été déjà absorbée, de manière à laisser voir des vides à l'intérieur; des noyaux persistent dans ce vitellus nutritif. Gross. = $62/4$.

FIG. 19. Embryon ayant absorbé une plus grande quantité de son vitellus nutritif.

FIG. 20. Coupe longitudinale d'un embryon du même stade. Gross. $75/4$.

Dans la partie centrale on distingue, entre les amas de substance vitelline sans structure, des éléments cellulaires qui ont persisté jusqu'à ce moment et qui se sont mêmes groupés en lames épithéliales.

FIG. 21. Embryon provenant d'un œuf de petite taille et dont le vitellus de réserve n'est représenté que par un groupe de trois cellules endodermiques. Gross. $62/4$, par transparence.

FIG. 22. Larve de *Sympodium* ayant brisé les enveloppes, mais encore contenue dans la cavité mésentérique de la mère.

Cette larve est vue par transparence; elle montre ses deux feuillets blastodermiques bien différenciés et sa cavité centrale dans laquelle le vitellus de réserve est amassé dans le petit bout. La flèche indique le sens de la progression.

FIG. 23. Larve plus avancée, après la ponte. Les globules vitellins sont animés d'un mouvement de translation indiquant le battement des cils de l'endoderme dont les cellules sont devenues moins apparentes.

FIG. 23 A. Portion d'une coupe transversale faite dans une larve au moment où elle va se fixer. Entre l'endoderme et l'ectoderme, la lamelle fondamentale est visible sous l'aspect d'une ligne foncée.

FIG. 24. Larve au moment où elle se fixe par le gros bout qui s'est déjà aplati.

FIG. 25. Larve fixée. Le corps se rétracte. Gross. $400/4$.

- FIG. 26. Autre larve fixée dont la petite extrémité conserve une sorte de bouton signalé par M. de Lacaze-Duthiers chez le Corail.
Le fond du disque pédieux se soulève.
- FIG. 27. Coupe d'une larve plus avancée dans ses transformations et dont le corps s'est aplati.
Gross. $400/4$.

PLANCHE IV.

SYMPODIUM CORALLOIDES.

- FIG. 28. Coupe verticale et médiane d'une larve fixée, plus âgée que les précédentes. L'invagination œsophagienne se prépare. Le petit bout de la larve s'est aplati et il se montre maintenant comme une plaque ectodermique plus épaisse que dans les autres parties du corps et constituée par des cellules en voie de multiplication. Le mouvement d'invagination est déjà bien indiqué. Gross. $400/4$.
- FIG. 28 A. Éléments histologiques de la larve fixée, tels qu'on peut les isoler par les moyens habituels de dissociation. Gross. $310/4$.
- a, a, a*, cellules endodermiques.
a', cellules endodermiques engagées dans la substance conjonctive de la lamelle fondamentale, sécrétée par ces éléments.
b, cellule musculaire endodermique.
c, c, c, c, éléments de l'ectoderme.
- FIG. 29. Larve fixée, vue par sa face supérieure et dessinée sous le microscope au gross. de $400/4$.
La dépression œsophagienne commence à s'accroître, mais cette portion de l'animal conserve ici, au centre de l'invagination ectodermique, un petit bouton correspondant à l'extrémité amincie de la larve libre. Les cloisons se sont constituées d'une manière régulière.
- FIG. 30. Coupe verticale, médiane, d'une larve dont l'œsophage est déjà assez nettement ébauché par une invagination rapide. Gross. $400/4$.
- FIG. 31. Coupe verticale médiane d'une larve plus âgée.
L'œsophage est arrivé au terme de son refoulement, mais le fond n'est pas encore percé et ne communique, par conséquent, pas encore avec la cavité mésentérique. La coupe indique l'existence de cloisons en partie visibles dans la région basilaire. Le vitellus nutritif n'est pas encore totalement absorbé. Gross. = $470/4$.
- FIG. 32. Petit zooïde montrant les premiers rudiments des tentacules encore simples. Dans le fond de la bouche on distingue l'ouverture inférieure de l'œsophage déjà percé. Gross. $400/4$.
- FIG. 32 A. Coupe transversale dans la région œsophagienne d'un zooïde arrivé à ce stade.
Gross. = $470/4$.
Les cloisons sont complètement constituées (*cl*).
œ, œsophage.
end, endoderme.
Chez divers individus aussi âgés, le vitellus de réserve est encore très abondant au point de combler tout l'espace compris entre les cloisons.
- FIG. 32 B. Coupe transversale dans la région basilaire d'un zooïde de même âge, pour montrer la structure de l'ectoderme *ec*.

* Les cellules ectodermiques ont exsudé, en dehors de la lamelle fondamentale *mp*, une substance gélatineuse au milieu de laquelle émigrent de nombreux éléments détachés de la couche externe désagrégée. La lamelle fondamentale suit les plissements de l'endoderme et constitue une cloison. Gross. $310/4$.

FIG. 33. Coupe longitudinale dans la région basilaire d'un zooïde au même stade, traité par l'acide osmique seulement, afin de voir l'origine des spicules *sp*, dans les cellules émigrées de la couche superficielle de l'ectoderme et descendues dans la substance gélatineuse.

Ces spicules se montrent très réfringents à côté des noyaux des cellules qui les contiennent. Gross. $310/4$.

FIG. 34. Coupe longitudinale dans la partie basilaire d'un zooïde plus avancé, ayant déjà des tentacules pinnés. La portion externe de l'ectoderme tend à constituer une couche épithéliale à cellules plates, tandis que la substance gélatineuse, *c*, s'épaissit et s'encroûte de sclérites nombreux.

FIG. 35. Coupe verticale médiane dans un zooïde ayant atteint tout son développement. Les tentacules sont rétractés dans le corps *i*.

ml, muscles longitudinaux ectodermiques, dans un tentacule coupé transversalement et au sommet de la colonne.

mt, muscles circulaires profonds d'un tentacule.

sp, sclérites.

T, tentacule en coupe longitudinale avec ses muscles ectodermiques.

mp, lamelle fondamentale ou *membrana propria*.

œ, œsophage.

end, endoderme.

cu, cuticule du disque pédieux

zn, zone ectodermique d'accroissement.

PLANCHE V.

SYMPODIUM (*larves tardives*), et CLAVULARIA PETRICOLA.

FIG. 36, 37, 38. Larves de *Symphodium* à fixation tardive demeurant vermiformes et organisant des cloisons. Diverses larves avec des cloisons plus ou moins nettes et régulières.

FIG. 39. Coupe transversale dans le petit bout de l'une de ces larves. L'ectoderme atteint une épaisseur considérable et offre une structure bien différente de celle des larves normales de *Symphodium*. L'endoderme également très épais se soulève en formant de nombreuses cloisons munies de muscles longitudinaux endodermiques. Gross. = $310/4$.

FIG. 40. Portion d'une coupe transversale faite dans le gros bout de la même larve à fixation tardive, dessinée sous un plus fort gross. $510/4$.

FIG. 41. *Clavularia petricola*. Larve vermiforme au moment de sa sortie de la cavité gastrique de la mère. Elle est remarquable par sa forme allongée et grêle, et par les sortes de tractus longitudinaux que l'on aperçoit par transparence dans sa région moyenne.

FIG. 41 A. Portion d'une coupe transversale de cette larve, dans le gros bout. Gross. $510/4$.

Ectoderme très épais et d'une différenciation histologique très complexe. De nombreux nématocystes sont déjà formés dans une zone externe, granuleuse. L'endoderme est d'une structure moins avancée et se trouve encore en relation avec les cellules centrales du vitellus nutritif.

FIG. 41 b. Coupe transversale de la même larve, exécutée dans la région moyenne du corps et sous le gross. de $\frac{310}{4}$.

Les cellules endodermiques sont groupées le long des tractus gélatineux de nature conjonctive et constituant autant de cloisons imparfaites. Les globules de vitellus nutritif sont visibles au centre de la coupe. Les téguments ectodermiques sont plus minces que dans le bout antérieur, mais ils possèdent la même structure caractérisée par une différenciation des éléments cellulaires en nematocystes, en cellules épithélio-nerveuses et épithélio-musculaires.

FIG. 41 c. Coupe verticale et médiane dans le gros bout de la larve de *Clavularia petricola*. La structure de l'ectoderme est très nette en dehors de la lamelle fondamentale. Gross. = $\frac{310}{4}$.

FIG. 42. Larve en voie de transformation, c'est-à-dire au moment de sa fixation. La petite extrémité tend à se rétracter et à s'invaginer. De nombreuses cloisons mésentériques primitives s'ébauchent.

FIG. 43. Autre larve, arrivée au même stade et dessinée par sa face supérieure. Le petit bout persiste encore. Les cloisons primitives irrégulières sont très nombreuses.

FIG. 44. Larve à un stade plus avancé. Le refoulement œsophagien s'est effectué; les cloisons primitives se sont régularisées. Les huit cloisons définitives ont atteint le tube œsophagien, et les autres *septa* demeurent comme de simples replis de la lamelle fondamentale assistée d'un revêtement de muscles longitudinaux.

FIG. 45. Coupe transversale faite dans la portion basilaire et stolonique d'un *Clavularia petricola* adulte. Gross. = $\frac{510}{4}$.

L'ectoderme comprend : 1° une couche épithéliale externe constituée par une mince assise de cellules dont la sécrétion a formé une cuticule épaisse et dense ;

2° Une masse profonde gélatineuse (pseudo-mésoderme) encroûtée en ce point de sclérites épais, contenant plus haut des cellules conjonctives et des éléments épithélio-nerveux et épithélio-musculaires ;

3° Une couche mince de muscles transverses située en dehors de la lamelle fondamentale.

L'endoderme est constitué dans cette région par des cellules volumineuses dont les contours sont très nets.

Marseille, mars 1883.



