

TUNICIERS (2<sup>e</sup> partie)

## EMBRYOGÉNÈSE.

par † ED. VAN BENEDEN et MARC DE SELYS LONGCHAMPS

### AVANT-PROPOS

Dès 1914, j'étais occupé à la mise au point du présent mémoire, dont la publication devait se faire dans les Archives de Biologie, eu égard à ce que les matériaux qui furent à sa base sont en partie étrangers aux collections de la Belgica. Les événements qui survinrent, me séparant des documents à mettre en œuvre, firent que la publication des résultats que l'on trouvera ci-après se trouva indéfiniment ajournée, d'autant plus que, des années durant, j'estimais qu'ils avaient beaucoup perdu de leur actualité, opinion sur laquelle je suis d'ailleurs revenu. Aussi, lorsque, peu avant sa fin regrettée, le Commandant DE GERLACHE me demanda de donner aux Résultats de son expédition antarctique un mémoire sur l'Embryogénie des Tuniciers, ai-je accepté avec empressement une proposition qui allait me permettre de faire enfin connaître les magnifiques recherches inédites que Van Beneden avait laissées sur cette question.

A l'époque où *Van Beneden et Julin* écrivirent leurs magistrales « Recherches sur la morphologie des Tuniciers » (1886), ils se trouvaient sous l'influence des conceptions théoriques, d'ailleurs combien stimulantes, de la « Gastræa-theorie » de Haeckel, ainsi que de la « Lehre von den Keimblättern » et de la « Coelomtheorie » des frères Hertwig. La spécificité absolue des feuilletts germinaux avait la valeur d'un dogme, au point que les processus blastogénétiques, du fait qu'ils obéissaient mal aux prescriptions rigides des théories en vogue, étaient déclarés sans valeur ou du moins fortement minimisés. Quant au coelome, on n'avait de considération pour lui que pour autant qu'il fût d'origine noble, entendons par là entérocélienne; aussi ne se résignait-on qu'à regret à reconnaître la réalité des processus schizocéliens. Et c'est ainsi que l'on vit *Van Beneden*, dans sa petite note de 1881 : *Existe-t-il un Coelome chez les Ascidies?* (Zool. Anz., Bd. IV, p. 375) se prononcer en faveur de la nature entérocélienne des Tuniciers. Cette note de trois pages constitue en réalité presque tout le programme des travaux que *Van Beneden* devait entreprendre peu après, en collaboration avec *Ch. Julin*, et dont les « Recherches » sus-mentionnées sont l'œuvre fondamentale. Dans ce travail, les auteurs maintiennent la formation du mésoblaste aux dépens de deux saccules entérocéliens, appelés d'ailleurs à se dissocier, l'équivalent d'un coelome ne se retrouvant chez les Tuniciers adultes, que dans les cavités péricardique et sexuelles. Aussi est-ce par

un singulier malentendu que *Delage et Hérouard* (Zoologie concrète, T. VIII, les Procordés, p. 135, en note), attribuent à *V. B. et J.* l'opinion que la cavité péribranchiale des Tuniciers représenterait un véritable coelome, se développant à la manière d'une entérocoele (*sic.*).

*V. B. et J.* disent au contraire (Recherches, p. 425) : « Pour nous, comme pour *Fol, Seeliger*, et la plupart de ceux qui se sont occupés récemment de la morphologie des Tuniciers, les cavités péribranchiales sont homologues aux canaux branchiaux des Appendiculaires ».

Nos auteurs ont attentivement suivi le développement des organes en lesquels ils reconnaissaient au contraire des cavités représentant le coelome, et en particulier le développement de la vésicule cardiopéricardique. Leur conclusion fut que cette vésicule, étroitement associée à l'épicarde, naîtrait aux dépens de deux diverticules pharyngiens, en arrière de l'extrémité postérieure de la gouttière hypobranchiale ou endostyle, ces deux cylindres procardiques, ou encore *procardes*, étant l'ébauche commune de la vésicule cardiopéricardique et des épocardes. *Seeliger* (Bronn, p. 823) a par la suite dénié l'existence des procardes, et soutenu que, chez *Clavelina* comme chez *Ciona*, l'épicarde naîtrait indépendamment de la vésicule cardiaque primaire. Disons dès maintenant que la notion de procardes, dans le sens d'ébauches cardio-épiscopardiques n'a plus aujourd'hui aucun défenseur.

*V. B. et J.* furent aussi en désaccord avec *Seeliger* quant à la nature de la cloison stoloniale de *Clavelina*, cloison dans laquelle les premiers voyaient un prolongement de l'épicarde, tandis que *Seeliger* exprimait, non sans réserves, l'opinion qu'elle constituerait une expansion du péricarde. Dans un cas comme dans l'autre, la cloison stoloniale aurait eu la valeur d'un tube fortement aplati, au point de ne plus constituer qu'une lame à cavité virtuelle, susceptible pourtant de se rouvrir pour donner la vésicule interne des bourgeons qui naissent sur le stolon.

Ces rétroactes, rapidement esquissés, feront comprendre la situation d'esprit de *V. B.*, au moment où, étudiant les matériaux de la BELGICA, il rencontra, dans les colonies de *Collela* antarctiques, une série de stades embryonnaires inédits, dont il entreprit l'analyse, laquelle le convainquit de la nécessité de reprendre conjointement l'embryogénie de *Clavelina*, les deux séries parallèles devant s'éclairer réciproquement.

Disons de quelle façon *V. B.* menait son étude. Il avait en la personne de Louis Julin un préparateur de haute classe, qui assumait toute la partie matérielle du travail, en ce sens que, après avoir débité en coupes les stades successifs du développement, il dessinait toutes les coupes d'un même stade — et le plus souvent en plusieurs exemplaires — sous forme d'esquisses rapides faites à la chambre claire, avec tous les repérages nécessaires. *V. B.* examinait ensuite la série de ces croquis préliminaires, retenait ceux qui étaient spécialement démonstratifs, et chargeait Louis J. d'en faire des dessins définitifs, qu'il exécutait avec une conscience et une fidélité sans égales. *V. B.* contrôlait sur les coupes l'exactitude des dessins, et un petit dossier, comprenant la série des croquis et les dessins définitifs, accompagné parfois de quelques notes succinctes, soigneusement enveloppé, était ainsi constitué pour chacun des stades étudiés, et précieusement rangé en vue de la publication ultérieure. Il convient de rendre ici un hommage posthume à la mémoire de Louis Julin, qui servit *V. B.* avec un dévouement admirable, faisant toujours preuve d'une servilité sans limites, d'une compréhension totale, et d'une aménité jamais en défaut. C'est avec

émotion que je rends ce tribut de reconnaissance à la mémoire d'un de ces humbles pionniers de la science, qui jouent le rôle de « bras conscient », exécutant les longs préliminaires d'un travail dont le chef assumera la rédaction.

\*  
\* \*

Or, il se fait que *V. B.* a indéfiniment ajourné la rédaction du texte qui devait être si splendidement illustré par les dessins de Louis Julin, et que ces dessins sont à peu près tout ce qui reste du mémoire que *V. B.* aurait dû nous donner. Croquis, dessins définitifs, quelques brefs commentaires et quelques fragments de texte, parfois en deux versions pour le même objet, versions à peine différentes d'ailleurs, et entre lesquelles il n'est guère possible de reconnaître celle que le Maître aurait choisie.

On voit la difficulté et l'ingratitude du rôle qui incombe à celui qui accepte de mettre ce mémoire en ordre de publication. Les dessins définitifs sont trop nombreux, et de beaucoup, pour que l'on puisse songer à les publier tous, d'autant plus qu'ils feraient souvent double emploi, et que l'illustration ne doit pas être surabondante. Force m'est donc de supprimer tout ce qui n'est pas essentiel, et de me limiter à la publication d'un certain nombre de planches accompagnées d'un texte qui ne sera forcément qu'une explication étendue de ces planches, qu'il suivra pas à pas. Chaque fois qu'il existera un fragment de texte ou simplement des notes de *V. B.* ils seront dans toute la mesure du possible, incorporés au texte, en les différenciant par des guillemets ou les lettres *V. B.* pour des passages plus étendus. L'auteur du texte supplétif fera de son mieux pour interpréter les figures et les faits qu'elles illustrent dans l'esprit où *V. B.* lui-même l'aurait fait. [S].

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

[S.]

Le matériel de *Colella* était nécessairement plus limité que celui de *Clavelina*. Ce dernier avait, en effet, été fixé tout spécialement en vue de l'étude embryogénique, et chaque fois en grande quantité, par moi-même, dès 1902, à Sète; puis à Naples, vers la même époque, par P. Cerfontaine et encore par moi en 1904. Il n'y avait aucune raison de le ménager et les ascidiozoïdes renfermant les stades embryonnaires pouvaient être sacrifiés sans scrupule; cela permettait de disposer de tous les stades en grand nombre et de les débiter en coupes dans les meilleures conditions. Le précieux matériel de *Colella*, au contraire, bien que comportant 6 colonies, ne pouvait être mis en œuvre qu'avec parcimonie puisqu'il fallait de toute nécessité en conserver au moins une partie intacte. Sur les six cormus, deux ont été débités en coupes perpendiculaires au grand axe, et par conséquent transversalement par rapport à l'axe antéro-postérieur des ascidiozoïdes eux-mêmes. Les poches incubatrices, remplies d'embryons allant des premiers stades de la segmentation jusqu'aux larves prêtes à éclore, sont ainsi coupées, elles aussi, transversalement; les jeunes stades se trouvant au fond des poches, et les stades de plus en plus avancés se rencontrant au fur et à mesure que l'on remonte vers l'orifice de sortie de ces poches. Les embryons étant orientés en tous sens, ou plutôt, n'étant pas orientés dans les poches incubatrices, il en résulte qu'ils sont coupés suivant des plans variés, la plupart obliquement, et sont dès lors à peu près indéchiffrables. Mais, sur le grand nombre qui furent ainsi touchés par le rasoir, il s'en trouve suffisamment que l'on peut reconnaître comme des coupes sagittales, frontales ou transversales, et ce sont elles qui ont été représentées dans la plupart des figures des planches I à V. Quelques larves ont pourtant été extraites des cormus et dessinées *in toto* (fig. 3-5, Pl. I), certaines ont été ensuite coupées; mais d'une façon générale ce sont encore les larves coupées dans le cormus, et en même temps que lui, qui ont donné les meilleurs résultats, bien que les larves isolées aient fait l'objet de techniques plus soignées: double inclusion, coloration sur lame, etc.

\* \*

D'autre part, les deux exemplaires d'une Styélide, *Alloeocarpa incrustans*; provenant également du Voyage de la Belgica, dont il a été question dans le fascicule Tuniciers de ces « Résultats », renfermaient un certain nombre de larves écloses dans leur cavité péribranchiale; V. B. ayant fait couper ces larves, a laissé d'elles un certain nombre de figures intéressantes, que l'on trouvera ci après dans les Pl. XI et XII, rapprochées de quelques figures relatives à *Styelopsis grossularia*, obtenues d'un matériel fixé à Ostende en 1884. Les données que l'on peut tirer de ce matériel restreint sont insuffisantes par elles-mêmes, bien que de nature à montrer combien de nouvelles recherches sur l'organogénèse des Styélidés ont de chances de donner des résultats intéressants. [S.]

\* \*

Les figures laissées par V. B. comportant beaucoup de détails qui n'ont aucun rapport avec la formation du cœur, il m'a paru utile de faire précéder la partie essentielle de ce mémoire, qui est consacrée à la formation du cœur, d'un court chapitre sur la Morphogénèse des larves.

## INTRODUCTION

[V. B.]

Dans la collection des Tuniciers rapportés par l'Expédition antarctique de la « BELGICA » (1897-1899) se trouve une espèce de Synascidie récoltée à l'île Londonderry (Magellanes) et appartenant au genre *Colella* HERDM. Elle a été décrite sous le nom de *C. Racovitzai* dans le fascicule « Tuniciers » des Résultats de cette Expédition. Je l'ai dédiée à l'éminent naturaliste de l'Expédition, à l'activité, à l'énergie, à l'esprit méthodique duquel la Science est redevable des précieux matériaux zoologiques recueillis dans les régions antarctique et magellanique.

Cette espèce est dioïque et vivipare : tous les zooïdes d'un même cormus sont de même sexe. Les colonies femelles, quelles que soient d'ailleurs leurs dimensions, renferment des embryons à tout état de développement. Les larves urodèles sont de grande taille ; les œufs, sans offrir le volume considérable qu'ils atteignent chez quelques autres Ascidies composées, notamment chez *Distaplia magnilarva*, dépassent cependant d'une manière sensible la moyenne des œufs d'Ascidies.

Embryons et larves sont dans un excellent état de conservation, ce qui m'a déterminé à en faire couper un grand nombre. Je possède de belles séries de coupes de la plupart des stades du développement, les unes sagittales, d'autres frontales, d'autres encore transversales. J'en ai tiré parti pour faire l'étude de l'organogénèse et de la blastogénèse (1).

Mon attention a été tout particulièrement fixée sur le développement de l'organe cardio-péricardique et des épocardes. Malgré le nombre considérable de travaux qu'elle a provoqués, la question de la genèse du cœur des Tuniciers est loin d'être élucidée. Les observations faites par différents auteurs voire même chez une seule et même espèce, sont contradictoires ; il n'est pas un des multiples problèmes que soulève la connaissance du sac péricardique qui n'ait donné lieu à des controverses. L'on en peut conclure que la question présente de sérieuses difficultés et que, pour aboutir, il importe de ne recourir qu'à un matériel de choix, excellemment conservé et suffisamment riche. Je ne pense pas que l'on en puisse trouver de plus favorable à ces différents points de vue que celui que j'ai eu à ma disposition, grâce aux récoltes de M. RACOVITZA.

L'étude du développement de *Colella Racovitzai* et les résultats publiés dans quelques travaux récents m'ont amené à douter du bien fondé de quelques unes des conclusions que nous avons tirées autrefois, M. JULIN et moi, de nos recherches sur la formation des organes cardiaques chez *Clavelina*. Grâce à un matériel irréprochable qui a été recueilli et préparé à mon intention par M. MARC DE SELYS LONGCHAMPS (2), pendant son séjour à Naples en 1904, j'ai pu reprendre l'étude de l'organogénèse chez cette espèce.

Le présent travail est destiné à faire connaître mes observations sur l'origine et la genèse de l'organe cardio-péricardique et des épocardes, d'une part chez la *Colella* de RACOVITZA, d'autre part chez la Claveline du Golfe de Naples.

[V.B.]

(1) Voir, pour la blastogénèse chez *Colella*, les Résultats de la BELGICA (1913).

(2) En fait, dès 1902, au cours de mon séjour à la Station Zoologique de Sète, j'avais récolté du matériel de *Clavelina* pour Van Beneden, qui, au même moment, en recevait de Naples, par les soins de P. Cerfontaine. Autant que je sache, ces matériaux étaient déjà mis en œuvre lorsque j'en ai préparé une nouvelle quantité en 1904. [S].

## I.

[S.] **APERÇU SUR LA MORPHOGÉNÈSE DES LARVES.**

Bien que les figures illustrant ce mémoire aient été choisies tout spécialement pour élucider la formation du cœur et de ses annexes, qui constitue le problème plus particulièrement traité, Van Beneden a également fait reproduire certaines images, exceptionnellement belles, que donnaient les coupes de *Colella*. Quoique ne se rapportant en aucune façon au problème essentiel, ces figures assurent une contribution intéressante à la morphogénèse larvaire et aident à la compréhension des stades qui sont étudiés en ordre principal au point de vue de la formation du cœur.

D'une manière générale, ces données morphogénétiques étrangères à la formation du cœur sont exclusivement empruntées à *Colella*, attendu que c'est de ce précieux matériel antarctique qu'il importait de tirer le maximum de résultats, les larves de ce genre intéressant n'ayant jusqu'à présent été l'objet d'aucune étude approfondie. Aussi ne ferai-je d'allusion à *Clavelina*, peut-être aussi à *Alloeocarpha*, qu'à titre comparatif, étant bien entendu que si *Clavelina* est relativement proche de *Colella*, *Alloeocarpha* en est au contraire fort éloignée.

Les affinités de *Colella* avec *Clavelina*, si l'on s'en réfère aux différences considérables de leur blastogénèse, sont probablement moins étroites qu'on ne l'admet généralement. P. BRIEN (1927) a montré que l'épicarde n'intervient aucunement dans le bourgeonnement de *Clavelina*, dont les « stolons » ne renferment aucune ébauche endoblastique, tandis que chez *Colella*, le stolon prolifère, qui se strobilise, renferme un (ou deux?) tube épicaudique et un cordon génital, processus qui rappelle beaucoup celui des Thaliacés, sensiblement simplifié, il est vrai.

C'est avec *Distaplia*, dont nous avons au moins une espèce en Europe, que *Colella* est étroitement apparentée; aussi Van Beneden avait-il fait couper un certain nombre de larves de *Distaplia magnilarva*, mais il n'a laissé aucun document s'y rapportant, de sorte que je ne peux pas en faire état ici, et je ne puis que me réserver les résultats que pourrait donner l'étude de ce matériel.

A. *Segmentation de l'oeuf.*

Dans les coupes transversales faites dans une colonie, plusieurs stades de l'oeuf en segmentation se sont trouvés, dont V. B. a laissé deux figures (fig. 1 et 2, Pl. I). La première montre un stade 2, dont les deux blastomères sont légèrement inégaux, tandis que la seconde montre un stade 4, avec deux blastomères sensiblement plus grands que les deux autres, alors que, chez *Distaplia*, Davidoff (1890) a vu le stade 4 constitué par quatre blastomères égaux.

Les deux stades dont nous disposons ne permettent naturellement pas de faire l'histoire de la segmentation chez *Colella*, mais les figures qui s'y rapportent méritaient d'être repro-

duites parce qu'elles sont les premiers documents, relatifs à ce processus que nous possédions chez *Colella*.

Les stades ultérieurs qui se trouvent dans la colonie coupée sont indéchiffrables, de sorte que nous n'avons aucun document relatif à la gastrulation et à la formation des feuilletts primordiaux.

#### B. Coupes sagittales des stades larvaires successifs.

La fig. 6, Pl. I, reproduit la coupe sagittale médiane de la plus jeune larve qui ait pu être déchiffrée, et cette figure, ainsi que les suivantes : 7A, 8A (Pl. I), et 1A (Pl. II), est reconstituée par la combinaison de plusieurs coupes. Van Beneden a laissé à son sujet un texte qui mérite d'être donné :

[V. B.] « Larve S. 7 ». Coupée sagittalement.

De même âge à peu près que la « larve 3o » (v. fig. 3, Pl. II). Stade très jeune. La queue ne fait guère qu'un tiers de tour; elle est proportionnellement très large, passe insensiblement à la portion renflée et paraît encore symétrique.

La notochorde très nettement délimitée en avant comme en arrière est formée de cellules discoïdes minces. A l'extrémité les derniers disques sont cependant plus épais.

Le névraxe se poursuit jusqu'à l'extrémité postérieure de la queue, et il contourne la cellule terminale de la notochorde pour se continuer inférieurement avec l'hypoblaste de l'intestin caudal. Plaques musculaires (non comprises dans la coupe) formées par d'innombrables cellules très petites; leurs contours ne sont pas visibles, mais leurs noyaux sont très rapprochés.

Névraxe tubulaire : canal très étroit dans toute la longueur, même à l'extrémité antérieure; pas de dilatation vésiculaire; à peine le volume du tube nerveux augmente-t-il insensiblement d'avant en arrière.

A droite et à gauche, du côté dorsal, assez loin du plan médian, une ébauche péribranchiale, consistant en un épaississement bien localisé de l'épiblaste avec un arrangement des noyaux faisant penser à une invagination. Légère dépression superficielle. Cette ébauche péribranchiale déprime l'hypoblaste.

La portion viscérale du tronc a une forme irrégulièrement ovoïde à grosse extrémité dorsale aplatie, le pôle opposé de l'ovoïde un peu étiré en pointe mousse, étant morphologiquement ventral. Léger aplatissement antérieur. La face postérieure, adjacente à la queue, est aussi un peu aplatie. L'entéron comprend un *céphaléntéron* (portion viscérale) et un *urentéron* (portion caudale).

Le céphaléntéron est une formation vésiculaire dont la forme reproduit à peu près celle de la portion viscérale du tronc, quoique, au pôle ventral et sur les côtés l'hypoblaste soit très écarté de l'épiblaste, par suite de la présence d'un blastocèle très étendu dans lequel se trouvent disséminées d'innombrables cellules mésoblastiques.

L'hypoblaste tapisse immédiatement l'épiblaste avec ses diverticules péribranchiaux et sur la ligne médiane le névraxe, à la face dorsale de l'embryon.

Il en est de même à la face postérieure, partout où la queue est adjacente au renflement viscéral de la larve.

La cavité du céphaléntéron se prolonge en haut et en arrière, vers l'extrémité anté-

rieure de la notochorde en un léger cul-de-sac dont le fond se continue dans l'urentéron. Le plancher du cul-de-sac se continue à la face postérieure de la larve en une partie fort épaissie de l'hypoblaste. Dans une grande partie de l'étendue de cet épaississement, l'hypoblaste montre une constitution spéciale. Indépendamment de la couche des noyaux très chromatiques de petites dimensions et d'apparence irrégulière que l'on trouve ici comme dans tout le reste de l'hypoblaste, au voisinage de la cavité digestive, il existe ici, au voisinage immédiat de l'épiblaste, dans la partie la plus profonde de l'hypoblaste, une seconde assise de noyaux beaucoup plus volumineux, vésiculaires, ovoïdes ou sphériques, entourés de protoplasme teinté en rose par le carmin boracique. Ces noyaux sont peu nombreux et espacés. Ils ressemblent beaucoup aux noyaux des cellules mésoblastiques, mais siègent manifestement dans l'hypoblaste. Les cellules auxquelles se rapportent ces noyaux constituent une plaque cellulaire qui se confond avec l'hypoblaste dans toute son étendue. Par son siège et par tous ses caractères, cette plaque paraît être la *première ébauche de l'organe périocardique*. [V.B.]

La fig. 6, Pl. I, reproduisant la coupe sagittale médiane de la larve qui vient d'être décrite, est beaucoup plus jeune que la larve dont la fig. 7A, Pl. I, donne à son tour la coupe sagittale médiane. On voit que la queue s'est allongée, au point de faire un tour presque entier, et que la torsion de 90° s'est effectuée, si bien que le névraxe, qui n'est plus dans le plan médian, a été rapporté par projection sur la notochorde, dont les cellules voient s'accroître leur vacuolisation. Le névraxe apparaît comme un tube, dont l'extrémité postérieure ne semble plus atteindre tout à fait celle de la notochorde, tandis qu'en avant il constitue la vésicule cérébrale, à peine plus évoluée que sur la fig. 6. Le blastocèle s'est beaucoup dilaté, et il y flotte de nombreuses cellules mésenchymatiques, dont l'une présente une figure caryocinétique très nette. La plaque cardiaque se voit appliquée au fond du pharynx — en haut sur la figure — entre deux figures mitotiques; mais il n'y a aucune évidence en faveur de l'origine de la plaque cardiaque, encore que la figure soit plutôt favorable à l'hypothèse d'une délamination endoblastique.

Sur la figure d'ensemble 8A se voit la coupe sagittale d'une larve sensiblement plus âgée que la précédente, la queue faisant près de un tour et demi. La vésicule cérébrale a vu apparaître un organe pigmentaire, tandis qu'immédiatement en avant d'elle des épaississements de l'épiderme et de l'endoderme pharyngien se sont mis en rapports pour former l'ébauche du siphon buccal. L'ébauche cardiaque a pris la forme d'une vésicule appliquée à la face postérieure du pharynx, en dessous du cul-de-sac œsophagien.

Une dernière figure d'ensemble d'une coupe sagittale se trouve en 1A (Pl. II), le stade auquel elle se rapporte se rapprochant fort de celui auquel s'applique la fig. 3 (Pl. I) — larve entière regardant à gauche. Ici, les deux siphons sont déjà très avancés dans leur formation; et l'on remarque qu'il se forme d'emblée un orifice efférent médio-dorsal, au lieu de deux orifices péribranchiaux. La vésicule cérébrale a beaucoup évolué, et le canal hypophysaire est déjà ouvert dans le pharynx. En haut et en arrière se voit l'entrée de l'œsophage, et en dessous, se rattachant à lui sur des coupes parasagittales, deux vésicules: une à paroi épaisse, qui n'est autre que l'estomac, l'autre, dont la paroi ne comporte qu'une assise cellulaire: la vésicule périocardique.

Les coupes sagittales sont d'un grand secours pour la compréhension de la topographie

des stades larvaires, et il est bien regrettable que les préparations qui sont à la base de cette étude ne comportent pas quelques bonnes coupes médianes de stades réellement jeunes, dont le neuropore est encore béant, comme chez la larve qui, en coupe transversale, a donné, chez *Clavelina*, la fig. 2A (Pl. VI). Malheureusement, aucune coupe sagittale de ce stade ne se trouve dans le matériel étudié, ni pour *Clavelina*, ni pour *Colella*, et il serait fort à souhaiter que des coupes se rapprochant de celle que V. B. et J. ont représentée dans leur fig. 5A, (Pl. VIII), (Morphologie des Tuniciers, 1886) soient exécutées avec la perfection de la technique moderne, pour vérifier les observations faites il y a plus d'un demi siècle dans des conditions encore difficiles, et dont les figures données ne sont pas exemptes d'une certaine schématisation. Le stade intéressant entre tous et qui nous manque ici, est donc celui qui se caractérise par la forme en cornue, queue se séparant à peine du corps, neuropore encore ouvert, et mésoblaste non encore dissocié. C'est à ce moment là, ainsi qu'on le verra plus loin que s'individualise, beaucoup plus tôt qu'on ne le supposait, l'ébauche première du cœur, au sujet de laquelle on a tant discuté.

### C. Évolution de la queue et spécialement de la notochorde.

Les coupes de larves de *Colella* comportent un certain nombre de belles figures de la queue à différents stades, coupes surtout instructives lorsqu'elles sont menées suivant la longueur. Plusieurs figures, empruntées aux larves mêmes dont on vient de voir les admirables figures d'ensemble, avaient retenu l'attention de V. B. Ce sont les fig. 6, 7A<sup>1</sup>, 8A<sup>1</sup> (Pl. I) et 1B, 1C, 1D, 6<sup>1</sup> et 6<sup>2</sup> (Pl. II) ainsi que 4C (Pl. III).

Dans la fig. 6 (Pl. I) les cellules chordales sont encore fort plates, discoïdales, un peu comme des pièces de monnaie; le cytoplasme est plus dense autour du noyau arrondi; les vacuoles sont petites et rondes.

Sur la fig. 7A<sup>1</sup> (Pl. I) les cellules chordales, tout en réduisant leur diamètre, ont beaucoup épaissi, au point d'être trois fois aussi hautes qu'au stade précédent; et il paraît bien que l'allongement de la chorde, à mesure que la queue se développe, est dû non pas à une multiplication des cellules chordales — sans doute beaucoup trop spécialisées pour être encore susceptibles de multiplication — mais à un allongement de ces cellules, qui de discoïdales deviennent cylindriques.

On voit, sur la fig. 7A<sup>1</sup>, indépendamment de ce gain en hauteur des cellules chordales, que les noyaux, de ronds qu'ils étaient sont devenus irréguliers et angulaires, les vacuoles, elles-aussi, ayant une tendance à se déformer par compression réciproque, ce qui dénote leur gonflement, lequel est sans doute responsable de la déformation subie par les noyaux eux mêmes.

Sur la fig. 8A<sup>1</sup> les vacuoles ont conflué, dans chaque cellule chordale, de manière à constituer autant de grosses vacuoles biconvexes, le cytoplasme étant réduit, dans chaque cellule aux proportions d'une lentille biconcave, logeant le noyau très déformé et quelques granulations vitellines.

Sur la fig. 1B (Pl. II) la vacuolisation est allée beaucoup plus loin : nous avons maintenant devant nous d'énormes vacuoles cylindriques, ne laissant entre elles que d'étroites cloisons cytoplasmiques, dans chacune desquelles se retrouve le noyau, le plus souvent rejeté contre la paroi. Je ne saurais préciser si les cloisons cytoplasmiques intervacuolaires

sont formées par les deux cellules adjacentes ou bien seulement par la cellule à laquelle appartient le noyau; et dans ce cas, je ne puis non plus dire si le noyau se trouve en avant ou au contraire en arrière de la vacuole appartenant à la même cellule (un stade un peu plus jeune de la vacuolisation se voit fig. 4c, Pl. III).

La torsion de 90° subie par la queue fait que les coupes parasagittales des larves rencontrent la queue frontalement, et c'est là le sens suivant lequel sont coupées les portions de queues que nous examinons. La fig. 1B dont nous venons de parler étant frontale à mi hauteur de la queue, tout le centre en est occupé par la chorde, tandis que les cellules musculaires sont refoulées et se présentent sous une faible épaisseur. Sur la fig. 1c, il s'agit d'une coupe frontale passant au dessus de la chorde, et montrant le tube nerveux, avec, de part et d'autre, trois rangées de cellules musculaires. Celles-ci se retrouvent aussi sur la fig. 1D, coupe passant sous la chorde, et montrant au centre le tube urétérique.

Les fig. 6<sup>1</sup> et 6<sup>2</sup> sont des coupes, également frontales, dans la queue d'une autre larve, dont ces deux seules figures ont été retenues. Ces coupes frontales de la queue sont à rapprocher des coupes transversales du même organe, telles que le montre la fig. 1, Pl. III, stade où la queue est coupée deux fois, déjà tordue, le cordon nerveux se trouvant à gauche sur la figure, tandis que la fig. 5, Pl. II se rapporte à un stade plus jeune, à queue non tordue. On voit sur cette dernière figure que les cellules de l'intestin caudal sont beaucoup plus chargées de grains vitellins que celles du tube nerveux (ceci se vérifie sur la fig. 1E, Pl. VII, se rapportant à *Clavelina*).

En résumé, on voit que la vacuolisation de la queue résulte de la résorption des granules vitellins que contiennent les jeunes cellules chordales en même temps que de la confluence des petites vésicules de « suc cellulaire », qui finissent par donner, dans chaque cellule chordale, une seule grosse vacuole, qui refoule le cytoplasme, avec le noyau, toujours du même côté — je ne sais si c'est en avant ou en arrière — de sorte que les vacuoles et les noyaux alternent régulièrement (fig. 4c, Pl. III et 1B, Pl. II), donnant l'effet d'un taxisme rigoureux. Les grains vitellins résorbés, tout comme ceux des autres organes passifs, urétéron et ectoblaste caudal, servent très probablement à l'expansion et au travail des cellules musculaires, qui prennent un grand développement (fig. 1c et 1D, Pl. II).

#### D. Coupes transversales et coupes frontales.

S'il est vrai que les coupes sagittales médianes, lorsqu'elles sont bien réussies, ont une très grande valeur pour la topographie générale, et que les coupes voisines, faites selon des plans parallèles au plan médian, apportent souvent des renseignements précieux, il n'en est pas moins vrai que les coupes menées perpendiculairement au plan sagittal sont indispensables pour s'orienter dans la topographie des stades successifs. Toutefois, la plupart de ces coupes seront intermédiaires entre le sens transversal et le sens frontal; sens bien difficiles à déterminer exactement, par suite de la torsion des larves, qui est telle que, dans une même larve, les coupes seront frontales dans le milieu de la larve, et transversales dans les deux bouts, avec tous les degrés d'obliquité entre le milieu et les deux bouts. Ce n'est donc qu'avec certaines réserves que l'on peut parler de coupes frontales ou transversales : dans une même série de coupes perpendiculaires au plan sagittal, si les coupes extrêmes sont transversales, les coupes moyennes seront frontales, et réciproquement, ainsi que ce serait le cas dans la série des coupes faites parallèlement les unes aux autres

dans un croissant. Enfin, nous avons déjà vu que, par suite de la torsion de la queue, les coupes frontales de cet organe se trouvent dans des plans parasagittaux.

Après ces réserves, je donne encore le texte ou plutôt les notes laissées par Van Beneden relativement à la larve de *Colella* à laquelle se rapportent les fig. 2 (Pl. IV).

[V. B.] Cette larve est coupée à peu près exactement frontalement, parallèlement à l'axe de la partie initiale du névraxe; les coupes sont à peu près exactement symétriques.

Les premières coupes intéressant le névraxe, coupé suivant son axe, montrent à droite et à gauche et à petite distance du plan médian les sections transversales des canaux péribranchiaux. Les canaux, au voisinage de leur embouchure à la surface du corps, sont dépourvus d'orifice. Les lumières apparaissent sur la quatrième ou la cinquième coupe; elles s'agrandissent de haut en bas pour atteindre leur maximum sur les coupes 22 à 25, puis diminuer, les organes disparaissant vers la 29<sup>e</sup> coupe. Ce sont donc des culs-de-sac, aplatis transversalement, adjacents par une surface à peu près plane au sac branchial et dirigés ventralement de haut en bas et un peu d'avant en arrière. Ils communiquent l'un et l'autre avec la cavité branchiale par deux orifices dont l'antérieur est le plus grand et le plus élevé. — La première trace de l'organe pigmentaire cérébral a apparu sous la forme d'un amas globulaire, saillant dans la cavité ventriculaire et dépendant d'une grande cellule assez aplatie et fort étendue.

La cavité pharyngienne se termine supérieurement en un cul-de-sac qui occupe la concavité du névraxe, en avant de l'extrémité céphalique de la notochorde. Ce cul-de-sac se poursuit jusque dans la portion initiale de la queue, sous la chorde dorsale, si l'on s'exprime dans le sens morphologique, à droite de la notochorde si l'on s'exprime dans le sens topographique. C'est que, déjà à ce moment la queue est orientée perpendiculairement à la portion viscérale ou antérieure du corps : le plan médian de la queue est horizontal si l'on considère comme étant vertical le plan de symétrie de la partie renflée de la larve.

Aucune trace encore de gouttière hypobranchiale.

Toute la portion initiale du futur tube digestif, l'œsophage et l'estomac, se confondent encore avec le pharynx, cette partie de l'appareil digestif n'étant encore qu'une simple gouttière médiane courant verticalement à la face postérieure du propharynx, et se reconnaissant immédiatement à ce que l'épithélium endoblastique y est extrêmement épais. La gouttière s'approfondit progressivement, mais insensiblement, de haut en bas. Elle se termine inférieurement en un léger cul-de-sac, de telle sorte que dans 3 ou 4 coupes frontales se montre en arrière du pharynx un organe plein (section tangentielle du cul-de-sac de l'estomac). Il en résulte qu'il existe entre le fond du cul-de-sac stomacal et le fond du pharynx un angle ouvert en arrière et en bas. C'est dans cet angle que siège l'ébauche du cœur, intimement uni à la paroi stomacale.

La portion intestinale du tube digestif est déjà ébauchée dans toute sa longueur. Elle est intimement unie à la plaque endoblastique épaisse qui délimite la gouttière œsophagostomacale. Dans sa partie inférieure, l'intestin n'est (lui-même) qu'une gouttière débouchant dans la gouttière stomacale et courant parallèlement à cette dernière du côté gauche. Plus haut la gouttière est transformée en tube à lumière bien apparente; plus haut encore il n'y a plus de lumière, mais un cylindre plein adjacent à l'épithélium pharyngien, et

que l'on peut poursuivre jusqu'au niveau du névraxe. Les dernières coupes, en allant de bas en haut se voient à gauche du névraxe, à un niveau un peu plus inférieur que le plancher du système nerveux central.

Le cœur est visible sur cinq coupes. Dans la deuxième, il se présente sous la forme d'un bissac placé transversalement (fig. 2F et 2F', Pl. IV), avec deux lumières entièrement indépendantes séparées par une cloison complète.... Les deux vésicules cardiaques sont donc accolées au fond de l'estomac. » [V. B]

Toute cette description était basée sur la série complète des croquis des coupes successives de la larve, dont je n'ai pu retenir que les fig. 2 (Pl. IV). Je ne sais pas pourquoi cette larve avait été si spécialement analysée; mais, n'ayant pas le choix, j'ai reproduit le seul texte se rapportant à une larve coupée dans le sens frontal, et ne puis que regretter de n'avoir pas d'autres textes à donner. Celui qui précède montre que Van Beneden, bien que cherchant tout spécialement à résoudre le problème de la formation du cœur et de ses annexes, restait attentif à d'autres questions : formation des cavités péribranchiales (on remarquera que V.B. parle de deux canaux péribranchiaux, situés à petite distance à droite et à gauche du plan médian), formation du tube digestif, etc. La plupart des figures reproduites dans les Planches se rapportant à *Colella* se prêteraient à d'assez longs développements; mais ceux-ci, sans intérêt pour les profanes, seraient inutiles pour les initiés, qui trouveront beaucoup plus de profit à faire eux-mêmes l'analyse détaillée des belles figures qui leur sont offertes.

Il serait hautement à souhaiter que la publication de ces figures faites d'après les préparations du matériel de la « BELGICA », incitât de nouveaux chercheurs, maîtrisant une technique délicate, à reprendre des études de morphologie comparée des larves d'Ascidies, question qui est bien loin d'être épuisée, et qui paraît susceptible de beaucoup d'observations intéressantes.

Le travail de Lahille (1890) déjà si lointain, est encore le seul où divers types de larves d'Ascidies aient été étudiés comparativement, en se limitant à peu près à l'aspect extérieur des larves écloses. Il est profondément regrettable que nous manquions à peu près complètement de renseignements sur l'organogénèse de beaucoup de types, mais cela s'expliquait par des difficultés techniques, en grande partie résolues aujourd'hui. Toutes les espèces qui ont déjà fait l'objet de recherches seraient à reprendre, et beaucoup d'autres, pourtant extrêmement communes, devraient être étudiées à leur tour. Il semble y avoir, entre les larves des différents groupes d'Ascidies, des différences au moins aussi accusées qu'entre les formes adultes, ce qui permet d'escompter des résultats appréciables d'une étude comparée de l'organogénie et de la morphologie larvaires. Nous savons, d'une façon formelle, que chez certaines formes, telles qu'*Ascidiella* et *Ciona*, les cavités péribranchiales sont d'abord indépendantes, et présentent chacune leur orifice exhalant; mais ce n'est que d'une façon plutôt implicite que nous admettons que, dans d'autres types, l'orifice cloacal est d'emblée impair; et nous ignorons à peu près complètement comment se forment dans ce cas les cavités péribranchiales. Nous manquons d'ailleurs toujours d'évidence formelle quant à l'origine de ces cavités, bien que, a priori, elle paraissent devoir être, comme chez l'*Amphioxus*, de nature épiciélienne, donc ectodermiques, il n'est pas exclu que l'endoderme

pharyngien participe à leur formation, voire en assume tout le poids. Dans ce cas, deux extroflexions simultanées de la paroi pharyngienne primitive, confluant, donneraient par leur réunion la cavité péribranchiale, et toute la branchie subséquente n'aurait que la valeur d'une duplicature de la paroi pharyngienne.

D'autre part, l'origine première de la vésicule cardio-péricardique, c'est-à-dire la provenance des premiers cardioblastes, est à reprendre, et à résoudre définitivement cette fois, sur *Clavelina*, en étudiant sur des coupes irréprochables, faites en tous sens, de jeunes stades à neuropore encore ouvert ou en voie de fermeture. Il s'agirait de vérifier si la plaque cardiaque, considérée jusqu'ici comme délaminiée de l'endoblaste pharyngien est en réalité, comme je le déclare plus loin, déjà une étape secondaire, résultant de la fusion, sur le plan médio-ventral, de deux ébauches mésoblastiques latérales. La question, déjà tant débattue, mérite assurément qu'un point final y soit enfin mis.

En connexion avec le cœur se pose toujours la question des épocardes (celle des procordes, en tant qu'«ébauche commune de la vésicule cardio-péricardique et des épocardes» étant définitivement résolue par la négative); question comportant celle des rapports de continuité que contractent (*Clavelina*) ou ne contractent pas les épocardes avec le péricarde; question comportant aussi le rôle de l'épicaarde dans le bourgeonnement. Il y aurait un beau travail à faire sur la cloison stoloniale des Ascidies bourgeonnantes : épicaarde endoblastique chez *Distaplia* et *Colella*, tube ectoblastique dans le bourgeonnement palléal des Botrylles et de *Stolonica*; simple lame mésenchymatique chez *Clavelina* (d'après Brien, 1927).

Il faudrait reconsidérer la question de la torsion de la queue, dont j'ai déjà parlé ailleurs (Mém. Mus. R. Hist. Natur. de Belgique, 2<sup>e</sup> série fasc. 3, 1936) et dont il serait bien intéressant de rechercher si elle paraît réalisée, par convergence, chez certaines larves d'Ascidies (lesquelles?) et chez les Appendiculaires.

Une étude de la vésicule cérébrale chez les différents types de larves mériterait également d'être faite, en considérant notamment les organes sensoriels, dont l'un (lequel?) manque souvent.

Bref, l'embryogénie et l'organogénie de la plupart des types de larves est à reprendre ou entièrement à faire, avec l'objectif d'en tirer la matière d'une morphologie comparée des larves, et d'en faire sortir des considérations, peut-être fécondes, sur la classification naturelle des formes adultes, au sujet desquelles il faut bien convenir que nous sommes encore dans le noir.

Je ne sais si un tel travail poserait la question de savoir si les larves sont plus primitives que les adultes eux-mêmes; mais il ne faudrait, je pense, pas perdre de vue que tous les caractères « primitifs » ne se trouveront sans doute jamais réunis chez une même larve, chaque type présentant en dehors de ses caractères ancestraux, des adaptations variées, faute desquelles la question, vraiment trop facile, serait depuis longtemps résolue. En réalité, il reste beaucoup à trouver et à confronter et ceux qui viendront après nous ne pourront pas nous reprocher d'avoir épuisé les questions que nous les convions à reprendre.

## II.

## ORIGINE ET GENÈSE DES ORGANES CARDIO-PÉRICARDIQUE ET ÉPICARDIQUES.

## A. Historique.

[V.B.]

Tandis que KROHN (1852), KOWALEVSKY (1867) et KUPFFER (1863) se sont bornés à préciser le lieu de formation du cœur chez la larve des Ascidies, ayant reconnu d'ailleurs que cet organe procède d'un amas de cellules intimement uni au sac branchial (proéminent dans la cavité du corps, entre l'épiderme et le système intestinal, ventralement placé par rapport au sac branchial, à l'extrémité postérieure du sillon endostyloïde), SEELIGER (1882) a le premier affirmé l'origine endodermique de l'organe cardio-péricardique. En 1884-85, SEELIGER, dans son mémoire sur le développement larvaire de *Clavelina lepadiformis* (1884-5), décrit la première ébauche cardiaque comme étant un diverticule de la paroi ventrale du sac branchial, débouchant dans le pharynx, immédiatement en arrière de l'extrémité postérieure de l'endostyle. Ce diverticule, dirigé en arrière, s'accroît en longueur pour gagner le fond du cul-de-sac de l'estomac et se résoudrait par la suite, grâce à l'apparition d'un sillon intéressant sa face ventrale, en un sac clos, l'organe cardio-péricardique et un tube restant, pendant un temps du moins, en communication avec le pharynx. L'ébauche serait médiane; sa paroi serait formée dès le début par un épithélium très mince.

D'après SEELIGER, le premier rudiment du cœur se montrerait dans la dernière période de la vie embryonnaire. Il le décrit et le figure comme faisant sa première apparition chez des larves fort avancées déjà, pourvues de leur tube digestif définitif et d'une gouttière hypobranchiale, des deux organes des sens pigmentés, d'une cavité du corps très étendue, d'une queue faisant un tour complet autour de la portion céphalo-viscérale de la larve, et de papilles adhésives.

Il est absolument certain, en ce qui concerne la Claveline, que le sac péricardique prend naissance et se constitue à une époque beaucoup plus reculée du développement, que ce sac présente déjà sa forme définitive chez les larves comme celle que SEELIGER a représentée fig. 42, Pl. IV de son mémoire. Il en résulte que SEELIGER n'a rien vu et n'a rien pu voir de la première ébauche du cœur. C'est donc tout à fait à tort qu'il s'attribue et se fait attribuer par ses élèves le mérite d'avoir découvert l'origine hypoblastique du cœur.

Dans les Recherches sur la morphologie des Tuniciers que j'ai publiées en collaboration avec M. CH. JULIN, nous avons décrit cinq stades du développement de l'organe cardiaque.

Préalablement à la formation du cœur, l'on trouve sous le plancher de la cavité branchiale vers la limite postérieure de cette cavité, dans la région où elle se continue avec l'œsophage, deux cordons cellulaires adjacents, l'un gauche, plus volumineux, l'autre

droit, de moindre diamètre. A leurs extrémités ces cordons se confondent avec l'épithélium hypoblastique du tube digestif. Dans le cordon gauche se voit une cavité en forme de fente, autour de laquelle les cellules se disposent en un épithélium cylindrique. Les figures montrent que cette fente est virtuelle (Stade I).

Chez des larves un peu plus âgées, l'on retrouve les deux cordons d'inégal calibre. Dans chacun d'eux il existe maintenant une lumière. En un point les deux cavités communiquent entre elles, d'où résulte qu'il n'existe plus dans l'ensemble de l'ébauche qu'une cavité unique en forme de bissac, et l'organe lui-même, étranglé en son milieu, affecte en coupe la forme d'un 8 couché (Stade II).

Contrairement à ce qui a été affirmé [par SEELIGER (Bronn, p. 819)], ces faits ont été constatés sur une série de larves de même âge, non pas en coupes optiques, mais sur des coupes réelles.

D'où viennent les cylindres adjacents, et partiellement confondus entre eux au milieu de leur trajet ?

Chez des larves plus jeunes, encore totalement dépourvues d'organes pigmentaires cérébraux, montrant les premiers indices des cavités péribranchiales sous forme de deux épaississements épiblastiques, chez lesquelles le mésoblaste se trouve encore entièrement localisé à droite et à gauche du névraxe, partout ailleurs l'hypoblaste branchial étant encore intimement uni à l'épiderme, il existe du côté ventral, exactement à la place qu'occupent plus tard les cylindres cardiaques, deux bourrelets cellulaires parallèles, formés de cellules se colorant fortement en rose par le carmin. Tandis que toutes les cellules du reste de l'hypoblaste ont leur noyau situé au voisinage de la cavité digestive, celles qui constituent les deux bourrelets parallèles ont leurs noyaux situés au milieu du corps cellulaire. Ces cellules ne contribuent plus d'ailleurs à délimiter la cavité digestive ; elles forment ensemble deux cordons qui, quoique engagés à la façon de coins dans l'épaisseur de l'hypoblaste, tendent à s'interposer entre l'hypoblaste et l'épiderme.

Nous avons admis que les deux bandes épithéliales parallèles du plus jeune stade observé constituent les premières ébauches des cylindres du stade subséquent. Nous avons conclu à leur origine hypoblastique du fait qu'au moment où ils apparaissent, aucun élément mésoblastique ne s'est encore insinué, ni sur les côtés de la larve, ni ventralement entre l'épiblaste et l'hypoblaste. De la dualité manifeste des cylindres aux stades I et II et des bandes cellulaires parallèles du stade plus jeune nous avons conclu à la dualité primitive de l'organe cardio-péricardique. C'est qu'en effet l'étude des stades subséquents montre que les deux cylindres sont les premiers rudiments de la vésicule péricardique. La communication, déjà établie au stade II, entre les lumières des cylindres droit et gauche s'étend rapidement, de telle sorte que bientôt les deux organes creux se confondent en un seul ; leur paroi épithéliale, d'abord épaisse, formée de cellules cubiques, s'amincit et se réduit à un épithélium pavimenteux simple de plus en plus mince. A ce stade, que nous avons appelé le stade III, la vésicule péricardique communique en avant par deux canaux courts avec la cavité branchiale ; leurs orifices sont situés l'un à droite et l'autre à gauche de l'entrée de l'œsophage. Il était naturel de conclure de l'examen comparatif des stades II et III que ces deux canaux procèdent, comme la vésicule à laquelle ils aboutissent en arrière, des deux cylindres adjacents soudés à l'hypoblaste

branchial par leur extrémité antérieure au stade II, grâce à l'extension progressive d'arrière en avant des lumières des cylindres.

Les stades de transition n'ayant pas été observés, ainsi que cela ressort clairement de notre texte, la conclusion quant à l'origine de ces deux tubes restait hypothétique ; ce qui ne l'était pas, c'est l'existence, à un moment donné (stade III), d'une communication entre la cavité péricardique et la cavité branchiale, par l'intermédiaire de deux canaux auxquels nous avons donné le nom d'épicardes pour les distinguer des cylindres primitifs que nous avons appelés procardes.

Au stade IV, la vésicule péricardique est entièrement séparée des tubes épicaudiques. Sa voûte invaginée forme la paroi cardiaque ; les deux tubes épicaudiques, séparés de l'organe cardio-péricardique, se sont soudés entre eux à leur extrémité distale en une vésicule aplatie de haut en bas, recouvrant dorsalement la cavité du cœur.

Il a donc été constaté par l'observation :

1) que préalablement à l'apparition des deux cylindres appelés procardiques, creusés de cavités partiellement confondues en cavité commune, il se forme, à la place qu'occupent plus tard ces cylindres adjacents, une ébauche épithéliale qui semble résulter d'une sorte de délamination de l'hypoblaste et se compose d'une partie droite et d'une partie gauche.

2) que la vésicule péricardique résulte de la confluence de ces deux ébauches, qui ne sont déjà plus que partiellement séparées quand elles se montrent l'une et l'autre creusées d'une lumière.

3) que la vésicule péricardique ne communique pas au début avec la cavité branchiale.

4) que plus tard une semblable communication existe ; qu'elle est double, la communication s'établissant par deux tubes qui s'ouvrent dans la cavité branchiale, l'un à droite, l'autre à gauche de l'œsophage.

5) que plus tard encore cette communication cesse d'exister, les tubes se séparant de la cavité péricardique.

6) que les tubes persistent et se confondent plus tard en une vésicule médiane (sac épicaudique).

7) que la paroi cardiaque est une partie de la vésicule péricardique primitive, consistant en une invagination de la voûte du sacculé clos.

Il a été conclu d'un nombre relativement restreint de stades observés à la communauté d'origine de l'organe cardio-péricardique et des épicaudiques [les « procardes » étant les ébauches communes de ces organes].

Nos conclusions (1886) quant à l'origine hypoblastique du cœur ont été confirmées par CHABRY (1887) chez *Ascidiella aspersa*, par PIZON (1893) chez les Botrylles et par WILLEY (1892) chez *Clavelina lepadiformis*. Toutefois WILLEY, qui a vu aussi la première ébauche du péricarde se séparer par délamination de l'endoderme ventral du pharynx, ne peut confirmer la notion de la dualité primitive de l'organe péricardique. Chez *Ciona*, il n'a pu trancher la question de l'origine première du péricarde, mais l'ébauche de cet organe,

quoique plus petite et plus tardive que chez la Claveline, présente un aspect tout semblable à ce qui a été décrit chez cette espèce. Elle est formée de deux vésicules séparées par un septum double, dont les feuillets, en s'écartant, engendrent la cavité cardiaque. Quant à l'épicarde, WILLEY ne l'a pas trouvé chez *Ciona*.

Les recherches de D. DAMAS (1899) et de MARC DE SELYS LONGCHAMPS (1900) sur le développement de *Ciona* ont établi d'une façon indiscutable qu'il n'existe aucun rapport, chez cette espèce, entre le développement du cœur et celui de l'épicarde. Comme l'a parfaitement observé WILLEY, l'ébauche péricardique se forme chez la larve aux dépens de deux vésicules parfaitement distinctes, adjacentes l'une à l'autre; la cavité du cœur naît du dédoublement du septum résultant de l'accolement des deux vésicules l'une à l'autre. L'épicarde ne se forme pas chez la larve, mais bien longtemps après la fixation, chez la jeune Ascidie, par une sorte de cloisonnement de la cavité respiratoire.

De sorte que la communauté d'origine du péricarde et des tubes épicaudiques, que nous avons (1886), non pas constatée, mais admise par hypothèse chez *Clavelina* n'a été vérifiée par personne; chez *Ciona*, cette communauté d'origine n'existe pas: les deux organes naissent à des moments différents, en des lieux différents.

Seul, M. JULIN, dans deux mémoires successifs (1896, 1899), a confirmé l'existence de formations procardiques, ébauches communes aux dépens desquelles naîtraient d'une part l'organe cardio-péricardique, d'autre part les épicaudiques, et cela non pas dans une, mais dans cinq formes de Tuniciers: *Distaplia magnilarva*, *D. rosea*, *Ciona intestinalis*, *Styelopsis grossularia* et *Lithonephrya eugyrida*. Si l'on fait abstraction du terme de « procarde » dont il se sert pour désigner le diverticule initial aux dépens duquel se formerait par étranglement le sac péricardique, M. JULIN décrit comme SEELIGER la formation du cœur, avec cette différence toutefois que, d'après M. JULIN, le diverticule pharyngien originel ne serait pas médian comme l'affirme SEELIGER en ce qui concerne *Clavelina lepadiformis*, mais latéral: il déboucherait dans le pharynx à droite du plan médian. En ce qui concerne *Ciona intestinalis*, M. DE SELYS a établi que les diverticules procardiques de M. JULIN ne sont autre chose que les ébauches de la seconde paire de protostigmates branchiaux. Les rudiments cardiaques décrits par M. WILLEY et par M. DE SELYS LONGCHAMPS ont totalement échappé à M. JULIN.

M. JULIN déclare ne pas comprendre « ce qu'a bien pu observer M. WILLEY » (1899, p. 328). Il est sévère pour M. DAMAS, auquel il enseigne qu'il eût dû prendre pour point de départ de ses recherches un stade beaucoup plus jeune... (1) Mais en cette circonstance la leçon eut pu utilement être différée: les études de MARC DE SELYS LONGCHAMPS ont établi que les procardes décrits par M. JULIN chez *Ciona* sont les diverticules stigmates de la seconde paire; que le sac péricardique ne se forme pas tardivement, au début de la métamorphose larvaire, mais conformément aux excellentes observations de WILLEY chez de jeunes larves récemment écloses; que par conséquent il ne peut être question de faire dériver le sac péricardique d'un procarde droit postérieurement à la métamorphose; que le sac péricardique procède d'une ébauche double formée par deux vésicules closes accolées l'une à l'autre, dont les cavités sont séparées par un double

(1) Ici se place une appréciation que je crois préférable de supprimer [S].

septum ; que cette dualité originelle est encore parfaitement reconnaissable au moment de la métamorphose ; que, comme DAMAS l'a établi, les épocardes apparaissent longtemps après la fixation de la larve, au fond de la cavité pharyngienne de la jeune Ascidie et se forment par cloisonnement ; qu'il n'existe par conséquent, comme WILLEY et DAMAS l'ont soutenu, aucune communauté d'origine entre le sac péricardique et les épocardes.

Le même mode de formation du sac péricardique aux dépens d'un procarde droit, M. CH. JULIN l'a observé et décrit chez *Styelopsis grossularia* et chez *Lithonephrya eugyranda*. A la suite de nouvelles recherches, il a confirmé chez *Clavelina* l'unité originelle du sac péricardique et des tubes épocardiques ; enfin, il a décrit, chez *Distaplia magnilarva* (1896), tous les stades de la formation du péricarde et du tube épocardique droit aux dépens d'un cul-de-sac procardique droit, tout comme il l'a observé chez *Ciona*. SALENSKY a constaté, il y a longtemps déjà (1893), chez la larve de *Distaplia magnilarva*, l'existence de deux prolongements du fond du sac branchial, qu'il considère comme les homologues des tubes épocardiques de *Clavelina* ; mais, n'ayant pas étudié le développement de la larve, il n'a pu décider si le sac péricardique procède ou non d'une ébauche commune avec ces tubes. M. JULIN a rempli cette lacune et constaté que l'organe cardio-péricardique, chez *Distaplia*, comme chez *Ciona*, *Styelopsis* et *Lithonephrya*, procède d'un procarde droit, le reste du diverticule primitif devenant l'épicarde droit.

Ayant pu étudier de nombreuses séries d'excellentes coupes de larves de *Colella*, forme voisine des *Distaplia* des mers d'Europe, j'ai pu me faire une conviction sur ce qui se passe chez cette forme. J'ai reconnu que là, pas plus que chez *Ciona*, il n'existe aucun rapport génétique entre le péricarde et les tubes épocardiques. J'ai repris alors, usant d'un bon matériel de larves de *Clavelina* à tout état de développement, l'étude de la genèse de l'organe cardio-péricardique chez cette forme aussi ; la conclusion c'est que, pas plus chez *Clavelina* que chez *Ciona* et *Colella*, les épocardes ne se forment aux dépens des ébauches qui engendrent le cœur et le péricarde. Il n'y a donc pas de procardes]. Les rapports qui s'établissent entre ces organes sont secondaires.

.....

VAN BENEDEN a certainement rédigé une partie des pages qui précèdent antérieurement à la publication, en 1903, du travail de KUHN (1903), dont l'apparition à vraisemblablement contribué à le décider à reprendre, sur de nouveaux matériaux, l'étude de *Clavelina*. Voici comment, après avoir fait cette nouvelle étude, il s'exprime à propos des résultats de KUHN. (S)].

.....

Dans un travail paru récemment, un élève de Seeliger, G. KUHN, constate que, aussi bien chez *Clavelina* que chez *Ciona*, la première ébauche cardiaque consiste en une plaque cellulaire solide résultant d'une sorte de délamination de l'hypoblaste ; mais aussitôt après sa première apparition cette plaque se creuserait d'une cavité débouchant dans le pharynx, d'où il résulterait que le mode de formation du premier rudiment du cœur ne serait qu'une modification du processus d'invagination.

C'est tout à fait à tort que KUHN présente ses observations comme confirmant

celles de son maître SEELIGER. SEELIGER n'a rien vu, il n'a rien pu voir des phénomènes que décrit KUHN, attendu que c'est dans des larves beaucoup plus âgées, possédant déjà un sac péricardique complètement formé qu'il a recherché et décrit la genèse du cœur. Il est extrêmement probable que le diverticule débouchant dans le pharynx, observé et figuré par SEELIGER est l'un des deux tubes épicaudiques; ce qu'il décrit comme la formation du cœur aux dépens du diverticule est la mise en communication secondaire avec le pharynx, par l'intermédiaire non pas d'un, mais de deux tubes épicaudiques, du sac péricardique, dont la présence à des stades plus reculés du développement a totalement échappé à l'observateur allemand. Le cul-de-sac décrit par KUHN n'a, d'après cet auteur, qu'une existence essentiellement éphémère; l'orifice de communication ne dure qu'un moment, et l'on n'en trouve plus trace, d'après KUHN lui-même, aux stades plus avancés du développement. Il y a plus: le diverticule décrit par KUHN n'existe pas, pas plus chez *Colella* que chez *Clavelina*; KUHN a été induit en erreur par un accident de préparation.

Les principales questions à résoudre sont les suivantes :

1. En quoi consiste la première ébauche cardio-péricardique? Quel est son siège? D'où procède-t-elle, de l'hypoblaste ou du mésoblaste? Comment se forme-t-elle, par invagination ou par délamination? Dans la première hypothèse, reste-t-elle simple, ou bien présente-t-elle ultérieurement des indices de dualité, voire même une dualité complète?

2. Comment se forme la cavité péricardique?

3. L'ébauche cardio-péricardique primitive est-elle en même temps l'origine des tubes épicaudiques, ou bien ceux-ci ont-ils une origine indépendante de celle du sac péricardique? En d'autres termes, existe-t-il des « procardes »?

4. Existe-t-il à un moment donné des communications entre la cavité péricardique et le pharynx, soit directes, soit pas l'intermédiaire des épicaudiques?

5. Les tubes épicaudiques restent-ils indépendants l'un de l'autre ou se confondent-ils secondairement en tout ou en partie en un sac épicaudique médian?

6. La paroi cardiaque est-elle le résultat d'une invagination de la voûte de la vésicule péricardique, ou bien se forme-t-elle, conformément aux données de WILLEY (1892) et de MARC DE SELYS (1900), par écartement de deux vésicules primitivement adjacentes, aux dépens d'un septum interposé entre les cavités de ces vésicules? [V.B].

\* \* \*

On verra plus loin que je serai amené à envisager 6 immédiatement après 2, les paragraphes 3, 4 et 5 ci-dessus devenant 4, 5 et 6 [S].

### B. Partie descriptive.

[V.B.]

Au lieu de décrire l'un après l'autre les stades successifs du développement de l'organe dont il s'agit, d'abord chez la Colelle, puis chez la Claveline, ce qui aurait pour résultat de rendre inévitable de nombreuses répétitions, je ferai connaître mes observations sur les divers stades de l'évolution dans l'une et l'autre espèce, en indiquant à propos de ces stades les analogies et les différences.

#### 1. La plaque cardio-péricardique.

La première ébauche de l'organe consiste en une plaque formée d'une assise unique de cellules, adjacente à la partie de l'hypoblaste qui va devenir, dans la suite, l'épithélium du cul-de-sac de l'estomac et la partie de l'épithélium pharyngien qui continue en arrière, sur la ligne médiane, le futur endostyle.

1<sup>o</sup>) Chez *Colella Racovitzai*. Je décrirai d'abord cette plaque telle qu'elle se présente quand elle est entièrement constituée, je dirai après ce que j'ai pu reconnaître quant à sa genèse.

Les larves qui montrent la plaque entièrement formée sont déjà assez avancées dans leur développement, en ce sens que la queue fait déjà un cercle complet, même un peu plus d'un cercle, autour de la dilatation viscérale de la larve.

Dans une semblable larve, la queue a déjà subi sa torsion, d'où résulte qu'ici comme chez les Appendiculaires, le plan médian de la portion caudale du tronc est perpendiculaire au plan médian de la dilatation viscérale. La torsion se fait à l'origine même de la queue, et comme conséquence, la queue, aplatie transversalement, s'applique sur la dilatation viscérale par sa face latérale gauche, dans toute la longueur du cercle qu'elle décrit. Pour la recevoir, la dilatation antérieure du tronc présente une rainure ou gouttière médiane, peu accusée seulement à la face dorsale, sur laquelle s'applique d'ailleurs la portion terminale déjà atténuée de la queue. Celle-ci, après avoir exécuté son trajet circulaire se trouve un peu déviée vers la gauche quand elle atteint l'extrémité antérieure du névraxe, et c'est à gauche du plan médian qu'elle continue son trajet..... [V.B.]

[S.] Le texte de V.B. s'arrêtant là, force m'est d'enchaîner, et de renvoyer tout d'abord aux figures qui illustrent ce qui précède. La fig. 6 (Pl. I) reproduit la coupe sagittale médiane d'une larve à queue non encore tordue, tandis que la fig. 7A montre une coupe semblablement orientée dans une larve à queue déjà tordue, queue qui ne fait pas encore un tour complet autour de la portion renflée de la larve. Sur la fig. 8A, larve dont la queue fait environ 1 fois et 1/3 le tour du corps, on observe, juste à l'opposé de la vésicule cérébrale avec son organe pigmentaire, une vésicule dans la paroi de laquelle on compte, sur cette coupe, une douzaine de noyaux, vésicule appliquée étroitement contre la paroi du pharynx, et qui

n'est autre que la vésicule cardio-péricardique. Ce stade a donc déjà succédé à la plaque dont parle V.B., et si j'avance jusqu'à lui pour identifier une première fois l'ébauche cardiaque, c'est afin de remonter ensuite au stade de la plaque, que l'on voit sur la fig. 7A, où on la trouve, au même endroit que la vésicule de la fig. 8A, et qui donne l'impression de se délaminer du fond de la paroi pharyngienne. Sur la fig. 7A la plaque cardiaque comporte 5 noyaux et le cytoplasme qui les entoure, représenté par une teinte plus sombre, est finement granuleux et dépourvu des grosses inclusions cytoplasmiques que l'on observe encore à la voûte du pharynx. Remontant à la fig. 6, nous constaterons, à l'endroit correspondant à la plaque cardiaque, que plusieurs cellules — quatre noyaux visibles — sont intercalées entre la base de l'épithélium pharyngien et l'ectoblaste; mais il paraît impossible de dire si ces cellules proviennent d'une délamination de l'épithélium pharyngien ou bien si ce sont des cellules mésenchymatiques venues se loger là. Du reste, les coupes sagittales sont peu favorables à la solution de ce problème, et je ne les ai appelées que pour mieux situer l'ébauche cardiaque, dans ces magnifiques figures d'ensemble qui illustrent si bien la topographie générale.

Tournons-nous donc vers les coupes transversales, et tout d'abord vers un stade jeune, analogue à celui dont la fig. 6 (Pl. I) nous a donné la coupe sagittale. Les fig. 3A à 3C (Pl. II) montrent trois coupes transversales de ce stade, que V.B. a caractérisé par cette note : « très jeune, pas de trace de péricarde, vésicules péribr. cupules ».

[V.B.] Dans cette larve (n° 30), une des plus jeunes qui ait donné des résultats passables, la queue décrit moins d'un demi cercle autour du renflement viscéral. Celui-ci est coupé transversalement. L'on distingue très nettement les coupes du névraxe dans lequel il semble n'exister aucune lumière, mais qui est partout déjà séparé de l'épiblaste. A droite et à gauche de la partie postérieure de l'ébauche encéphalique, se voient deux épaisissements de l'épiblaste, qui doivent être les premiers indices des cavités péribranchiales. La dilatation antérieure du tube digestif est une cavité vésiculaire dont la paroi postérieure très épaisse proémine dans la cavité. Le blastocèle est déjà très étendu et le mésenchyme se répand déjà latéralement et ventralement entre l'épiblaste et l'hypoblaste. La queue n'a pas encore subi sa torsion. En effet, près du bout de la queue, comme à son origine, le névraxe est coupé transversalement. Les plaques musculaires sont formées de très petites cellules : les noyaux sont très rapprochés et semblent disposés en deux assises. Trace d'une fente entre ces deux assises. Une larve du même âge a été coupée sagittalement (fig. 6, Pl. I). [V.B.]

Les fig. 3A et surtout 3C (Pl. II), montrent fort bien les deux masses mésoblastiques en voie de se résoudre dans le mésenchyme, dont bon nombre d'éléments sont répandus dans le blastocèle, sous forme de grosses cellules arrondies, à cytoplasme finement granuleux et à noyau plus régulier que celui des feuilletts ectoblastique et endoblastique. Ces cellules mésenchymatiques libres ne renferment plus guère de grains vitellins, et diffèrent ainsi des cellules des deux autres feuilletts, lesquelles en sont encore bourrées, certains de ces grains ayant une taille égale ou même supérieure à celle des éléments mésenchymateux eux-mêmes. Les cellules mésenchymatiques s'appliquent souvent à la face profonde de l'endoblaste, et particulièrement à l'endroit où l'on reconnaîtra un peu plus tard l'ébauche cardiaque, dont V.B. dit seulement qu'elle est encore inexistante dans la larve des fig. 3A à 3C (Pl. II).

Pourtant, à propos de « la larve S. 7 », dont notre fig. 6 (Pl. I), reproduit la coupe sagittale médiane, et dont le stade est très proche de celui auquel se rapportent les fig. 3A à 3C (Pl. II), V.B., faisant allusion à l'épaississement hypoblastique occupant le fond du pharynx, s'exprime ainsi :

[V.B] Dans une grande partie de l'étendue de cet épaississement l'hypoblaste montre une constitution spéciale. Indépendamment de la couche des noyaux très chromatiques de petites dimensions et d'apparence irrégulière, que l'on trouve ici comme dans tout le reste de l'hypoblaste au voisinage de la cavité digestive, il existe ici, au contact immédiat de l'épiblaste, donc dans la partie la plus profonde de l'hypoblaste une seconde assise de noyaux, beaucoup plus volumineux, vésiculeux ovoïdes ou sphériques, entourés de protoplasme teinté en rose par le carmin boracique. Ces noyaux sont peu nombreux et espacés. Ils ressemblent beaucoup aux noyaux des cellules mésoblastiques, mais siègent manifestement dans l'hypoblaste. Les cellules auxquelles se rapportent ces noyaux constituent une plaque cellulaire qui se confond avec l'hypoblaste dans toute son étendue. Par son siège et par tous ses caractères, cette plaque paraît être la première ébauche de l'organe cardio-péricardique. [V.B.]

[S.] Force nous est de retourner aux coupes transversales de la Pl. II. Nous nous convainçons que la larve des fig. 3 est en réalité un peu plus jeune que la larve S. 7, dont nous venons de parler, et que, parmi les larves coupées transversalement dont nous disposons, c'est en réalité celle de la fig. 5 (Pl. II) (larve 2) qui se rapproche le plus de S. 7. Sur la fig. 5 (Pl. II), la queue, encore symétrique et d'autant plus grosse qu'elle est encore courte, n'est coupée qu'une fois, et l'on voit qu'elle déprime fortement l'épiblaste, jusqu'à le mettre en contact avec l'hypoblaste; tandis que, des deux côtés le blastocèle est vaste, et rempli de cellules mésenchymatiques (qui ne sont pas représentées). Ce que V.B. vient de dire, à propos de S. 7, s'applique exactement à notre coupe transversale fig. 5 (Pl. II) : à la face profonde de l'hypoblaste, là où celui-ci est épaissi et est serré contre l'épiblaste, on voit un certain nombre de noyaux cellulaires nettement différenciés de ceux des deux feuilletts voisins, et l'on constate qu'ils s'étendent sur toute la face ventrale de l'hypoblaste, les corps cellulaires auxquels ils se rapportent étant mal délimités. L'ensemble de cette formation, qui représente sans conteste l'ébauche cardiaque, donne bien l'impression d'une plaque délaminiée de l'hypoblaste, ainsi que nous venons de voir V.B. l'admettre à propos de la fig. 6 (« larve S. 7 »).

Voyons maintenant la coupe transversale de la « larve 3 », dont la fig. 3A (Pl. III), donne l'ensemble et la fig. 3B le détail. Le stade se rapproche beaucoup du précédent : ici aussi la queue, encore épaisse, courte et non tordue, n'est coupée qu'une fois, et elle refoule l'épiblaste en une profonde gouttière, ne laissant entre elle et l'hypoblaste qu'un étroit espace, occupé par la plaque cardiaque, plus continue et mieux délimitée que sur la fig. 5 (Pl. II). Les remarques quant aux noyaux et au cytoplasme qui les entoure se vérifient pleinement.

Les fig. 2 (Pl. III) montrent le détail de trois coupes transversales empruntées à une larve d'un stade analogue, la disposition des cellules constituant l'ébauche cardiaque étant toujours la même. La larve qui a donné ces figures est d'un stade voisin de celui de la fig. 5 (Pl. I). La queue, coupée deux fois, a subi sa torsion, ainsi qu'on le voit également

sur la fig. 1 (Pl. III), se rapportant à une autre larve (n° 4), dont elle reproduit la coupe transversale dans son ensemble. Cette fig. 1 (Pl. III) est à comparer à la fig. 5 (Pl. II) : on constate que, dans celle-ci, la queue, de fort calibre, n'est coupée qu'une fois, et est encore symétrique, tandis que dans la fig. 1 (Pl. III), la queue s'est allongée en même temps qu'amincie; elle est coupée deux fois et a subi sa torsion de 90°. Enfin, les deux feuillets se sont amincis en même temps que la larve se dilatait. Les grains vitellins ont subi une forte régression, surtout dans l'épiderme, mais l'ébauche cardiaque, malgré la grande différence d'âge qu'il y a entre les deux larves des fig. 5 (Pl. II) et 1 (Pl. III) est sensiblement au même stade : celui de plaque épithéliale en voie de délamination d'avec l'endoblaste. Sur les fig. 5 (Pl. II) et 1 (Pl. III) le mésenchyme, libre dans le blastocèle, a malheureusement été laissé de côté. Il faut bien dire que s'il avait été figuré, l'évidence en faveur de l'origine endoblastique de l'ébauche cardiaque serait moins flagrante qu'elle n'apparaît sur ces figures 5 (Pl. II) et 1 (Pl. III).

La fig. 4A (Pl. II) montre une coupe d'un stade très proche de celui de la fig. 1 (Pl. III), mais avec cette différence qu'ici le mésenchyme a été représenté. V.B. considérait que cette larve ne possédait pas encore d'ébauche cardiaque, car il l'avait annotée comme étant « sans cœur ». Toutefois, sur la fig. 4A (Pl. II), on constate que, à l'endroit exact de la plaque cardiaque, se trouvent des cellules, cinq à droite et trois à gauche, appliquées à la face profonde de l'endoblaste, qui rappellent tout au moins beaucoup ce que nous avons vu sur les fig. 5 (Pl. II) et 3A (Pl. III), mais on aurait, ici, plutôt l'impression qu'il s'agit de cellules mésenchymatiques venues se souder à l'endoblaste et non d'une délamination de celui-ci. Toutefois, il y a, dans la profondeur de l'endoblaste, à gauche, des caryocinèses qui paraissent préparer l'émission de nouvelles cellules, de sorte qu'il n'est guère possible d'être affirmatif en ce qui concerne l'origine première de l'ébauche cardiaque.

Le moment est venu de nous tourner vers *Clavelina*.

2°) Chez *Clavelina*. Contrairement à *Colella*, qui est pour la première fois l'objet d'investigations embryogéniques, *Clavelina* a sous ce rapport un passé très chargé, et l'origine du cœur a été chez cette forme l'objet de recherches spéciales, de la part de VAN BENEDEN et JULIN, de SEELIGER et de KUHN. L'analyse critique de ces recherches ayant été faite plus haut par V.B. lui-même, nous ne nous y attarderons pas.

La planche VI se rapporte à de jeunes stades de *Clavelina* et montre diverses coupes dans des larves à queue encore très courte et non tordue, dont le mésoblaste est encore confiné à la face dorsale. Ces stades sont fort compacts, le blastocèle étant toujours réduit aux proportions d'une fente presque virtuelle. Le vitellus en gros grains remplit encore toutes les cellules.

Les fig. 1A à 1C (Pl. VI) sont trois coupes transversales d'une larve dont le tube médullaire est encore ouvert en avant, le neuropore apparaissant sous la forme d'une légère dépression, telle qu'on la voit sur la fig. 2A (Pl. VI), qui se rapporte à une autre larve du même stade. Van Beneden a noté, à propos de la larve qui a donné les fig. 2A à 2D (Pl. VI) : « stade très jeune. Tube médullaire encore ouvert en avant. Aucune trace de pigment [dans la vésicule cérébrale]. A peine une différenciation du tube médullaire en vésicule encéphalique et moëlle. Aucune trace d'invaginations péribranchiales... Ebauche du cœur ».

Cette ébauche cardiaque est représentée, sur les fig. 1A à 1C (Pl. VI), par de grosses cellules intercalées entre l'hypoblaste et l'épiblaste, mais apparemment prélevées sur l'hypoblaste, ce qui est d'autant plus frappant que le mésenchyme, non encore dissocié en cellules libres, ne s'est pas encore insinué entre les deux feuillets. La fig. 1B' montre le détail de la fig. 1B, tandis que 1D' (Pl. VI) montre le détail d'une coupe passant beaucoup plus dorsalement.

Sur la fig. 1B' (Pl. VI) on voit nettement, à gauche deux et à droite trois grosses cellules claires qui donnent bien l'impression de s'être *délaminiées de la face profonde de l'hypoblaste*.

Ce phénomène de délamination est peut-être encore plus apparent dans les fig. 2A à 2D (Pl. VI), dont les fig. 2A' à 2D' reproduisent les détails. Il est inutile de les évoquer une à une, mais il faut pourtant redire que la fig. 2A montre la dépression neuroporique, le système nerveux, à ce niveau, étant encore à l'état de gouttière ouverte, tandis que, sur les coupes suivantes, il se présente comme séparé de l'épiblaste, qui s'est refermé sur lui. Quant aux cellules délaminiées de l'hypoblaste ventral, elles constituent ici une seule masse médiane, contrairement à ce que montraient les fig. 1A à 1C (Pl. VI), qui seraient plutôt en faveur de la bilatéralité primitive de l'ébauche cardiaque. Cette dualité serait d'ailleurs bientôt suivie de la fusion des deux ébauches sur le plan médian, telle qu'on l'observe sur les fig. 2B et 2C (Pl. VI).

Mais nous trouvons un peu plus loin la coupe représentée fig. 2D et fig. 2D', passant par l'endroit où la queue se rattache au tronc, coupe sur laquelle on voit fort bien l'hypoblaste viscéral se continuer avec l'hypoblaste caudal sous-chordal. Ce que cette coupe montre aussi dans la portion viscérale, mais du côté droit seulement, (car la coupe n'est pas tout à fait symétrique) c'est une masse cellulaire, à l'intérieur de laquelle on compte 4 noyaux sur la fig. 2D' (Pl. VI), masse cellulaire sur les rapports de laquelle il est impossible de se prononcer sans l'étude des coupes suivantes. Tout ce que l'on peut en dire, c'est qu'elle apparaît, du côté médio-ventral, comme en continuité avec la plaque cardiaque, dont elle ne diffère pas histologiquement. L'étude des coupes suivantes, de plus en plus dorsales, donne l'impression très nette que *cette masse cellulaire se continue avec le mésoblaste dorsal*.

Le lecteur attentif ne manquera pas d'être frappé de la contradiction flagrante que l'on rencontre entre les deux alinéas qui précèdent... Dans le premier, je présente la plaque cardiaque comme le résultat d'une délamination manifeste de l'hypoblaste, tandis que dans le second, je formule l'opinion que l'ébauche cardiaque se continue avec le mésoblaste dorsal! C'est que, dans l'intervalle, ne me contentant pas de l'examen des figures « définitives » laissées par V.B., j'ai examiné la suite des coupes auxquelles elles se rapportent, et que, rien que par l'étude des croquis figurant au dossier de *Clavelina*, mon opinion s'est modifiée. En tablant sur les figures définitives que V.B. destinait à l'illustration de son texte, j'avais l'impression fort nette d'une évidence en faveur de l'origine hypoblastique de la plaque cardiaque, et je m'appliquais en conscience à décrire les faits tels que V.B. paraît les avoir interprétés. Je croyais que la possibilité d'une origine mésoblastique était exclue du fait que le mésoblaste était encore compact, imaginant que l'origine mésoblastique supposait des éléments mésenchymatiques d'abord libres dans le blastocèle et secondairement regroupés

dans la région cardiaque, ainsi que je l'ai admis anciennement pour *Ciona*. Mais j'en suis arrivé à considérer que le mésoblaste, avant sa dissociation, alors qu'il constitue encore deux masses dorsales compactes se continuant en les cellules musculaires de la queue (continuité qui se voit admirablement sur la fig. 1D (Pl. VI), que le mésoblaste, dis-je, envoie d'autre part deux prolongements étroits, obliquement en bas et en arrière, qui vont à la rencontre l'un de l'autre, en s'insinuant entre épiblaste et hypoblaste, déprimant celui-ci quand la fente blastocélienne est trop étroite, au point de donner l'illusion d'avoir été pris sur l'hypoblaste. Les deux pointes mésoblastiques se rencontreraient ventralement et donneraient ainsi l'ébauche cardiaque impaire et médiane. Celle-ci ne tarderait pas à perdre sa continuité avec le mésoblaste dorsal, appelé à se résoudre en éléments mésenchymatiques libres dans le blastocèle. Le trajet de ces expansions cardiaques du mésoblaste est d'ailleurs tel qu'aucune coupe, si heureusement oblique qu'elle soit, ne peut les renfermer suivant tout leur trajet, celui-ci n'étant pas dans un plan, mais décrivant un petit arc tordu à trajet assez compliqué.

Les documents laissés par V.B. sur le stade critique qui nous occupe ne sont malheureusement pas aussi abondants qu'il le faudrait pour me permettre de donner quelques figures réelles absolument démonstratives de l'origine mésoblastique du coeur. Je ne dispose d'aucune série de coupes sagittales, alors que ces coupes, dans les stades successifs, telles que nous les avons pour *Colella* (Pl. I) sont si utiles à la compréhension de la topographie des stades étudiés et facilitent dans une si large mesure l'interprétation des coupes transversales ou frontales, voire intermédiaires entre ces deux directions. Force nous est de nous reporter à la Morphologie des Tuniciers, dont la fig. 5A Pl. VIII donne — un peu schématiquement sans doute — la coupe sagittale médiane d'une larve au stade qui nous occupe : neuropore encore ouvert, queue déjà dégagée, mais ne faisant encore qu'à peine un tiers de tour. Sur cette figure, le mésoblaste, bien que latéral, a été ajouté et l'on constate qu'il se compose d'une masse antérieure, dorso-latérale, siégeant au niveau de l'extrémité antérieure de la chorde dorsale, masse formée de petites cellules, si on les compare aux grandes cellules musculaires qui, dans la queue, se développent en trois rangées sur le côté de la chorde, grandes cellules représentant le mésoblaste caudal. Le mésoblaste antérieur est figuré comme ne descendant pas plus bas que la fente pharyngienne, alors que, dans mon interprétation, il doit, environ au stade qui nous occupe, mais probablement d'une manière très fugace, envoyer un prolongement vers la région cardiaque, c'est-à-dire en arrière du pharynx, un peu plus bas que l'inflexion caudale. Si nous examinons la fig. 4A Pl. VIII de V.B. et J., coupe sagittale d'un stade beaucoup plus jeune, nous y trouvons le mésoblaste antérieur descendant un peu plus bas que le plancher du pharynx et se terminant par une pointe qui se projette sur la paroi ventrale du pharynx. Si nous considérons maintenant la fig. 4D de la même planche de la Morphologie des Tuniciers, coupe transversale du même stade que la fig. 4A, nous constatons que le mésoblaste y est représenté, du côté gauche seulement — la coupe étant oblique — comme descendant beaucoup plus bas que sur la fig. 4A, puisqu'il atteint le bord inférieur de l'endoblaste, au point qu'il ne s'en faut que de la largeur de deux ou trois cellules pour qu'il arrive à la ligne médio-ventrale. La pointe inférieure du mésoblaste du tronc qui n'est représentée sur la fig. 4A, que par une seule cellule, devrait donc en réalité, être beaucoup plus longue,

et descendre au moins jusqu'à mi-hauteur de l'endoblaste formant le plancher du pharynx. Cette pointe, s'insinuant entre les deux feuillets primordiaux ne serait d'ailleurs épaisse que d'une cellule et large d'une ou deux cellules, c'est-à-dire que ces expansions latéro-ventrales du mésoblaste ne seraient guère plus qu'une file de cellules se dirigeant vers la région cardiaque. Le nombre des cellules constituant ces expansions étant peu élevé et ces cellules étant manifestement malléables et probablement amiboïdes, il se peut que leur cohésion ne soit pas toujours maintenue, et que le contingent des cellules mésoblastiques dirigé vers la face ventrale du pharynx soit quelque peu disloqué.

Ceci expliquerait que beaucoup de coupes ne montreraient pas une véritable continuité entre les cellules cardiaques arrivées au terme de leur voyage et le mésoblaste dorsal. Il semble que les cellules cardiaques cheminent en quelque sorte en ordre dispersé, en se forçant un passage entre les deux feuillets primordiaux; elles donnent l'impression d'un convoi cellulaire assez lâche, qui ne tarde pas à perdre la liaison avec le gros dont il s'est détaché. Peut-être cette liaison est-elle rompue avant que le détachement n'arrive à son but, ce qui reviendrait à dire que la rupture entre le mésoblaste cardiaque et le mésoblaste dorsal n'attend pas la mise en place du matériel cardiaque.

J'ai présenté plus haut les fig. 1A à 1C (Pl. VI) comme favorables à l'hypothèse de l'origine endoblastique des cellules cardiaques. Mon opinion s'étant modifiée tandis que je faisais la description des fig. 2A à 2D (Pl. VI), j'ai naturellement repris les fig. 1, que je considère comme se rapportant à un stade légèrement plus jeune que celui des fig. 2, parce que les ébauches cardiaques sont encore paires sur les fig. 1, tandis qu'elles se sont réunies en une ébauche médiane sur les fig. 2.

En suivant la série des croquis laissés par V.B. de la larve 1, plus dorsalement que les coupes reproduites Pl. VI, on arrive finalement à la magnifique coupe, fig. 1D qui est presque tangentielle au dos de la larve. La chorde dorsale est coupée selon une partie de sa longueur, et l'on trouve le système nerveux coupé deux fois. Cette coupe passant, en dehors de tout endoblaste — dorsalement par rapport à sa voûte — on ne trouve, de part et d'autre de la chorde dorsale, que du mésoblaste : en avant les masses assez confuses du mésoblaste du tronc, et en arrière les grosses cellules musculaires de la queue. C'est entre les coupes des fig. 1C et 1D (Pl. VI) que se fait, selon moi, la continuité entre les cellules cardiaques et le mésoblaste dorsal, précisément à l'endroit où celui-ci passe d'autre part aux cellules musculaires caudales. Mais la conviction que j'ai acquise à ce sujet résulte de la comparaison des séries de croquis empruntées à plusieurs larves, et je ne trouve malheureusement pas une figure réelle, qui puisse à elle seule montrer la continuité cardio-mésoblastique, d'autant plus que celle-ci paraît fugace et fragile. Il serait à souhaiter que la question soit reprise, sur des stades allant des fig. 4A à 5A de Van Beneden et Julin. Des coupes en tous sens devraient être faites, notamment sagittalement, et je ne doute pas que de leur comparaison sorte la confirmation, avec figures probantes, de l'origine mésoblastique vraie et primaire du cœur.

Je passe aux splendides figures 1A à 1E (Pl. VII), empruntées à une jeune larve dont V.B. notait : « superbe... coupée exactement frontalement horizontalement et transversalement », sans autres commentaires; mais il est visible que la série des croquis représentant

la série des coupes de cette larve l'avait beaucoup retenu, et qu'il avait côtoyé ce que je crois être la véritable interprétation de l'origine du cœur. La conviction que j'en ai se renforce de l'examen de ces croquis, qui ne sont parlants qu'en série, mais il se fait que ceux qui furent choisis pour donner les figures définitives ne sont pas probants, détachés de la série !

La topographie larvaire est telle qu'il n'est pas facile de s'entendre sur la signification des termes transversal et frontal appliqués aux coupes qui rencontrent l'axe antéro-postérieur, et la note que je viens de citer, où V.B. qualifie les coupes de la larve que nous allons examiner comme *à la fois* frontales, horizontales et transversales, montre qu'il est bon de s'entendre exactement. Ne disposant ici d'aucune coupe sagittale, je dois encore une fois renvoyer à la fig. 5A de la Morphologie des Tuniciers, et nous dirons qu'il faut appeler frontale une coupe menée suivant la portion initiale du tube médullaire, tandis que sera « transversale » une coupe perpendiculaire au tube médullaire. Ce sont les coupes frontales qui sont les plus démonstratives pour la formation du cœur, parce que sa position, en arrière du pharynx, est telle que c'est alors qu'il est coupé transversalement; de même que la portion libre de la queue est alors également coupée en travers. Sur les coupes transversales, par contre, telles que nous les avons définies, l'ébauche cardiaque sera coupée plus ou moins obliquement en long, et c'est sur ces coupes là que l'on aurait le plus de chance de constater une continuité effective entre l'ébauche cardiaque et le mésoblaste latéro-dorsal. Sur ces coupes, transversales par rapport au tronc, l'incurvation de la queue fait que celle-ci se trouvera coupée longitudinalement. Pour conclure, disons que les coupes des fig. 1A à 1E (Pl. VII) que nous allons examiner, sont frontales à notre sens, ce qui implique que le système nerveux du tronc soit coupé en long et la région cardiaque transversalement. Ajoutons que la disposition des parties est telle que les coupes intéressant le cœur passent, en avant, bien loin en dessous du système nerveux.

Voyons d'abord la fig. 1A (Pl. VII). Elle montre le tube médullaire coupé suivant sa longueur, la cavité n'étant visible que dans la portion antérieure élargie. De part et d'autre se trouve le mésoblaste du tronc, moins compact que nous ne l'avons vu sur la fig. 1D (Pl. VI), c'est-à-dire qu'il est sur le point de subir la dislocation mésenchymatique. Passons à la coupe 1B, qui passe un peu plus bas, et sur laquelle on retrouve l'extrémité antérieure du système nerveux, coupée en travers tout près du neuropore, lequel est en voie de fermeture. En arrière du système nerveux se voient quatre grosses cellules appartenant à l'extrémité antérieure de la corde, qui, plus en arrière encore, se continuent elles-mêmes avec une masse cellulaire assez confuse qui représente le système nerveux caudal. De part et d'autre des organes axiaux se voient deux paires de masses cellulaires : en avant, à droite et à gauche du système nerveux antérieur, deux amas de grosses cellules bourrées de vitellus et qui ne sont autre chose que la région antérieure de la voûte pharyngienne, donc l'endoblaste, tandis que, plus en arrière, de part et d'autre de la notochorde, se retrouvent les masses mésoblastiques du tronc, passant aux cellules musculaires caudales.

La coupe 1C (Pl. VII), maintenant, passe en dessous du neuropore, en même temps qu'à la base de la queue. On voit admirablement l'endoblaste hypochordal se continuer avec la paroi postérieure du pharynx. C'est à droite et à gauche de ce trait-d'union endodermique, dans la fente blastocélienne séparant les deux feuillets primordiaux, que

le mésoblaste dorsal a dû pousser ses prolongements cardiaques, déjà rompus, si bien que dans la figure qui nous occupe on ne voit aucun mésoblaste!

Celui-ci se retrouve sur la fig. 1D (Pl. VII), sous la forme de deux cellules claires, dont la signification n'apparaît nettement que sur la fig. 1E (Pl. VII), où l'on voit une plaque cardiaque parfaitement constituée, et aussi bien délimitée de l'endoderme que de l'ectoderme, entre lesquels elle est étroitement serrée. Cette plaque, à l'intérieur de laquelle on compte, sur la fig. 1E, 5 noyaux, est totalement individualisée, et le stade où elle se trouve est déjà trop avancé pour que l'on puisse encore se prononcer sur son origine. En réalité, les deux cellules que nous avons vues sur la figure précédente sont tout ce qui reste des ponts qui la rattachaient, de part et d'autre de la base de la queue, au mésoblaste dorsal. Avant de quitter ces belles figures, remarquons que la queue, courte et grosse, n'est encore nullement tordue sur elle-même. Enfin, constatons, sur la fig. 1E (Pl. VII) la présence d'un épaissement ectoblastique médian, que je ne puis interpréter autrement que comme l'ébauche stomodéale.

Il nous reste à parler, pour en terminer avec la pl. VI, des fig. 3A à 3D, lesquelles se rapportent à une série de coupes transversales à travers une larve du même âge à peu près que la précédente, le grossissement appliqué à ces figures étant de 20 % inférieur à celui des fig. 1A à 1E (Pl. VII).

La coupe fig. 3A (Pl. VI) passe exactement par l'extrémité antérieure de la notochorde, au dessus de laquelle on voit le tube médullaire, sans cavité apparente, flanqué à droite et à gauche du mésoblaste dorsal, en voie de désagrégation. Les fig. 3B et 3C (Pl. VI) sont intermédiaires entre 3A et 3D et ne représentent que la partie ventrale — la région cardiaque — des coupes. Sur l'une et l'autre on reconnaît la plaque cardiaque, guère différente de ce que nous l'avons vue en 1E (Pl. VII), bien que moins nettement distincte de l'endoblaste, d'où l'on comprend fort bien, en présence de pareilles images, qu'on l'ait fait se délaminer. Mais, comme je l'ai dit plus haut ces coupes ne sont pas favorables à la solution du problème qui nous préoccupe, et si cela est vrai pour les deux coupes intermédiaires 3B et 3C, c'est encore plus vrai pour les coupes extrêmes 3A et 3D (Pl. VII) qui doivent, à ce que je crois, avoir été choisies par V.B. comme favorables à l'hypothèse de la délamination endoblastique. A mon grand regret, ne retrouvant pas, dans la documentation laissée par V.B. ni la série des croquis, ni les coupes de la larve des fig. 3A à 3D, je ne puis m'y arrêter plus longtemps. Disons seulement que les deux coupes extrêmes 3A et 3D, montrent que le mésoblaste, s'il présente des indications de dislocation prochaine, ne s'est pourtant pas encore dissocié en mésenchyme, de sorte que l'origine mésoblastique secondaire du cœur, par regroupement des cellules libres du mésenchyme, paraît en tout cas exclue. Je déplore de ne pas avoir les coupes en arrière de 3D (Pl. VI), parce que c'est sur celles-là que l'on aurait dû voir le mésoblaste dorsal, passant entre les deux feuilletts primordiaux, se continuer sur les côtés avec la plaque cardiaque. Aussi est-ce bien parce que je n'ai pas ces coupes, ni aucune coupe sagittale, et de toutes façons pas assez de coupes du stade critique, que j'exprime le souhait de voir la question reprise une fois encore sur des matériaux abondants et bien traités. Les figures que j'en donne, et qui sont de beaucoup les plus fidèles qui aient

jamais été produites, précisent avec rigueur le stade qu'il faut étudier et qui est, je le répète, compris entre les fig. 4A et 5A, (Pl. VIII), de la Morphologie des Tuniciers.

Voici venu le moment de confronter *Clavelina* et *Colella*, avec l'espoir que les deux types s'éclaireront mutuellement. On a vu que, à la différence de *Clavelina*, les stades de *Colella* ont été déterminés par une série de coupes sagittales, les quatre grandes figures, 6, 7A, 8A (Pl. I) et 1A (Pl. II). Nous constaterons immédiatement que notre plus jeune stade de *Colella*, celui de la fig. 6 (Pl. I), est beaucoup plus avancé que nos stades, de la Pl. VI, relatifs à *Clavelina*. Chez *Clavelina*, neuropore encore ouvert et mésoblaste encore compact ; chez *Colella*, neuropore déjà fermé et mésoblaste dissocié en mésenchyme répandu dans le blastocèle pourtant encore étroit. On a vu plus haut que V.B., à propos d'un stade fort jeune de la plaque cardiaque, dit que celle-ci est caractérisée par des noyaux ressemblant beaucoup à ceux des cellules mésoblastiques, mais siégeant manifestement dans l'hypoblaste. Or, si mon interprétation de l'origine précoce mésoblastique primaire de la plaque cardiaque doit se vérifier chez *Colella*, le stade auquel nous nous trouvons est déjà beaucoup trop avancé, et je ne puis reconnaître à aucune des figures de *Colella*, analysées plus haut, une valeur d'évidence en faveur de l'origine du cœur par délamination endoblastique. Sans doute, au moment où j'ai fait l'analyse en question, je n'avais pas encore eu la révélation de l'origine mésoblastique du même organe chez *Clavelina*. Décrivant *Colella*, d'après les figures que V.B. considérait manifestement comme favorables à l'hypothèse de la délamination, je n'avais pourtant pas pu faire autrement que de déclarer, avant de passer à *Clavelina*, « qu'il n'est guère possible d'être affirmatif en ce qui concerne l'origine première de l'ébauche cardiaque (chez *Colella*). » Je ne me doutais certes pas, à ce moment, que l'étude de *Clavelina*, comportant des stades beaucoup plus jeunes, allait me conduire à l'hypothèse, jamais formulée que je sache, et que je n'envisageais aucunement, de l'origine mésoblastique primaire de la plaque cardiaque.

D'après ce que j'ai pu voir chez *Clavelina*, et cela s'appliquerait sans aucun doute à *Colella*, la plaque cardiaque, d'origine mésoblastique, est étroitement serrée entre les deux feuilletts primordiaux, et elle contracte des rapports qui ne sont pas seulement de contiguïté, mais bien de continuité avec la face profonde de l'endoblaste. Les cellules cardiaques, peuvent aller jusqu'à s'engrener plus ou moins avec celles de l'endoblaste, de manière à simuler une délamination de la plaque cardiaque, alors que celle-ci s'est au contraire accolée à l'endoblaste, très probablement pour en tirer des réserves par résorption de son vitellus. Les stades dont je dispose chez *Colella* ne me permettent donc pas de confirmer l'interprétation que je fais de *Clavelina*, et tout ce que je puis dire est qu'ils ne lui sont pas non plus contraires.

Je crois qu'il est préférable de ne pas insister davantage sur le problème de l'origine première du cœur, puisque je déclare que les stades les plus jeunes dont nous disposons, pour *Colella*, sont déjà trop avancés, et que, chez *Clavelina*, la question est encore à reprendre, en vue d'élucider si les expansions cardiaques du mésoblaste primaire répondent à la réalité, ainsi que je le crois.

Si mon hypothèse se vérifie, il sera permis de s'étonner que la formation mésoblastique primaire du cœur n'ait jamais été constatée. En effet, ce processus, formation

bilatérale du cœur, aux dépens d'expansions latéro-ventrales du mésoblaste dorsal, est tout à fait homologue à ce qui est réalisé chez les Vertébrés, chez lesquels le cœur (moins l'endocarde, qui n'existe pas chez les Tuniciers) est produit par le bord inférieur des lames latérales.

Si j'ai bien interprété les faits, les prolongements cardiogènes du mésoblaste dorsal des Tuniciers, se produisant avant que le mésoblaste ne se résolve en mésenchyme, ces prolongements, même s'ils sont constitués d'un petit nombre de cellules peu cohérentes, sont manifestement comparables aux lames latérales du mésoblaste des Vertébrés; et l'opposition fondamentale que l'on croyait exister entre les Tuniciers, à cœur délaminé de l'endoblaste, et les Vertébrés, à cœur incontestablement mésoblastique, cette opposition se trouverait nulle et non avenue. Une fois de plus, et pour conclure ce trop long débat, je répète que ce n'est pas une idée préconçue qui m'a fait voir les choses telles que je les interprète, mais que cette interprétation s'est brusquement imposée à moi, alors que bien consciencieusement, je m'appliquais à décrire la formation du cœur par délamination de l'endoblaste, telle que, j'en reste convaincu, V.B. l'a comprise.

C'est avec plus de regret que de satisfaction que j'ai enregistré une version qui ne paraît pas avoir été la sienne et dont je suis désolé de ne pouvoir lui attribuer l'invention, d'autant plus qu'il a, de toute évidence, côtoyé de bien près ce que je crois être la vérité.

Mais, avant de poursuivre, et pour nous résumer, répondons aux différentes questions que V.B. a formulées ci-dessus (p. 21) relativement à la première origine du cœur.

1. « En quoi consiste la première ébauche cardio-péricardique? » Il est acquis que cette ébauche est représentée par une plaque épithéliale, intercalée entre les deux feuillets primordiaux, et intimement unie à la face profonde de l'endoblaste pharyngien.

2. « Quel est son siège? » Ici aussi, il n'y a qu'une réponse à faire: sur la ligne médio-ventrale, en arrière de ce qui sera l'extrémité postérieure de la gouttière hypobranchiale ou endostyle, entre cette extrémité et le fond du pharynx, si l'on considère comme tel le point qui sera caractérisé, aux stades ultérieurs, par l'entrée de l'oesophage. Disons donc à la limite entre les portions respiratoire et digestive de l'entéron.

3. « D'où procède-t-elle, de l'hypoblaste ou du mésoblaste? » C'est ici que le désaccord se produit. Tandis que V.B. paraît s'être convaincu de l'origine endoblastique, par délamination, de la plaque cardiaque, j'ai longuement exposé comment je me suis persuadé de l'origine mésoblastique primaire de cette ébauche, suivant un processus qui n'a jamais été envisagé, attendu que les tenants d'une origine mésodermique du cœur admettent un regroupement de cellules mésenchymatiques libres. Bien au contraire, je soutiens que le cœur de *Clavelina* résulte de deux ébauches symétriques, descendant sur les flancs de la larve, au moment où le mésoblaste est encore sous la forme de masses bilatérales compactes — le stade en cause comportant le neuropore encore ouvert.

4. « Comment se forme-t-elle, par évagination ou par délamination? » La formation de l'ébauche cardiaque aux dépens d'un diverticule endoblastique, par évagination ou extroflexion, est une hypothèse ancienne, qui ne se vérifie pas. Dans l'hypothèse, que je

crois également périmée d'une origine endoblastique, il ne pourrait s'agir que d'une délamination.

5. « Dans la première hypothèse, reste-t-elle simple, ou bien présente-t-elle ultérieurement des indices de dualité, voire même une dualité complète »? Je pourrais répondre que la première hypothèse étant celle de l'origine de l'ébauche cardiaque par diverticule creux de l'endoblaste, hypothèse controuvée, la question ne se pose pas. Mais la question de la dualité de la première ébauche cardiaque se pose également dans l'hypothèse mésoblastique primaire, puisque les expansions cardiogènes du mésoblaste latéro-dorsal sont paires, et que nous avons une série de figures, tant chez *Colella* que chez *Clavelina*, qui montrent tantôt une dualité très nette, tantôt des indices de cette dualité de la première ébauche cardio-péricardique. Ainsi que je l'ai exposé, ces deux ébauches, allant à la rencontre l'une de l'autre, se rejoignent sur le plan médian, pour fusionner ensuite, en même temps que la plaque impaire qui en résulte, s'applique et même se soude à la face inférieure de l'endoblaste pharyngien. Ce stade, que je considère comme secondaire, paraît avoir été pris par plusieurs auteurs et par V.B. lui-même, comme le point de départ de l'ébauche cardiaque; et je ne puis que reconnaître que, faute d'avoir vu ce qui précède, et de posséder les antécédents de la plaque cardiaque on sera irrésistiblement porté à la considérer comme se délaminant de l'endoblaste. J'en parle en connaissance de cause, puisque j'ai moi-même plaidé en faveur de l'origine endoblastique à un moment où, à vrai dire, je ne songeais pas à l'éventualité d'une origine mésoblastique primaire.

Je maintiens donc que les ébauches mésoblastiques du cœur sont nécessairement doubles; et que c'est secondairement qu'elles se réunissent en une plaque impaire, laquelle contracte secondairement aussi, une union intime avec la face profonde de l'endoblaste, feuillet relativement inerte, auquel les cellules beaucoup plus vivantes de l'ébauche cardiaque font apparemment des emprunts substantiels.

## 2. Comment se forme la cavité péricardique?

C'est là, après la première question, en cinq points, à laquelle nous venons de répondre, la deuxième question posée par V.B.

Après avoir cherché à élucider le mode de formation et l'origine de la plaque cardiaque, ou plus exactement cardio-péricardique, voyons ce qu'elle va devenir ultérieurement. Les figures étant plus belles chez *Clavelina*, nous commencerons par elle.

1° Chez *Clavelina*. La plaque cardiaque, constituée par une seule assise de cellules serrées entre l'endoblaste et l'ectoblaste, est déjà constituée chez des larves dont le neuropore est fermé, et chez lesquelles la queue s'est déjà allongée au point d'être coupée deux fois sur une même coupe transversale. La fig. 4A (Pl. VI), montre l'ensemble d'une telle coupe, dont la fig. 4A' reproduit la région cardiaque. On y retrouve la plaque cardiaque — avec sept noyaux dans la coupe — telle que nous l'avons vue au stade pourtant beaucoup plus jeune de la fig. 1E (Pl. VI). Nous la retrouverons, toujours semblable à elle-même, sur des larves dont la vésicule cérébrale montre un début de pigment oculaire et chez lesquelles les invaginations péribranchiales se présentent déjà sur les faces latéro-dorsales du pharynx. Les coupes figures d'ensemble 2A à 2E, avec les figures détaillées

2A<sup>1</sup> à 2D<sup>1</sup>, se rapportent à ce stade. Sur toutes les figures d'ensemble, on voit que la queue est coupée une fois de chaque côté de la larve, ce qui dénote que la queue entoure le tronc à la façon d'un sautoir, contrairement à ce qui est réalisé chez *Colella*, où la queue, même très longue, reste sensiblement dans le plan médian, déprimant le tronc d'une gouttière dans laquelle la queue s'encastre, effet qui ne se produit pas chez *Clavelina*.

Les fig. 2A et 2B (Pl. VII), bien que n'intéressant pas la plaque cardiaque, sont nécessaires à l'intelligence du stade en cause. 2A passe par la vésicule cérébrale, en même temps qu'en avant des invaginations péribranchiales.

La partie dorsale de cette coupe est reproduite avec détails dans la fig. 2A<sup>1</sup>, où l'on voit la vésicule cérébrale avec un début de pigment qui, d'après sa disposition, paraît être celui de l'organe visuel. Sur la fig. 2B, la coupe montre encore la vésicule cérébrale avec d'autres granulations pigmentaires, que l'on rapportera avec vraisemblance à l'otolithe. Du côté gauche, on voit l'invagination péribranchiale, que l'on retrouve coupée en plein milieu sur la fig. 2C. Celle-ci et les deux suivantes montrent en outre la plaque cardiaque. A ce stade, la paroi du pharynx a déjà subi des plissements, en rapport : 1<sup>o</sup> avec la formation de la gouttière endostylaire se continuant en arrière avec le sillon rétropharyngien et 2<sup>o</sup> avec la formation des cavités péribranchiales ; plissements qui font que sur des coupes transversales la cavité pharyngienne affecte la forme d'un T ou d'un Y, la branche impaire étant celle qui correspond à la gouttière hypo ou rétrobranchiale. On voit que les faces latérales de cette gouttière se sont largement détachées de l'ectoderme, de façon à faire apparaître de part et d'autre de la gouttière endodermique, une large cavité lacunaire. La plaque cardiaque, telle qu'on peut l'observer sur les fig. 2C à 2E et 2C<sup>1</sup> et 2D<sup>1</sup> est toujours serrée entre le bord ventral de la gouttière pharyngienne et l'ectoderme, mais elle confine maintenant par ses bords, devenus libres, avec la cavité du corps. On voit, surtout nettement sur la fig. 2C<sup>1</sup>, que le volume de la plaque s'est sensiblement accru, car on compte une vingtaine de noyaux sur cette seule coupe. Le mésenchyme étant maintenant répandu dans la cavité du corps (blastocèle), il est impossible de se prononcer sur la question de savoir si des cellules mésoblastiques libres viendraient se joindre à l'ébauche cardiaque. Rien ne me permet de croire que la plaque cardiaque, depuis si longtemps constituée, reçoive de nouveaux apports cellulaires. Je crois bien plutôt qu'elle s'accroît par elle-même, non sans augmenter sa substance par assimilation des réserves endoblastiques voisines.

Les fig. 5A et 5A<sup>1</sup> (Pl. VI) empruntées à une larve à peu près du même âge que la précédente, confirment la disposition que nous venons de décrire. Toutefois, la plaque cardiaque, telle qu'on la voit en 5A, est encore plus développée que chez la larve 2 (Pl. VII), et, surtout dans sa partie centrale, elle est formée maintenant de deux assises cellulaires. Vers la droite, on observe une mitose, preuve de ce que les cellules cardiaques se multiplient.

Sur les fig. 6A et 6A<sup>1</sup> (Pl. VI), à peine plus âgées, il y a ceci de nouveau qu'une petite fente est apparue entre la face profonde de la gouttière pharyngienne et la plaque cardiaque, fente, dans laquelle se trouve une cellule dont j'ignore l'origine ; l'alternative qui se pose à son sujet me paraissant être qu'elle s'est détachée de la plaque cardiaque, ou bien qu'elle est une cellule du mésenchyme entrée dans la fente. Quant à la plaque,

partiellement décollée de l'endoblaste, on voit qu'elle est épaisse, avec noyaux sur deux rangs.

La fig. 3 (Pl. VII) montre la même région chez une autre larve. La fente séparant la plaque cardiaque de l'endoderme s'est élargie en une cavité appréciable, tandis que, par ses bords, la plaque est toujours étroitement soudée à l'endoblaste.

Passons aux fig. 7A et 7A' (Pl VI), la première, fig. d'ensemble, destinée à fixer le stade, qui est toujours voisin de ceux que nous venons de voir, la seconde donnant le détail de la région cardiaque. L'ébauche cardiaque se présente maintenant comme une vésicule, du fait qu'elle a acquis un toit mince, dans lequel on compte trois noyaux, de telle sorte que, de la forme en U qu'elle avait auparavant, elle a pris celle d'un O, dont la cavité n'est manifestement pas apparue au sein de l'ébauche, mais a été circonscrite, exactement comme celle d'un U se fermant pour devenir O. Il y a, malheureusement, un certain hiatus entre les fig. 3 (Pl. VII) et 7 (Pl. VI), puisque nous passons directement de l'U à l'O, mais je n'ai pas observé le stade intermédiaire.

Toute la suite du développement démontre que la vésicule désormais constituée n'est autre que la vésicule péricardique, sa cavité étant la cavité péricardique, tandis que la cavité cardiaque manque encore.

La vésicule péricardique ne tarde pas à voir l'épaisseur de sa paroi s'égaliser, ce qui s'accompagne aussitôt de son étranglement, suivant le plan médian, et tend à donner à sa section transversale la forme d'un 8 couché. Cette constriction s'observe sur les fig. 1A et 1A' et 1B et 1B' (Pl. VIII).

La fig. 1A montre encore une fois la coupe dans son ensemble, et l'état de la vésicule cérébrale permet de juger le progrès accompli depuis 5 et 6 (Pl. VI). On voit en dessous du pharynx la vésicule péricardique étranglée en son milieu, tandis que, plus en arrière, sur les fig. 1B et 1B', on voit que les deux moitiés de la vésicule sont séparées par une double cloison médiane, apparaissant comme deux vésicules accolées, dont seule la connaissance des coupes antérieures permet de dire que la vésicule se présente en réalité sous la forme d'un fer à cheval ouvert en arrière.

Le dédoublement de la vésicule va pourtant se parfaire, ainsi qu'on le voit sur le groupe des fig. 2 (Pl. VIII) dont 2A à 2C sont des figures d'ensemble et les fig. 2A' à 2C' des figures de détail des mêmes coupes, toujours suivies d'avant en arrière. La fig. 2A passe par la vésicule cérébrale, à l'intérieur de laquelle on voit cette fois l'otolithe massif, tandis que la vésicule péricardique se voit, asymétriquement coupée, sous le pharynx. C'est surtout sur la fig. 2B que la disposition est nette, car on y voit, en tant qu'ébauche cardiaque, la coupe de deux vésicules appliquées l'une contre l'autre, vésicules dont on retrouve encore le fond sur la fig. 2C, rien n'indiquant qu'il y ait encore, dans cette larve, une communication entre les deux vésicules péricardiques.

La Pl. VIII qui nous occupe comporte encore quelques figures relatives aux phénomènes dont nous venons de parler. Les fig. 4, *suivies d'arrière en avant*, montrent : la fig. 4A, l'ébauche cardiaque apparemment double ; les fig. 4B, 4C et 4D, ainsi que les figures détaillées 4B', 4C' et 4D' permettent toutefois de reconnaître que le dédoublement n'est pas complet, et que nous sommes en réalité en présence du stade fer à cheval dont il a été parlé à propos des fig. 1A (Pl. VIII). Quant aux figures 3A et 3A' (Pl. VIII), elles

se rapportent à un état intermédiaire entre les larves 7 (Pl. VI) et 1 (Pl. VIII) et il n'y a pas lieu de nous y attarder.

2° *Chez Colella*. Ici aussi, la vésicule péricardique procède d'une plaque épithéliale intimement appliquée à la face profonde du pharynx, mais disons le tout de suite, les choses y sont moins nettes que chez *Clavelina*. Nous ne connaissons pas les tout jeunes stades de la plaque cardiaque chez *Colella*, car les plus jeunes larves que nous ayons vues ont déjà le mésenchyme répandu dans le blastocèle fort élargi. Aussi les plus belles plaques cardiaques dont nous ayons l'image sont elles empruntées à des larves dont la queue, même avant sa torsion, déprime très fortement l'ectoblaste, au niveau précisément de la région cardiaque. D'où il résulte que c'est au fond de cette gouttière seulement qu'il y a encore contact entre les deux feuilletts primordiaux ; c'est là que la plaque cardiaque se trouve étroitement appliquée, nous pouvons même dire soudée, à la face profonde de l'endoderme, au point que, beaucoup plus encore que chez *Clavelina*, il est difficile de se défendre de l'impression que la plaque est en voie de se délaminer de l'endoblaste. Dans les larves à queue non tordue, comme celles des figures 3 (Pl. III) les cellules de la plaque cardiaque sont disposées en une seule assise, dont l'épaisseur est à peu près celle des noyaux eux mêmes. On compte, par exemple, onze de ces noyaux dans la fig. 3B, (Pl. III) et l'on constate qu'ils sont bien différents de ceux de l'endoblaste voisin. Il arrive que la plaque cardiaque montre une dualité plus ou moins complète, et soit donc constituée de deux moitiés symétriques séparées suivant le plan médian. Cela se voit notamment sur la fig. 3B (Pl. III). Mais il serait difficile de dire s'il s'agit là d'une dualité primitive, qui n'a pas été vérifiée chez *Colella*, ou bien d'un dédoublement secondaire, provoqué par la pression, sur la plaque, du fond de la gouttière caudale, si accusée au stade de la plaque cardiaque primitive, comme le montrent bon nombre de figures des Pl. II et III.

Toutefois, la cavité générale (blastocèle ouvert) allant en se dilatant, la gouttière caudale s'atténue, ainsi que l'on peut en juger par la comparaison des figures d'ensemble réunies sur les Pl. II et III, telles que 4 A (Pl. II), représentant une larve à queue non tordue, très courte et coupée une seule fois ; 1 (Pl. III) s'appliquant à une larve à queue coupée deux fois et possédant déjà des vésicules péribranchiales, l'ébauche cardiaque étant maintenant largement séparée de l'ectoderme ; enfin la fig. 4A, (Pl. III) qui reproduit la coupe d'une larve à queue coupée quatre fois — c'est un record — sur laquelle l'organe cardio-péricardique apparaît sous la forme de deux vésicules.

Tout comme chez *Clavelina*, le stade de la plaque cardiaque dure fort longtemps chez *Colella*, et, de part et d'autre, la formation de la vésicule péricardique ne se fait que chez des larves ayant déjà les invaginations péribranchiales. La fig. d'ensemble 5D (Pl. III) représente la coupe transversale d'une larve de *Colella* chez laquelle les invaginations péribranchiales sont déjà accolées au pharynx ; queue coupée deux fois. Au plancher du pharynx se voit l'ébauche cardiaque, que nous allons examiner en détail sur les coupes des fig. 5A à 5D. Sur ces coupes (empruntées à une larve d'un stade voisin de celui de 8A (Pl. I), et menées suivant une direction qui est celle de la droite réunissant, sur cette coupe

sagittale, l'organe pigmentaire sensoriel à la vésicule cardiaque) la succession se fait d'avant en arrière en même temps que ventro-dorsalement, de telle sorte que si la queue n'est coupée que deux fois sur les premières coupes intéressant l'ébauche cardiaque, les dernières, par contre, touchent en outre l'extrême pointe de la queue. Cette pointe, ne se trouvant pas sur la coupe fig. 5D, (Pl. III), mais bien sur la suivante, a été ajoutée en pointillé sur la fig. 5D. La fig. 5A, qui passe tout en avant de la plaque cardiaque, nous montre celle-ci à peu près complètement détachée de la face profonde de l'endoblaste, mais il ne paraît pas que ce soit la fente ainsi produite qui doit devenir la cavité péricardique. Si l'on examine successivement et comparativement les fig. 5A à 5D on constate que la cavité qui apparaît nettement dans l'ébauche cardiaque de la fig. 5c, donne bien l'impression de s'être creusée dans l'épaisseur de la plaque, car la fente sus-cardiaque se retrouve dans cette coupe nettement distincte de la cavité centrale de l'ébauche cardiaque. Rien ici qui rappelle le processus que nous avons constaté chez *Clavelina*, mais bien l'apparition par une sorte de schizocœlie, de la cavité péricardique.

Dès ce moment, le péricarde donne l'impression d'une certaine dualité, laquelle ne tardera pas à se manifester, tout comme chez *Clavelina*. La fig. d'ensemble 4A (Pl. III), coupe d'une larve dont la queue est touchée 4 fois, et où le fond du pharynx supporte l'ébauche cardiaque, nous montre celle-ci sous la forme de deux vésicules accolées, dont la fig. 4A<sup>1</sup> et la fig. 4B nous montrent le détail. Celles-ci permettent de se rendre compte de ce que le matériel cellulaire de l'ébauche cardiaque est encore peu serré et en pleine prolifération; aussi les cavités qu'elle renferme sont-elles mal définies et est-il difficile de décider si les deux moitiés de l'ébauche sont déjà complètement séparées, ou bien encore communicantes, si tant est que la vésicule péricardique se divise réellement en deux, et que nous ne nous trouvions pas là en présence d'images trompeuses.

Il y a déjà fort longtemps (1900), j'ai décrit chez *Ciona* un stade à deux vésicules péricardiques, que je croyais d'ailleurs d'origine mésenchymatique, car je n'avais disposé que de larves écloses, assurément beaucoup trop avancées pour y surprendre la formation première de l'ébauche cardiaque. Là aussi, j'ai cru à l'existence de deux vésicules entièrement séparées l'une de l'autre, ne me doutant pas que cette apparence pouvait avoir succédé au stade vésicule simple. En revoyant les figures que donnent, de la vésicule cardiaque double tant *Clavelina* que *Colella*, je ne puis me défendre de l'impression qu'il n'y a pas réellement dédoublement de la vésicule impaire, mais refoulement de sa paroi, donnant à la cavité péricardique la forme d'un fer à cheval, dont certaines coupes font apparaître les deux branches comme totalement séparées, tandis qu'un peu plus loin on voit la partie indivise qui rattache les branches l'une à l'autre. Le sort final des deux vésicules serait tout de même de se réunir en la cavité péricardique unique. Aussi a-t-on peine à imaginer que le péricarde, primairement issu d'une double ébauche, constitue ensuite une vésicule impaire, laquelle se dédoublerait, pour que les deux moitiés se remettent finalement en communication. La vésicule cardiaque est disposée de telle sorte contre la paroi du pharynx, et si malheureusement orientée, qu'il est très difficile de bien comprendre les coupes au moment où la vésicule acquiert une dualité au moins apparente. Dans les cas où les coupes montrent le plus nettement les deux moitiés de la vésicule séparées, il est bien difficile d'affirmer que les deux moitiés ne sont

pas restées en communication, et je crois que c'est ce qui est effectivement réalisé.

La paroi dorsale, confinant au pharynx, de la vésicule, subirait donc un refoulement, sous la forme d'une double cloison qui n'atteindrait pas la paroi opposée, si bien que les deux moitiés symétriques de la vésicule restent en communication sous le bord libre de la cloison. Les deux feuillets de la cloison, se réfléchissant l'un dans l'autre suivant ce bord libre, ne sont, au début, séparés que par une fente virtuelle, qui ne tardera pas à devenir réelle par écartement des deux feuillets, et constituera la cavité cardiaque. La cloison à double paroi n'est donc que le feuillet viscéral du péricarde, appelé à donner toute la paroi du cœur.

### 3. Comment se forme la cavité cardiaque ?

Chose singulière, V.B. n'a pas formellement posé cette question, dans le programme si détaillé qu'il s'était tracé, et ce n'est que sous le n° VI qu'il a prévu une question qui en est inséparable, et que je crois devoir traiter dès maintenant. Il l'a ainsi formulée :

« La paroi cardiaque est-elle le résultat d'une invagination de la voûte de la vésicule péricardique ou bien se forme-t-elle par écartement de deux vésicules primitivement adjacentes, aux dépens d'un septum interposé entre les cavités de ces deux vésicules ? »

La réponse que je suis amené à faire à cette question concilie, contre toute attente, les deux hypothèses qui s'y trouvent opposées. Ainsi que je viens de le dire, je considère que le septum divisant la vésicule péricardique est incomplet, et qu'il représente en réalité l'invagination de la paroi dorsale ; mais il s'agirait d'un refoulement plein, avec une fente virtuelle entre les deux feuillets du repli. On s'explique que certaines coupes, surtout celles faites suivant la longueur du repli, montrent les deux moitiés de la cavité comme complètement séparées, alors qu'une coupe passant sous le bord libre du septum incomplet montrerait une cavité indivise. Si l'on tient compte de ce que la plupart des coupes sont en réalité obliques par rapport à la vésicule, et que le bord libre du septum médian approche sans doute de bien près la paroi opposée, on comprendra qu'il est facile de croire à l'existence de deux vésicules, là où il n'y a en réalité que les deux cornes d'un fer-à-cheval. Je suis très disposé à croire qu'il n'en est pas autrement chez *Ciona*, où cela devrait être vérifié.

V.B. se demande donc comment se forme la paroi du cœur, ce qui revient à peu près à se poser la question de l'origine de la cavité cardiaque, puisqu'une cavité suppose une paroi. Mon opinion est donc que le double septum qui subdivise la vésicule péricardique en deux moitiés n'est autre que l'invagination du feuillet cardiaque refoulant la cavité péricardique, et que la fente, d'abord virtuelle, qui se trouve entre les deux feuillets du septum, n'est autre que la cavité cardiaque. Cette cavité naîtrait donc par écartement des deux feuillets du septum, né lui-même par invagination de la vésicule primaire.

1° chez *Colella*. La Pl. III ne comportant pas de figures bien explicites relativement à la formation du cœur, nous passerons directement à la Pl. IV. Par l'examen des figures de larves entières, fig. 3 et 4 (Pl. I), on se rend compte de ce que des coupes transversales, passant en arrière de l'endostyle, toucheront une ou deux papilles adhésives en même temps que le cœur appliqué contre l'estomac, l'œsophage et l'intestin terminal.

Les figures 6 (Pl. IV) sont des coupes transversales suivies d'avant en arrière dans une larve chez laquelle des perforations stigmatiques font déjà communiquer le pharynx avec la cavité péribranchiale. La fig. 6A, montre précisément une de ces perforations, du côté droit, tandis que l'on voit à gauche un épaissement ectodermique représentant une papille adhésive en voie de formation. La coupe fig. 6B montre le fond du pharynx, en arrière des cavités péribranchiales, la petite masse cellulaire qui se trouve appliquée contre la voûte pharyngienne étant l'extrémité terminale du rectum, ainsi que l'on s'en rend compte par comparaison avec la fig. suivante. Celle-ci, fig. 6D montre l'estomac, coupé en plein et l'intestin terminal effleuré par la coupe. A la face inférieure de l'estomac se voit la vésicule péricardique, double à ce niveau, mais simple quelques coupes plus en arrière, ainsi que le montre la fig. 6E, où l'on voit en outre l'estomac communiquer avec la branche intermédiaire de l'intestin. Les fig. 6C, 6D' 6E', donnent les détails de la vésicule péricardique de cette série de coupes, et permettent de vérifier que la vésicule, impaire, n'est qu'incomplètement subdivisée par un septum, et qu'il n'y a pas encore de cavité cardiaque à ce stade.

Les fig. 5 (Pl. IV) se rapportent à une larve plus âgée, comme l'atteste l'état des papilles adhésives. Ces coupes sont, contrairement aux précédentes, non inversées, de sorte que l'estomac se voit à gauche, comme il est. La fig. 5B est une coupe passant par l'anse digestive, que l'on retrouve, coupée trois fois, sur la fig. 5c, celle-ci montrant en outre la vésicule cardiaque, entre l'estomac et la branche moyenne de l'intestin, et l'ébauche de la glande intestinale appliquée contre le rectum. Sur la fig. 5D les viscères sont seuls représentés : estomac et rectum, rattachés l'un à l'autre par la glande intestinale sus-mentionnée ; enfin la vésicule cardiaque appliquée sous l'estomac, et qui présente quelque chose de nouveau : la vésicule montre cette fois, du côté dorsal appliqué à l'estomac, une invagination de sa paroi, invagination qui se présente sous la forme d'une double paroi entre les feuillets de laquelle se voit une fente étroite. La disposition est telle que si des coupes, tangentes à la face inférieure de l'estomac avaient été faites à travers la vésicule, les coupes les plus rapprochées de l'estomac auraient manifesté une dualité de la vésicule, tandis que les coupes plus éloignées nous auraient donné l'image d'une vésicule simple.

Nous retrouverons à peu près le même dispositif dans la série des figures 1A à 1E (Pl. V), dont la première permet de s'assurer que le stade comporte des papilles adhésives bien développées. Coupes faites d'avant en arrière, et par conséquent inversées. La fig. 1A montre le fond du pharynx, en arrière des cavités péribranchiales, avec la gouttière hypobranchiale et l'entrée de l'œsophage et, flottant, le rectum. Sur la fig. 1B, on retrouve l'intestin coupé deux fois, œsophage et rectum, avec la glande digestive appliquée contre lui. A peu près symétriquement sous les deux branches du tube digestif se voient deux culs-de-sac du fond du pharynx, celui de droite (en réalité le gauche) un peu plus grand, appliqué sous l'œsophage. La fig. 1c ne contient plus que le fond, tangentiellement coupé, du cul-de-sac pharyngien sous-œsophagien. On retrouve le rectum avec la glande digestive et l'on constate la présence de deux petites plaques cellulaires, exactement au centre de la coupe, petites plaques qui, ainsi que la figure suivante 1D va nous le montrer, sont les coupes tangentielles de la vésicule cardiaque, là où celle-ci

apparaît comme double. Sur la fig. 1D, en effet, le péricarde se montre avec une dualité valable pour quelques coupes seulement, puisque, un peu plus loin, sur la fig. 1E, les deux vésicules s'avèrent comme n'étant que les deux cornes d'une vésicule unique. La coupe fig. 1D montre l'anse digestive dont les deux branches sont réunies par la glande, tandis que sur la fig. 1E on voit l'estomac communicant avec la branche intermédiaire de l'intestin. Que dire de la vésicule péricardique, si ce n'est qu'elle est encore essentiellement semblable à ce que nous avons vu sur les fig. 5 (Pl. IV). Il s'agit toujours d'une vésicule unique, qu'une dépression dorsale partage incomplètement en deux moitiés, si bien que des coupes menées avec l'obliquité voulue donnent des images simulant la dualité.

Il nous reste deux séries de coupes à examiner, sur lesquelles nous allons enfin voir la cavité cardiaque, et reconnaître, par comparaison avec les stades antérieurs, d'où elle vient.

Les fig. 2A à 2G (Pl. V) sont empruntées à une belle série de coupes inversées, se suivant d'avant en arrière. La fig. 2B passe encore une fois par le fond du pharynx, que l'on voit se continuer médio-dorsalement en un pont cellulaire qui s'engage dans la base de la queue. Flottant à droite, le rectum, qui est en réalité à gauche. Sur la fig. 2C, le fond du pharynx se trouve partagé en trois : dorsalement, l'entrée de l'œsophage ; à droite et à gauche les culs-de-sac pharyngiens déjà reconnus sur les fig. 1 (Pl. V). La fig. 2D montre quatre tubes coupés : dorsalement, deux à paroi épaisse, qui sont l'œsophage et le rectum ; ventralement, les deux culs-de-sac pharyngiens, à paroi mince. Ces deux prolongements tubulaires du fond du pharynx se poursuivent sur quelques coupes, et nous les retrouvons pour la dernière fois sur la fig. 2E, où ils sont coupés tout près de leur terminaison aveugle. Celui de gauche (en réalité le droit) confine à une plaque cellulaire qui est la paroi antérieure de l'estomac, tout juste effleurée. Entre les deux culs-de-sac se voit la coupe d'un organe donnant l'image d'un fer à cheval ouvert en haut, et dans lequel les coupes suivantes montrent de toute évidence qu'il s'agit de l'extrémité antérieure de la vésicule cardio-péricardique, ainsi qu'elle mérite désormais de s'appeler, attendu que le refoulement de la paroi dorsale du péricarde est maintenant creusé d'une cavité, qui n'est autre que la cavité cardiaque — enfin !

Sur la fig. 2F (Pl. V), nous constatons la présence, en plus de l'œsophage et de l'intestin terminal — celui-ci avec une ramification de la glande digestive — de la paroi antérieure de l'estomac tangentiellement coupée, et appliquée contre cette paroi, se voit une image typique de la vésicule cardio-péricardique, telle qu'elle apparaît en coupe perpendiculaire au raphé cardiaque : le tout donne la forme d'un croissant dont les cornes se rejoignent au niveau de raphé, suivant lequel se fait le refoulement de la paroi invaginée qui délimite la cavité cardiaque. A ce niveau, la cavité cardiaque est fermée, par rapprochement des bords du raphé, de sorte que l'on se trouve en présence de deux cavités emboîtées : la cavité du cœur, entourée de toutes parts, sauf suivant la ligne médio-dorsale occupée par le raphé, par la cavité péricardique. Dès ce moment, on voit que la paroi cardiaque, ou feuillet viscéral du péricarde, est un peu plus épaisse que le feuillet pariétal. Sur cette coupe, qui touche le cœur en plein milieu, il n'y a plus aucune trace des culs-de-sac pharyngiens, dont le droit (le gauche en réalité) s'est continué un

peu au delà de la coupe fig. 2E recouvrant l'extrémité antérieure du cœur du côté dorsal. Mais, sur la coupe 2F, il ne subsiste rien de ce prolongement pharyngien, qui justifie pourtant le nom d'épicarde qui lui a été donné, puisqu'il arrive à coiffer l'extrémité antérieure du cœur, sans toutefois fermer le raphé cardiaque.

Quelques coupes plus en arrière encore, nous avons la disposition réalisée fig. 2G, où l'on voit cette fois la paroi postérieure de l'estomac, en continuité avec l'oesophage, le rectum toujours avec la glande digestive, et enfin le cœur, dont le raphé est ici ouvert, la cavité cardiaque débouchant dans le système lacunaire général.

Nous abordons enfin une dernière et magnifique série de coupes, celles de la larve 3 (Pl. V), la plus avancée de toutes. V.B. en a laissé 20 figures définitives parmi lesquelles j'ai choisi les 6 reproduites Pl. V, fig. 3B à 3G, coupes se suivant d'avant en arrière et non inversées.

La fig. 3B passe par le cul-de-sac postérieur de l'endostyle, qui se prolonge jusqu'en 3D; elle intéresse le raphé rétropharyngien selon sa longueur, ce raphé établissant la liaison entre l'endostyle et l'entrée de l'oesophage. A droite et à gauche du raphé postérieur se voient les culs-de-sac pharyngiens. Enfin, en haut et à gauche, se trouve le rectum. Sur la fig. 3C, on voit sur la ligne médiane une dernière coupe tangentielle du raphé postérieur, le fond, lui aussi seulement effleuré, du cul-de-sac pharyngien droit, et encore son pendant gauche, qui se continue vers l'oesophage en une double cloison cellulaire à cavité non visible, mais que l'on retrouve sous forme de tube béant — l'épicarde gauche — sur la fig. 3C. La coupe fig. 3C montre bien entendu le rectum et l'oesophage, ainsi que le cul-de-sac endostylaire. Celui-ci se retrouve encore, sous forme de massif plein, sur la fig. 3C, où l'on revoit aussi l'oesophage à droite et le rectum à gauche. Au centre se voient les coupes de deux organes creux juxtaposés, dont celui de droite est appliqué sous l'oesophage, tandis que l'autre, qui lui est à peu près symétrique, se trouve à gauche du plan médian et représente manifestement l'épicarde gauche. Est-ce à dire que l'organe sous-oesophagien soit l'épicarde droit? Question difficile à résoudre. L'étude comparative de la série des coupes, dont une partie seulement est reproduite sur notre planche, montre que l'organe sous-oesophagien constitue une vésicule entièrement close, à laquelle je ne puis tout au moins reconnaître aucune connexion. Qu'est-ce que cette vésicule?

1. On pourrait supposer qu'il s'agit de la portion distale de l'épicarde droit, qui se serait isolée, peut-être pour jouer ultérieurement un rôle dans la formation du stolon prolifère auquel l'oozoïde est appelé à donner naissance, mais je n'ai aucun moyen de vérifier cette supposition.

2. Autre supposition : il s'agirait d'un renflement en ampoule de la glande digestive; mais celle-ci, dont la fig. 5G donne précisément une image particulièrement heureuse, étend ses ramifications sur le rectum, et non sur l'oesophage. Au stade où nous sommes, les branches glandulaires sont d'un calibre de beaucoup inférieur à celui de la vésicule qui nous occupe.

3. La vésicule sous-oesophagienne n'est peut-être qu'une portion du péricarde, dont nous sommes tout près, car, ainsi que le montrent les fig. 3E et 3F, cet organe s'est fortement dilaté, et sa paroi est susceptible de présenter des plissements qui pourraient simuler, sur une coupe, l'existence d'une vésicule indépendante, qui ne serait en réalité que la portion

antérieure, plus ou moins étranglée, du péricarde. Mais il est manifeste que l'épithélium, relativement épais, à cellules serrées, de notre vésicule, n'est pas du tout identique à celui du péricarde, là où nous avons indubitablement affaire à lui, pas plus d'ailleurs qu'il n'est semblable à celui de l'épéricarde gauche.

4. Reste une hypothèse, que je formule sous réserves, c'est que la vésicule énigmatique ne serait autre que la *vésicule sexuelle*. La situation qu'elle occupe, dans l'anse digestive, au voisinage de l'estomac, est exactement conforme à ce qui est connu chez d'autres Ascidies. Il y aurait toutefois cette différence que, dans les cas déjà étudiés, la vésicule sexuelle ne se développe qu'au cours de la vie post-larvaire; mais il faut bien dire que la larve de *Colella* atteint, avant sa métamorphose, un stade beaucoup plus avancé que les larves des Ascidies simples.

Le plus jeune stade que l'on connaisse de la glande génitale est représenté par une petite masse pleine de cellules, masse que l'on considère comme formée d'éléments mésenchymatiques réagglomérés, sans que l'on ait toutefois la preuve formelle de la réalité de ce processus.

Supposant donc que la vésicule énigmatique de notre *Colella* soit l'ébauche sexuelle, bien qu'ignorant si, chez cette forme, l'oozoïde est sexué — il se pourrait d'ailleurs que la gonade, après avoir eu un début de développement, subisse une régression au moment où le stolon prolifère se constitue — ou bien, au contraire, qu'elle forme le cordon génital du stolon, cordon génital qui est, selon toute vraisemblance, d'origine oozoïdienne — je me vois entraîné à échaffauder sur cette supposition une hypothèse assez hardie, qui m'est suggérée par la circonstance même des hésitations que j'ai eues pour l'identification de la vésicule énigmatique. Le fait que celle-ci se présente au voisinage immédiat du cœur autorise selon moi la supposition que le cœur et la gonade auraient une seule et même origine, la gonade provenant tout comme le cœur, du mésoblaste ventral, dont la petite ébauche sexuelle ne serait qu'une partie détachée, passant inaperçue jusqu'au moment où elle s'organise en vésicule. Je ne puis, à mon grand regret, faire autre chose que de formuler cette hypothèse, dont la vérification aurait une signification théorique des plus satisfaisantes.

Après cette parenthèse consacrée à l'hypothétique vésicule sexuelle, passons à la coupe 3E (Pl. V) sur laquelle nous trouvons le cœur coupé en plein, avec, appliquée contre la face gauche du péricarde, l'extrémité de l'épéricarde gauche, qui s'arrête là, tandis que la face droite du péricarde est accolée à l'estomac et qu'une petite partie de la face ventrale du péricarde est soudée à la paroi du corps. La coupe montre donc l'estomac, en dessous de l'oesophage, à droite, et le rectum, à gauche, avec deux branches de la glande digestive.

Sur la coupe 3F, le cœur est toujours présent, et l'on retrouve les trois coupes de l'anse digestive : oesophage, estomac et rectum. La coupe 3G, enfin, passe exactement en arrière du cœur, dont une petite portion de la paroi, coupée tangentiellement, se trouve encore dans la coupe. On voit la réunion de l'oesophage et de l'estomac, d'où part, coupé suivant toute sa longueur, le canal principal de la glande digestive, qui atteint le rectum. On pourra se convaincre que la vésicule (sexuelle?) située, sur la fig. 3D, en dessous de l'oesophage, en même temps qu'en avant de l'estomac et du cœur, n'a aucun rapport avec la glande digestive, dont le canal s'ouvre dans l'estomac, à gauche, en arrière du cœur.

La série des coupes 3 (Pl. V) montre les trois papilles sensorielles : une première sur les fig. 3B à 3D, une seconde sur la fig. 3E, et la troisième sur la fig. 3G.

Avant de nous tourner vers *Clavelina*, disons, pour nous résumer, que, chez *Colella*, la cavité cardiaque apparaît dans un refoulement de la paroi dorsale de la vésicule péricardique, et que celle-ci est depuis longtemps constituée lorsque se forment les épocardes. Ceux-ci contractent secondairement des rapports de contiguïté avec le cœur, l'épicaire gauche, qui s'étend plus loin en arrière que son congénère, s'appliquant contre la face latéro-dorsale gauche du péricarde, jusque tout près du raphé cardiaque, sans que je puisse dire si l'épicaire contribue à fermer ce raphé. En tout cas, à aucun moment on n'observe de mise en communication secondaire entre les cavités épicaire et péricardique, pas plus qu'une communication de cette nature n'a existé aux stades antérieurs. Il y a, chez *Colella*, indépendance complète entre l'organe cardio-péricardique, de genèse précoce (et d'origine méso-blastique) et les épocardes, diverticules tardivement séparés du fond du pharynx. C'est assez dire qu'il n'y a pas d'ébauche commune aux deux formations.

2° Chez *Clavelina*. Au stade où nous l'avons laissée (fig. 3 et 4, Pl. VIII), la vésicule péricardique avait sa paroi dorsale refoulée par une cloison médiane à double paroi, entre les deux feuillets de laquelle aucune cavité n'était perceptible, bien que la fente virtuelle séparant les deux feuillets représentât, à n'en pas douter, la future cavité cardiaque. A ce moment pas plus qu'au stade correspondant de *Colella*, on ne constate encore aucune indication des futurs tubes épicaïques.

Les épocardes apparaissent sous la forme de deux culs-de-sac du fond du pharynx, en même temps que s'ouvre la cavité cardiaque par écartement des deux feuillets du septum cardiaque. Les fig. 5 (Pl. VIII), illustrent ce processus. La fig. 5A, coupe encore en plein le pharynx, en même temps que la vésicule cérébrale avec l'œil, et les deux vésicules péri-branchiales. Ventralement se voit l'extrémité antérieure de la vésicule péricardique, avec sa cavité, mais sans aucune trace de la cavité cardiaque. Sur la figure suivante, 5B, nous retrouvons la vésicule péricardique, dont la paroi dorsale est invaginée par un refoulement qui n'est autre que le feuillet viscéral qui enveloppe la cavité cardiaque largement ouverte dans la cavité générale. Il est manifeste que, tout comme chez *Colella*, la cavité cardiaque résulte de ce que la fente virtuelle existant dans le septum s'est ouverte, ce qui ramène la formation du cœur à une invagination de la paroi dorsale du péricarde, invagination d'abord pleine, donnant l'image d'un septum à double paroi, et ensuite ouverte, par écartement des deux feuillets du septum. La vésicule cardio-péricardique, à partir de ce moment, présente en coupe, la forme d'un croissant ouvert dorsalement, l'ouverture représentant la cavité cardiaque, entourée de toutes parts, sauf dorsalement, par la cavité du croissant péricardique. Sur les coupes 5B et 5C, fort peu différentes l'une de l'autre, on constate que les deux « cornes » du croissant péricardique se sont étroitement unies à deux culs-de-sac du fond du pharynx, encore massifs, à ce stade, le cul-de-sac situé à gauche sur la figure, qui est en réalité le droit (les coupes étant inversées, ainsi que l'on peut le vérifier au fait que l'œil est à gauche sur la figure, alors qu'il caractérise le côté droit) ce cul-de-sac donc est en continuité avec un processus médian du pharynx, processus qui n'est autre que

l'entrée de l'oesophage, dont on distingue la lumière sur la fig. 5c. Sur la fig. 5D on voit, au centre, la paroi antérieure de l'estomac, et, du côté ventral, la vésicule cardio-péricardique confinant encore, du côté gauche, avec le fond de l'épicarde. Le détail des fig. 5A à 5D est reproduit, en ce qui concerne le cœur, dans les figures correspondantes 5A' à 5D', qui permettent de reconnaître que la vésicule cardio-péricardique se soude intimement aux expansions épocardiques, au point que les limites entre ce qui est péricarde et ce qui est épicarde s'effacent et qu'il semble bien s'établir entre les deux organes une véritable continuité.

Ceci apparaît avec plus de netteté sur les fig. 1A à 1E (Pl. IX), série de coupes transversales inversées, se suivant d'avant en arrière, sur lesquelles on voit, en 1A, les deux épocardes pourvus d'une large cavité — s'ouvrant plus en avant dans le fond du pharynx, et appliqués contre l'extrémité antérieure de la vésicule péricardique; en 1B, les cavités épocardiques réduites chacune à une fente, disposées en un V largement ouvert, dont la cavité péricardique occupe la pointe; en 1C, essentiellement la même disposition; en 1D, la portion postérieure du péricarde, avec la coupe tangentielle du fond des deux épocardes; en 1E, enfin, en arrière de la région cardiaque, la boucle intestinale et l'extrémité antérieure de la notochorde, sous-jacente au système nerveux.

La région cardiaque des fig. 1A à 1D, est reproduite avec détails dans les fig. 1A' à 1D'. Sur la fig. 1A' on voit, tout en bas, la vésicule péricardique sous-jacente aux deux épocardes, entre lesquels se trouve une cavité irrégulière, pentagonale, qui représente la cavité cardiaque ou, peut-être, le sinus qui la prolonge, vers l'avant; on ne voit pas de communication entre la cavité péricardique et celles des épocardes. Sur la fig. 1B au contraire, surtout du côté gauche, la fente épocardique donne bien l'impression de s'être mise en continuité avec la cavité péricardique, et il n'est pas douteux, en tout cas, que c'est bien ainsi que V. B. a interprété les figures qu'il a laissées pour illustrer ce processus, dont le moins que je puisse dire est que je le trouve étrange et déconcertant. Au risque de passer pour prisonnier d'idées théoriques préconçues, je ne puis me rallier sans réserves à cette interprétation, en vertu de laquelle la vésicule péricardique, dont la cavité, jusqu'alors entièrement close et ayant la valeur d'une portion du coelome, se mettrait secondairement en communication ouverte avec des diverticules pharyngiens, et cela pour un temps seulement, car il ne semble pas que ces communications, si tant est qu'elles s'établissent temporairement, persistent définitivement. Les images que donnent les coupes de *Clavelina* à ce stade critique sont très compliquées et d'interprétation difficile, et je n'oserais me porter garant de ce que l'interprétation adoptée par V. B. soit correcte. Les croquis préalables aux dessins définitifs ne sont en effet pas toujours interprétés dans le même sens que les dessins définitifs, et il arrive que ces croquis, moins interprétés et plus objectifs que les dessins définitifs, ne montrent que des contiguïtés, là où les dessins définitifs sont en faveur d'une continuité épicarido-péricardique; voire, que les premiers ne montrent pas de communication entre la cavité péricardique et les cavités épocardiques, tandis que les autres montrent cette communication. Il n'est pas douteux que les épocardes contractent d'étroits rapports avec la vésicule cardio-péricardique, et ces rapports paraissent aller jusqu'à la soudure réciproque; ce dont il ne résulte pas encore une mise en communication, malgré les apparences reproduites dans les figures de la Planche IX et aussi de la Pl. X, à laquelle nous passons.

La Pl. IX nous montre tout d'abord, en rangée horizontale, la suite des coupes fig. 2A à 2G, dont les détails sont reproduits en 2B<sup>1</sup> à 2G<sup>1</sup>. Ces coupes, suivies d'avant en arrière, sont encore une fois inversées.

La coupe 2A passe par les orifices péribranchiaux, situés de part et d'autre du système nerveux. Le pharynx affecte la forme d'une croix dont les deux branches latérales, symétriques, sont les épocardes, tandis que la branche ventrale correspond à la gouttière hypo-branchiale et la branche dorsale, très étroite, au sillon rétropharyngien. Toutes ces cavités communiquent, à ce niveau, entre elles, ce qui n'est plus le cas sur la fig. 2B, où la branche ventrale ne se retrouve plus, mais est remplacée par la coupe tangentielle de l'extrémité antérieure du cœur, les deux cavités épocardiques étant séparées l'une de l'autre ainsi que du sillon rétropharyngien, qui n'apparaît plus que sous forme de fente. A droite se voit l'intestin terminal, qui se retrouve dans toutes les coupes suivantes. Sur la fig. 2C, nous trouvons la vésicule péricardique, à peine entamée et avec sa cavité en forme de fente, soudée suivant ses deux bords avec les épocardes, dont l'un montre encore sa cavité, tandis que l'autre apparaît comme massif. Sur la fig. 2D, dont les dispositions essentielles sont les mêmes, la cavité épocardique existe de nouveau des deux côtés, ce qui dénote combien, à ce stade des épocardes à paroi encore épaisse, la cavité de ces organes est irrégulière et enfractueuse, ainsi que l'on peut s'en rendre compte par les figures de détail annexées aux figures d'ensemble. Sur la fig. 2E, nous sommes au niveau de la terminaison des épocardes, qui confluent sur la ligne médiane et ne sont plus coupés que tangentiellement. Sur cette même figure 2E se voit l'extrémité antérieure de la notochorde, interposée entre le système nerveux et l'estomac, dans lequel on devine une cavité en forme de fente oblique. Sur la fig. 2F il n'y a plus que d'un côté un dernier vestige d'épicarde, et celui-ci a complètement disparu sur la fig. 2G, qui nous donne enfin l'image d'un cœur typique, libéré des complications épocardiques. Si nous suivons les figures d'ensemble 2C à 2G, forcément un peu schématiques, nous aurons l'impression que la vésicule cardio-péricardique, bien qu'étroitement coiffée par les deux épocardes, ne présente pourtant pas avec eux de véritable continuité, et que les cavités péricardique et épocardiques ne sont pas confluentes. L'examen attentif des figures détaillées 2C<sup>1</sup> à 2F<sup>1</sup> ne permet pas de se faire de conviction absolue à ce sujet, bien qu'elles montrent incontestablement des indications de cette mise en communication, qui n'est peut-être encore qu'en cours.

Les autres figures de la Pl. IX sont indiscutablement, toutes en faveur de cette confluence des cavités péricardique et épocardiques, et il me paraît nécessaire d'en reproduire un grand nombre, eu égard à leur valeur documentaire sans égale, car elles sont les figures les plus fidèles qui aient jamais été faites de ces images compliquées; ce qui ne veut pas dire que, malgré le souci d'objectivité qui a présidé à leur élaboration, elles ne soient pas entachées d'un certain degré d'interprétation. Si scrupuleux soit-on, il n'est tout de même possible de dessiner les choses que telles qu'on les voit, et cela ne veut pas toujours dire telles qu'elles sont.

J'ai déjà dit que la topographie larvaire, au moment de la formation des épocardes, est beaucoup plus compliquée chez *Clavelina* que chez *Colella*. Le pharynx et ses annexes sont beaucoup plus compacts chez *Clavelina* et ils sont en outre le siège de plissements accentués qui rendent l'interprétation des coupes et des rapports des différentes

parties extrêmement malaisée. Que l'on regarde notamment les fig. 1 (Pl. X), dont seules les trois coupes intéressant l'organe visuel avaient été retenues par V. B., et l'on conviendra qu'il est difficile de s'y retrouver au milieu de tous les replis que présente la paroi du pharynx, à tel point que l'identification des cavités que ces replis enferment n'est pas immédiatement réalisable. Aussi ai-je porté le nombre des dessins d'ensemble de cette larve fig. 1 (Pl. X), à cinq, en ajoutant une coupe (fig. 1A) en avant et une autre (1E) en arrière, ces deux coupes reprises dans les croquis de la larve 1 étant immédiatement compréhensibles et aidant à l'interprétation des coupes, 1B à 1D beaucoup moins explicites.

Les coupes 1A à 1E se suivent d'avant en arrière et sont inversées. La fig. 1A représente une coupe passant par la vésicule cérébrale, en avant de l'œil (tandis que les trois coupes suivantes intéressent cet organe). Juste dans le plan médian, le canal hypophysaire est appliqué à la face gauche (à droite sur la figure) de la vésicule cérébrale. Le pharynx présente un aspect trilobé, le lobe médian correspondant à la gouttière hypobranchiale ou endostyloire, tandis que les deux lobes latéraux sont les portions latérales du pharynx, se prolongeant vers le bas dans les épocardes. Du côté gauche, il y a un repli de plus, appliqué contre la paroi du corps, et qui n'est autre que le saccule péribranchial, communicant déjà, par une fente stigmatique, avec la cavité pharyngienne, qui a donc, dans son ensemble, sur la coupe, la forme d'un T avec de grands retours. Ce que nous venons de reconnaître va nous permettre d'interpréter les dispositions fort enchevêtrées de la fig. 1B. Disons tout d'abord que les sacs péribranchiaux se voient latéro-dorsalement et se retrouveront jusqu'à la fig. 1E, où l'on voit le gauche s'ouvrir à l'extérieur. Dans le pharynx proprement dit, très massif, la fig. 1B montre une cavité centrale, pentagonale, qui est bien la cavité pharyngienne, tout près du point où elle se continuera dans l'œsophage. Droit en dessous, une petite cavité triangulaire est la cavité cardiaque, en dessous de laquelle se voit la cavité péricardique, qui se continue dans l'épicaire gauche, tandis que la communication n'existe pas, à ce niveau, avec l'épicaire droit. Le pharynx, avec sa cavité étoilée, se trouve ainsi ceinturé sur les côtés par les deux épocardes, qui se soudent ventralement à la vésicule cardio-péricardique, ménageant une fente blastocélienne, celle qui règne des deux côtés du repli médian fig. 1A, et c'est naturellement dans cet espace lacunaire que s'ouvre le cœur. Ceci se voit mieux sur la fig. 1C, où la cavité cardiaque se présente comme la branche impaire très courte d'un Y, dont les branches paires sont les deux moitiés de la fente hoémocélique séparant le pharynx des épocardes. Ici encore, l'épicaire gauche est seul en communication ouverte avec la cavité péricardique, tandis que l'on voit la communication de la cavité épicaire droite avec la cavité pharyngienne. Cette coupe est donc extrêmement démonstrative, et l'on se représente la singulière image que donnerait la coupe si les communications des épocardes avec le pharynx d'une part et avec le péricarde d'autre part, existaient en même temps des deux côtés : cela nous montrerait, au centre, la cavité hoémocélique en Y, entourée sur les côtés par le feuillet viscéral du péricarde et ce que nous appellerons le feuillet viscéral des épocardes, la voûte entre les deux branches de l'Y, étant formée par le plancher du pharynx, dont la cavité se continuerait de chaque côté avec celle des épocardes; si bien que la cavité circulaire entourant notre Y de toutes parts se comporterait d'une façon comparable à un coelome, avec ses feuillets viscéral, tel que nous l'avons défini, et pariétal, constitué par le feuillet pariétal du péricarde. Nous avons

donc un Y circonscrit à distance par un O, la première cavité étant hoemocélienne, tandis que l'autre est pharyngo-épicoardo-péricardique, et à ce dernier titre, réellement de nature coelomique.

A ces coupes si compliquées, j'ai ajouté celle de la fig. 1E, où l'on voit encore, en bas, l'extrémité postérieure du cœur, effleurée, l'oesophage et l'extrémité antérieure de la notochorde, ainsi que le rectum, accolé à la vésicule péribranchiale gauche (à droite sur la figure).

Les fig. 1B' à 1D' donnent le détail de la région cardiaque correspondant aux figures d'ensemble 1B à 1D. Elles paraissent démonstratives de la réalité des communications s'établissant entre les cavités épicoardiques et la cavité péricardique.

Les coupes 2 (Pl. X), se rapportent à un stade analogue à 1 (Pl. X) et sont d'interprétation plus facile. La coupe 2A montre le fond du pharynx avec une cavité triangulaire qui est l'entrée de l'oesophage, et les deux épicoardes, dont le gauche communique nettement avec la cavité péricardique. Sur la coupe 2B, on ne voit plus que le fond, plein, de l'épicoarde gauche, tandis que l'épicoarde droit présente encore sa lumière, qui ne communique pas avec celle du péricarde. Le sinus cardiaque est compris entre les deux épicoardes et l'oesophage médian.

La coupe fig. 4 (Pl. IX), dont le sens paraît être oblique entre transversal et frontal, est intéressante en ce qu'elle montre, du côté gauche, à la fois la communication de la cavité péricardique avec celle de l'épicoarde, et celle de l'épicoarde avec la cavité pharyngienne, tandis que, sur la fig. 1C (Pl. X), nous n'avons que l'une des communications d'un côté, et l'autre de l'autre côté. Il est peu probable que l'on puisse rencontrer toutes les communications dans une même coupe, ce qui réaliserait la singulière disposition que j'imaginai plus haut. Quant à la cavité cardiaque, elle apparaît sur cette coupe 4 (Pl. X) comme entièrement fermée, ne s'ouvrant que plus loin dans l'hoemocèle.

La fig. 3A (Pl. IX) nous donne une image singulière rappelant celle que nous avons déjà rencontrée dans les fig. 1 (Pl. IX). On voit que la coupe passe par les deux orifices péribranchiaux. Le centre de la coupe est occupé par une masse arrondie qui est la coupe de l'oesophage (comme en 2B, Pl. X); en dessous se trouve un complexe en forme de V évasé, dont les deux branches ne sont autre chose que les épicoardes, tandis que la pointe est occupée par le cœur. La cavité cardiaque s'ouvre dans l'hoemocèle, tandis que la cavité péricardique, incontestablement, se continue dans les cavités épicoardiques, d'ailleurs réduites à des fentes. Il est intéressant de comparer cette image avec la fig. 2G, (Pl. IX) qui montre un cœur plus jeune, encore indépendant des épicoardes.

Pour en finir avec les figures relatives à *Clavelina*, nous n'avons plus à examiner que les coupes de la série 3 (Pl. X) qui sont sagittales dans une larve déjà très développée, coupes que le manque de stades plus jeunes semblablement débités rend particulièrement embarrassantes, et que je renonce à interpréter dans toutes leurs particularités.

Si l'on s'en rapporte aux nombreuses coupes transversales qui ont été évoquées jusqu'ici, et en particulier aux figures de la série 1 (Pl. X), on se rendra compte que, l'œil étant nettement à gauche, on ne peut le trouver sur une coupe longitudinale, en même temps que le cœur, qui est, lui, médian, que si la coupe est oblique. Je pense que c'est le cas pour les figures de la série 3 (Pl. X), ce qui ajoute encore à la difficulté de leur

interprétation. Toujours est-il que la fig. 3A, passe par l'organe visuel, l'extrémité antérieure de la notochorde, avec la portion initiale de la queue, et un singulier complexe, qu'il est préférable d'examiner d'abord sur la fig. 3B, plus médiane, en ce qui le concerne tout au moins. Dans cette fig. 3B on voit, ventralement à la vésicule cérébrale, une masse compacte, évidemment le pharynx, renfermant une cavité en forme d'U couché, ouvert en avant, seul le fond étant effectivement ouvert, tandis que les deux branches de l'U sont réduites à de simples fentes. Au fond du pharynx, à l'endroit correspondant à la convexité de l'U, s'insère une autre masse, plus compacte encore, puisqu'on n'y distingue aucune cavité, masse presque aussi considérable que le pharynx lui-même, et qui est l'ébauche du tube digestif, dont le sommet de l'anse, déjà pourvue d'une lumière, est coupé, avec son épaisse paroi, en bas et en arrière de la masse principale. En avant de cette branche intestinale, en arrière du pharynx et en avant du gros de l'ébauche digestive, se voient deux vésicules emboîtées, la vésicule péricardique enveloppant de toutes parts la cavité cardiaque, qui se présente, à ce niveau, comme un tube entièrement clos.

Des trois coupes de la série 3 (Pl. X), la coupe 3B est sans doute la plus médiane, tandis que 3A (Pl. X), est en dehors du plan médian, vers la droite — caractérisée par l'œil — et que 3c est vers la gauche. Avant de revenir à 3A, passons d'abord à 3c. La coupe passe en dehors, et à gauche, de la vésicule cérébrale, et l'on voit le canal hypophysaire déboucher dans le pharynx, immédiatement en arrière d'un petit cul-de-sac que le pharynx envoie vers l'avant, à la rencontre d'une plaque épidermique épaissie représentant sans doute le stomodéum. Dans la région dorsale il y a encore lieu de noter le cordon nerveux allant à la queue et qui, par suite de la torsion de celle-ci, n'est pas dans le plan médian, mais à gauche de celui-ci.

Quant au tube digestif, on voit de lui une coupe tangentielle de l'estomac, sans lumière visible, et la branche remontante avec cavité étroite.

Mais où nous rencontrons une image réellement remarquable, c'est dans le pharynx, dont nous voyons la cavité, relativement large dans sa partie antérieure, se continuer, par un mince canal sinueux, avec la cavité péricardique; et cette communication, que nous voyons ici du côté gauche, nous la retrouvons, presque identique, sur la fig. 3A (Pl. X), c'est-à-dire du côté droit. Ici, sur la fig. 3A, la cavité péricardique se présente un peu comme un étrier qui serait rattaché par une large sangle — l'épicarde — au pharynx, sangle creusée d'un canal qui fait communiquer la cavité péricardique avec la cavité pharyngienne, de part et d'autre et un peu en dessous de l'entrée de l'oesophage. Ce sont ces deux formations qui ceignent, comme je l'ai dit plus haut, le pharynx, allant jusqu'à se souder l'une à l'autre par l'intermédiaire de la vésicule cardio-péricardique, qui occupe la région médioventrale.

Nous sommes maintenant en mesure de répondre au moins partiellement aux autres questions du programme que Van Beneden avait élaboré.

4. L'ébauche cardio-péricardique primitive est-elle en même temps l'origine des tubes épicaudiques, ou bien ceux-ci ont-ils une origine indépendante de celle du sac péricardique? En d'autres termes, existe-t-il des « procordes »?

V. B. lui-même a répondu (p. 20) à cette question, en disant : « pas plus chez *Clavelina* que chez *Ciona* et *Colella*, les épicaudiques ne se forment aux dépens des ébauches qui

engendrent le cœur et le péricarde. Les rapports qui s'établissent entre ces organes sont secondaires». Il n'y a donc pas de procardes.

Tout ce que nous avons vu, dans l'exposé qui précède, montre l'indépendance absolue, de par leur origine, du cardio-péricarde — celui-ci de genèse précoce et mésoblastique — et des épocardes, lesquels apparaissent tardivement, sous la forme de diverticules pharyngiens.

Le moment où les épocardes apparaissent et leur sort ultérieur varient d'ailleurs grandement d'un type à l'autre. Chez *Clavelina* les épocardes se différencient du pharynx à un moment où les parois de celui-ci sont encore épaisses et chargées de vitellus, ce qui obscurcit beaucoup le processus. Les culs-de-sac des deux épocardes se soudent à la vésicule cardio-péricardique au moment même où la cavité cardiaque s'ouvre, et la communication pharyngo-péricardique qui s'établit par l'intermédiaire des épocardes, se maintient jusqu'à la métamorphose.

Chez *Colella*, les épocardes apparaissent beaucoup plus tard, étant d'emblée membraneux, car les tissus sont ici sensiblement plus différenciés que chez les *Clavelina* à épocardes compacts. C'est seulement au cours de la métamorphose, ou après celle-ci, que les épocardes acquièrent une paroi mince, comparable à ce qu'elle est d'emblée chez *Colella*. Quant à *Ciona*, on sait que les épocardes, sous forme de cavités périvercérales, n'apparaissent que chez les jeunes Ascidies relativement déjà très avancées, ne contractant avec le cœur que des rapports de contact secondaires.

5. Existe-t-il à un moment donné des communications entre la cavité péricardique et le pharynx, soit directes, soit par l'intermédiaire des épocardes ?

La réponse, négative pour *Colella*, est positive pour *Clavelina*. Ainsi que nous l'avons vu sur des figures absolument probantes, les épocardes n'apparaissent que très tardivement chez *Colella*, à un stade beaucoup plus avancé que chez *Clavelina*, et nous n'avons pu constater, chez la première, rien de plus qu'une contiguïté entre l'épicarde gauche et le péricarde. Malheureusement le matériel antarctique ne comportant pas de stades plus avancés que la larve prête à éclore, nous ne savons rien du sort ultérieur de l'épicarde chez *Colella*, et nous manquons totalement de renseignements quant à la façon dont se constituera le stolon prolifère, dans lequel s'engage, sans doute, l'un au moins des épocardes.

Chez *Clavelina*, au contraire, les figures des Pl. X et XI, nous ont montré la mise en communication secondaire de la cavité péricardique, jusqu'alors complètement close, avec les tubes épocardiques, l'extrémité distale de ces tubes, ceinturant le pharynx pour atteindre la région cardiaque, se soudant à la portion antérieure du péricarde, de part et d'autre du raphé cardiaque ; et il semble bien n'y avoir tout d'abord qu'une soudure des parois, stade qui, d'après Seeliger (Bronn, p. 822) ne serait pas dépassé. Mais, ainsi que Van Beneden et Julin l'avaient déjà observé dans leur Morphologie des Tuniciers, il s'établit une communication entre la cavité péricardique et les cavités épocardiques, et cette communication existe toujours sur les larves les plus avancées dont nous ayons des coupes. Selon toute apparence, cette communication de la cavité péricardique avec la cavité pharyngienne, par l'intermédiaire des tubes épocardiques, doit se maintenir au moins jusqu'à la métamorphose. Après celle-ci, il paraît acquis que la cavité péricardique est à nouveau isolée des épocardes, lesquels, se soudant l'un à l'autre dans leur portion distale, constitueraient un cul-de-sac

épïcardique, coiffant le cœur, dont elle ferme le raphé. Je n'ai malheureusement aucun stade postérieur à la métamorphose, de sorte que force est de nous en rapporter aux figures 1a à 1g (Pl. X) de la Morphologie des Tuniciers, où les rapports qui viennent d'être formulés paraissent fort clairement démontrés.

Dans la Morphologie des Tuniciers V. B. et J. avaient admis la formation des épïcardes et de la vésicule cardio-péricardique aux dépens de deux ébauches primitives communes, les fameux procordes, dont V. B. lui-même avait abandonné l'idée, qui n'est plus retenue par personne; mais, dans cette hypothèse, l'union des cavités péricardique et épïcardiques apparaissait comme primitive, et leur séparation ultérieure n'avait rien de surprenant. Aujourd'hui que au contraire, nous avons reconnu l'indépendance d'origine du cardio-péricarde et des épïcardes, le premier étant d'origine précoce (et mésoblastique) tandis que les autres sont des diverticules pharyngiens d'apparition tardive, nous voyons que cette indépendance se maintient chez *Colella*, tandis que chez *Clavelina*, les cavités de ces organes si différents à tous égards fusionnent secondairement, mais pour un temps seulement, le temps pour la larve d'atteindre sa maturité et de subir la métamorphose. J'avoue que ce processus me paraît incohérent, et que malgré les images si flagrantes que nous avons vues en sa faveur, il me reste un doute et le sentiment que quelque chose nous échappe dans cette évolution du cœur de *Clavelina*, au sujet de laquelle je ne me flatte pas d'avoir dit le dernier mot.

6. Les tubes épïcardiques restent-ils indépendants l'un de l'autre, ou se confondent-ils secondairement en tout ou en partie en un sac épïcardique médian?

Les documents que j'ai dépouillés n'apportent aucun élément nouveau à cette question, faute de stades suffisamment avancés, et notamment de stades postérieurs à la métamorphose.

Les larves les plus avancées, prêtes à éclore, de *Colella* ne montrent que deux petits épïcardes, dont le plus long, c'est-à-dire le gauche, ne s'étend même pas en arrière du cœur. A ce moment, il ne paraît y avoir aucun rapport entre les deux épïcardes, et rien ne permet de se faire une idée de ce que sera leur comportement ultérieur, l'un par rapport à l'autre et aussi dans la formation du stolon prolifère, dans lequel il y a pourtant tout lieu d'admettre que l'un au moins se prolonge. Je ne puis que renvoyer au haut de la p. 74 du premier fascicule consacré aux Tuniciers, dans les Résultats de la Belgica. Cette question pourra sans doute être résolue par l'étude des stades post-larvaires de *Distaplia*, où nous manquons encore de précisions quant à l'origine du stolon chez l'oozoïde.

Chez *Clavelina*, rien n'a contredit l'hypothèse de V. B. et J., d'après laquelle les deux épïcardes se soudent par leurs extrémités libres, de manière à constituer un cul-de-sac impair, coiffant le cœur. Où le désaccord commence, c'est lorsque ces auteurs admettent que ce cul-de-sac épïcardique, se prolongeant au delà du cœur, donnerait la cloison stoloniale, en laquelle ils aperçoivent un tube aplati, à cavité virtuelle, donnant la vésicule interne des bourgeons. Seeliger ne s'écarte de V. B. et J. qu'en ce qu'il suppose que la cloison stoloniale de *Clavelina* représenterait un prolongement, non pas de l'épïcarde, mais bien du péricarde. C'est le moment de mentionner que P. Brien (1927) a mis fin à cette controverse en montrant que le septum est une simple cloison mésenchymatique, sans rapports d'origine ni avec l'épïcarde, ni avec le péricarde. Le bourgeonnement de *Clavelina* n'est donc pas épïcardique, contrairement à une notion devenue classique.

[V. B].

**C. L'organe cardio-péricardique des Tuniciers est-il homologue du péricarde des Vertébrés ?**

Pour conclure ce long chapitre sur les organes cardio-péricardiques et épocardiques de *Colella* et *Clavelina*, il est intéressant de reproduire le passage suivant, de la plume de V. B.

En faveur de l'affirmative on peut invoquer :

1° L'identité de position sous le tube intestinal, à l'extrémité postérieure de la cavité pharyngienne et du courant sanguin postéro-antérieur (artère branchiale primaire des Vertébrés), qui fournit par ses branches collatérales au réseau respiratoire branchial.

2° L'identité essentielle de composition : de part et d'autre la cavité péricardique close est entourée de toutes parts par le péricarde comprenant un feuillet viscéral qui fait partie de la paroi du cœur. Ce feuillet reste un épithélium musculaire (1) pendant toute la durée de la vie chez les Urochordes; dans le développement des Vertébrés il se dédouble en un ectocarde épithélial et un myocarde. Le feuillet viscéral du péricarde des Tuniciers répondrait donc à la fois à l'ectocarde et au myocarde des Vertébrés (2).

En faveur de la négative :

A) L'origine hypoblastique de l'organe cardio-péricardique chez les Tuniciers, incontestablement mésoblastique chez les Vertébrés.

B) L'existence de communications temporaires entre la cavité péricardique et la cavité pharyngienne, chez les Urochordes.

C) La formation de l'organe cardio-péricardique concurremment avec d'autres organes, appelés épocardes, aux dépens d'ébauches plus anciennes désignées sous le nom de procordes, chez les Ascidies. Chez les Vertébrés, il n'existe aucun organe homologue aux épocardes des Tuniciers. Il n'existe donc pas non plus chez eux d'organes procordiques.

Si les faits relevés sous le littéra A) B) et C) étaient définitivement établis, il faudrait en conclure que l'organe cardio-péricardique des Urochordes n'a pas la même valeur anatomique que celui des Vertébrés; que ces formations analogues auraient pris naissance de manière indépendante dans les deux sous-embranchements, et que par conséquent le péricarde n'existait pas chez les formes ancestrales communes à l'un et à l'autre. Ce qui rendrait cette conclusion plus acceptable, c'est l'absence totale de péricarde chez l'*Amphioxus*.

Les faits relatifs à l'évolution du péricarde chez les Tuniciers sont donc de nature à jeter quelque lumière sur le problème si obscur de l'évolution des Chordés; de là leur importance. Malheureusement, l'on est loin d'être d'accord sur les faits; les opinions les plus divergentes ont été émises; les observations sont contradictoires.

Il importe au plus haut point que l'on soit définitivement édifié sur ces faits : car si les formations que l'on désigne sous le même nom d'organe cardio-péricardique chez les Tuniciers d'une part et chez les Vertébrés de l'autre, sont en fait de valeur anatomique

(1) La nature épithélio-musculaire du feuillet viscéral du péricarde a été établie par les recherches de MM. Ed. Van Beneden et Julin [in, Recherches sur la Morphologie des Tuniciers (1886) ].

(2) Ce rapprochement a été fait pour la première fois par les mêmes auteurs, dans le même travail, p. 321.

différente, il y aurait lieu de tenir hautement compte de cette différence essentielle dans la manière de concevoir les rapports phylogéniques qui rattachent les unes aux autres les trois grandes divisions des Chordés. [V. B].

[S]. Il va de soi que je suis entièrement d'accord en ce qui concerne les arguments en faveur de l'homologie entre le cœur des Tuniciers et celui des Vertébrés.

En ce qui concerne les arguments défavorables, le premier, et le seul essentiel peut-être, est la différence d'origine : hypoblastique chez les Tuniciers, incontestablement mésoblastique chez les Vertébrés. Mais, ayant montré combien l'origine mésoblastique primaire du cardio-péricarde est probable, ayant, quant à moi, la conviction que l'ébauche cardiaque résulte du mésoblaste latéral, homologue aux lames latérales du mésoblaste des Vertébrés, cette objection fondamentale serait renversée. L'homologie absolue du cœur des Tuniciers avec celui des Vertébrés apparaîtrait formellement, car il y aurait identité d'origine, identité des rapports topographiques et concordance absolue des structures, à cette différence près toutefois, que l'endocarde manquerait chez les Tuniciers, de même que tout revêtement propre aux espaces sanguins.

Quant à l'existence de communications temporaires, via les épocardes, entre la cavité péricardique et la cavité pharyngienne, il semble bien que ces communications soient quelque chose de particulier à certaines formes, telles que *Clavelina*, mais qu'elles ne se produisent pas ailleurs, et notamment pas chez *Colella*. Il ne s'agit donc pas là d'une disposition essentielle, mais de l'une des nombreuses fantaisies dont les épocardes sont coutumiers.

Enfin, l'existence même des épocardes, chez de nombreux Tuniciers, est sans aucune analogie, et bien moins encore d'homologie, chez les Vertébrés. Il y a tout lieu d'admettre que l'apparition des épocardes, chez les Tuniciers, est une acquisition nouvelle du groupe, en rapport, très vraisemblablement, avec la blastogénèse, qui présente des modalités si diverses; ou bien que le bourgeonnement sans épicarde, tel que Brien l'a fait connaître chez *Clavelina* soit primitif, ou bien, au contraire, que le bourgeonnement épocardique, si semblable à une strobilisation, soit à l'origine de ces phénomènes.

Ce n'est pas parce que les Tuniciers auraient acquis, en l'épicarde, un organe nouveau, susceptible de contracter des rapports variés avec les organes voisins, qu'il faut hésiter à considérer le cœur des Tuniciers comme homologue à celui des Vertébrés, si la concordance est absolue sous tous les rapports. Les formations épocardiques sont très répandues chez les Tuniciers, mais elles peuvent avoir des degrés très variés de développement et même manquer totalement.

L'importance théorique de ces faits ressort lumineusement des considérations émises ci-dessus par V. B., qui pose la question de savoir si le Chordé ancestral aurait possédé un péricarde, les trois subdivisions du groupe, Urochordés, Céphalochordés et Vertébrés ayant acquis, indépendamment les unes des autres, des dispositions simplement analogues. Sans vouloir étendre le débat jusqu'à l'Amphioxus, je crois pouvoir conclure à l'homologie absolue du cœur des Tuniciers et des Vertébrés.

La différence résultant de ce que les premiers n'auraient aucun endothélium vasculaire tandis que ce feuillet est caractéristique de l'appareil sanguin des Vertébrés, ne paraît pas pouvoir être invoquée en défaveur de cette homologie. En effet, ou bien les Tuniciers ont perdu cet épithélium vasculaire, qui aurait déjà existé chez un ancêtre commun hypothétique; ou bien, au contraire, la disposition réalisée chez les Tuniciers, l'absence d'endothélium, serait primitive.

## III

## SUR LES LARVES URODÈLES

d'*Alloeocarpa incrustans* et de *Styelopsis grossularia*

(Planches XI et XII)

On a vu dans le fascicule TUNICIERS des Résultats de la Belgica, que les larves d'*Allæocarpa* se développent dans la cavité péribranchiale, et que ces larves, dont V.B. avait fait couper plusieurs exemplaires, présentent une très grande ressemblance avec celles de *Styelopsis*. Rien n'ayant jamais été publié, que je sache, sur les larves de ce représentant antarctique des Polyzoinae, il m'a paru intéressant de reproduire les figures que V. B. en a laissées, en les accompagnant de quelques images relatives à *Styelopsis grossularia*, provenant d'Ostende (1884), que V. B. avait fait couper à titre comparatif.

Dans un cas comme dans l'autre, attendu qu'il s'agit de larves écloses, il ne saurait être question d'esquisser l'embryogénie de ces formes, et nous devons nous borner à l'examen de la structure des larves écloses, ce qui permettra toutefois quelques anticipations sur les constatations que l'étude des jeunes stades promet à ceux qui l'entreprendront.

Des raisons pratiques font que le nombre des espèces de Tuniciers dont l'embryogénie a été étudiée est très restreint, certains groupes ayant été fort négligés. C'est le cas pour les Styélidés, sur lesquelles, en dehors du splendide travail de Conklin (1905) sur le Cell-lineage de *Styela partita*, nous ne connaissons que fort peu de chose, relativement à l'organogénèse. Et pourtant, abstraction faite de certaines difficultés techniques, résultant de leur tunique fibreuse résistante, les larves des Styélidés paraissent réserver d'intéressantes observations à ceux qui en feront l'étude attentive et précise. Les larves de Styélidés, autant que je sache, n'ont pas la queue tordue, disposition qu'il est difficile de ne pas considérer comme primitive par rapport à la queue tordue qui s'observe chez d'autres groupes, et notamment chez *Clavelina* et *Colella*. A supposer que ce caractère de la queue demeurée symétrique soit réellement primitif, il n'en résulte naturellement pas que tous les autres caractères des larves de Styélidés seront également primitifs. C'est ainsi que le fait, insuffisamment contrôlé d'ailleurs, que ces larves n'ont pas deux sacs péribranchiaux d'abord indépendants, mais une seule invagination cloacale médio-dorsale, paraît constituer une abréviation du développement. Il n'en est pas moins vrai que l'étude du développement des cavités péribranchiales se ferait ici dans des conditions différentes de ce qu'elle est chez les larves à sacs péribranchiaux pairs, et que cette question difficile trouverait peut-être chez les Styélidés une solution satisfaisante.

D'autre part chez les larves des Styélidés, on ne voit aucune trace de formations épicaudiques, de sorte que l'évolution du cœur ne serait pas compliquée et obscurcie par la collusion qui se produit, tout particulièrement chez *Clavelina*, dans la formation du cœur, avec celle des épicaudes. On peut donc légitimement espérer que la genèse du cœur se présenterait avec une évidence particulièrement grande chez certaines larves de Styélidés. Il serait tout indiqué de s'adresser à *Styelopsis*, dont il existe d'énormes quantités sur les côtes rocheuses de la Manche, et qui présente cet avantage que tout le développement, jusqu'à

l'éclosion de la larve, se fait dans la cavité péribranchiale des parents. D'autres Styéliés, telles que des *Polycarpa*, *Stolonica*, etc., parfois très abondantes, sont dans le même cas et il se peut que l'on trouve parmi elles un matériel techniquement et histologiquement favorable sur lequel des recherches bien conduites seraient récompensées par de beaux résultats.

Seule l'étude des jeunes stades révélerait s'il apparaît des diverticules pharyngiens comparables à des épocardes, et, dans l'affirmative, le sort qu'ils subissent, car on n'en voit aucune trace dans les larves écloses. V. B. a fait couper deux larves de l'espèce antarctique, *Alloecarpa incrustans* dont l'une, plus jeune, nous retiendra d'abord. Les fig. 1 à 7, (Pl. XI), montrent une série de coupes à travers une première larve dont la paroi du corps a été fortement plissée par les réactifs, la section devant être en réalité à peu près circulaire, comme sur les fig. 8 et 9, se rapportant à une larve plus âgée. La coupe fig. 1 passe par la vésicule cérébrale, sur la paroi de laquelle se voit un organe pigmenté (œil ?). Au dessus de cet organe pigmentaire se voit l'orifice, sous forme d'encoche profonde, du canal neural viscéral. La vésicule cérébrale déprime fortement la paroi dorsale du pharynx, sur laquelle elle repose, de telle sorte que la cavité pharyngienne, très refoulée, affecte en coupe la forme d'un U, dont les deux branches remontent sur les côtés de la vésicule cérébrale. Sur la fig. 2, la vésicule cérébrale a fait place à un ganglion massif surmonté par le canal hypophysaire. Quant au pharynx, ses deux branches remontent plus que sur la figure précédente, et moins que sur la suivante car, en suivant les coupes, on voit que ces deux expansions pharyngiennes vont se réunir et fusionner par dessus le système nerveux. Avant d'en arriver là, nous rencontrons encore la fig. 3, sur laquelle nous voyons un refoulement ectodermique médio-dorsal rejoignant le sommet des replis pharyngiens et coiffant, par le fait même, le ganglion nerveux et le canal hypophysaire. L'état de la préparation ne permet pas de reconnaître si le refoulement ectodermique, ébauche du cloaque, et qui tient lieu des vésicules péribranchiales paires d'autres types (tels que *Clavelina* et *Colella*) est creux, ou bien si la cavité n'apparaît qu'ultérieurement. On remarquera que la «nageoire dorsale» fin liseré cellulosique prolongeant le bord dorsal de la queue suivant la ligne médio-dorsale du tronc, se prolonge jusqu'en avant de l'ébauche cloacale, passant sur le côté de celle-ci. De sorte que, ou bien la nageoire dorsale contourne le cloaque médian, ou bien celui-ci ne serait pas rigoureusement sur la ligne médiane.

Sur la fig. 4, les deux replis pharyngiens ont fusionné au dessus du système nerveux, de sorte que la cavité en U est remplacée par une cavité en O, enfermant un massif cellulaire constitué par la voûte pharyngienne, dans l'épaisseur de laquelle est contenu le système nerveux. En réalité, dans la cavité en forme d'O qui nous occupe, il y a lieu de considérer la moitié ventrale qui est la cavité pharyngienne proprement dite, une partie dorsale, qui est la cavité cloacale, et deux parties latéro-dorsales symétriques, que je ne puis interpréter autrement que comme les stigmates branchiaux, plus exactement protostigmates de la première paire. Car c'est encore l'une des particularités des Styéliés de présenter une branchiomérie beaucoup plus marquée que ce qui est réalisé chez d'autres types (voir *Fulin*, 1904).

Sur la fig. 5, nous retrouvons une disposition très semblable à celle de la fig. 3, car le cloaque, qui n'a encore que fort peu d'extension, n'existe déjà plus. La fig. 6 nous montre le cul-de-sac postérieur du pharynx, à parois épaisses, sans doute appelé à former le tube

digestif; et sur la fig. 7, enfin, nous voyons l'extrémité antérieure de la notochorde, intercalée entre le système nerveux et l'entéron, image classique de Chordé. On remarquera la hauteur considérable de la « nageoire dorsale », constituée par un repli de la tunique fibreuse.

Les figures que nous venons d'examiner ne permettent, bien entendu, que de constater les dispositions de la larve éclosée, bien différentes de ce que nous avons vu chez *Colella* et *Clavelina*. Dans l'ignorance où nous sommes de ce que peut être l'importance de l'invagination cloacale et sa part d'intervention dans la formation de la cavité en O de la fig. 11, il est impossible de nous faire une idée exacte de la part qui revient à la paroi du pharynx dans cette cavité circulaire. L'apparence, d'après nos figures, est que le pharynx a tout fait à lui seul, par confluence de ses deux replis; jusqu'à preuve du contraire, il faut pourtant admettre que tout le cloaque, et sans doute les cavités péribranchiales, ont pour origine l'invagination cloacale médio-dorsale, car l'opinion dominante fait des cavités péribranchiales des Tuniciers une formation ectoblastique, ayant la valeur d'un épécèle au sens de Huxley. Force m'est toutefois de dire que je ne suis pas édifié sur cette question.

Passons maintenant aux coupes de l'autre larve, un peu plus âgée, de notre *Allæocarpa* (fig. 8 à 9, Pl. XI et 1 à 4, Pl. XII), qui ont été reproduites avec un grand luxe de détails histologiques.

La fig. 8 correspond à un niveau intermédiaire à celui des fig. 1 et 2. Nous ne nous y arrêtons pas. Quant à la fig. 9, elle réunit ce que nous avons vu sur les fig. 3 et 4, en ce sens que nous y retrouvons notre cavité en O en même temps que l'invagination médio-dorsale. Si l'on examine attentivement les caractères histologiques des parois, on constatera que la moitié ventrale, pharyngienne de notre O est plus épaisse et plus riche en vitellus que sa moitié dorsale, de sorte que l'interprétation de V. B. a manifestement été en faveur de l'origine ectoblastique du cloaque et des deux canaux, futures cavités péribranchiales, qui le font communiquer avec le pharynx. Il est très intéressant de constater que, ainsi que Julin (1904) l'a fait remarquer, la communication pharyngo-péribranchiale est constituée par le premier (en date et en position) des protostigmates, la situation exacte de ces orifices n'étant guère déterminable avant qu'ils n'aient acquis leur revêtement épithélial caractéristique, ce dont ils sont encore assez éloignés. Nous savons que les stigmates siègent entre le pharynx et la cavité péribranchiale, qu'ils font communiquer; mais, sur une figure telle que celle qui nous occupe, et dans l'ignorance où nous sommes des stades plus jeunes, il ne me paraît pas possible de situer les stigmates d'une façon plus précise qu'en disant qu'ils sont à l'entrée, du côté pharynx, des canaux péribranchiaux, donc, sur la figure 9, à mi-hauteur de la cavité en forme d'O, là où l'épithélium de la paroi change de caractère.

La fig. 2 (Pl. XII), plus fortement grossie, représente une coupe passant en arrière du pharynx, et ne montrant plus, en fait d'organes, que le système nerveux, la notochorde et une cellule sous-chordale. Le même complexe se voit, au même grossissement, sur la fig. 1 (Pl. XII), empruntée à une coupe située un peu plus en avant. On voit sur cette coupe que le système nerveux présente à ce niveau un renflement assez marqué, de nature ganglionnaire à en juger par les grosses cellules qui occupent sa partie ventrale. Dans le haut se voit une lumière nette, entourée de cellules à petits noyaux. La cellule sous-chordale est ici beaucoup plus volumineuse que sur la fig. 2, (Pl. XII), et sur celle-ci beaucoup plus que sur les figures suivantes.

Sur la fig. 3 (Pl. XII), au même grossissement que 8 et 9 (Pl. XI), le complexe axial s'augmente des cellules musculaires caudales, qui ne seront toutefois coupées en plein que sur les fig. 4 et 5 (Pl. XII). Sur ces deux figures, on voit que les cellules musculaires acquièrent un grand développement; disposées, suivant la règle, en trois séries longitudinales, les cellules de la série médiane occupent à elles seules les flancs de la notochorde, tandis que la série dorsale s'applique au tube médullaire, et que la rangée ventrale déborde largement la file très réduite des cellules hypochordales.

La fig. 6 (Pl. XII) représente, *in toto*, et vue par transparence, l'extrémité libre de la queue d'une larve nageante d'*Allæocarpa*, autant que j'en puisse juger vue par la face droite, s'il est vrai que, à en croire la coupe fig. 5 (Pl. XII), l'épiderme est moins près des cellules musculaires du côté dorsal que du côté ventral. On voit par transparence à travers les cellules musculaires de la rangée moyenne, la chorde dorsale, formée de grosses cellules cylindriques, disposées en une seule file, et peu ou point vacuolisées. Le système nerveux, masqué par les cellules musculaires de la rangée dorsale, ne transparait pas. Enfin, la queue, dont la section est ovale (fig. 5, Pl. XII), se prolonge dans le plan médian, en une nageoire cellulosique fibreuse, également développée dorsalement et ventralement.

Le matériel d'*Allæocarpa* étant très limité, V. B. avait cherché quelques termes de comparaison chez *Styelopsis grossularia*, utilisant à cette fin un matériel récolté à Ostende en 1884. Les quelques figures que V. B. en a laissées sont fort suggestives, et il me paraît intéressant de les reproduire à côté des figures relatives à *Allæocarpa*.

La fig. 7 (Pl. XII) représente l'ensemble d'une coupe transversale d'une larve éclosée de *Styelopsis*, dans sa région antérieure, à un niveau sensiblement égal à celui de la fig. 8 (Pl. XI) d'*Allæocarpa*. Ici aussi, la vésicule cérébrale est coupée, et l'on voit, dans le haut de cette vésicule, le débouché du canal neural viscéral, mais la coupe intéresse en même temps l'orifice, dans le pharynx, du canal hypophysaire. La paroi du corps montre, du côté ventral, les festons du disque adhésif, par lequel se fera la fixation de la larve sur un support.

La fig. 8 (Pl. XII) montre une autre coupe de la même larve, passant par l'invagination cloacale médio-dorsale, juste en dessous de laquelle on retrouve la portion postérieure de la vésicule cérébrale, surmontant le pharynx, à la face ventrale duquel se voit la coupe d'une vésicule, qui est manifestement la vésicule péricardique. A droite sur la figure, qui est donc inversée, se voit un massif cellulaire qui est l'intestin terminal, ainsi qu'il résulte de la comparaison avec la fig. 9, (Pl. XII), qui suit de près 8. La fig. 9, inachevée, est pourtant intéressante, en ce qu'elle montre l'orifice cloacal, se continuant en les deux moitiés de la cavité cloacale, renfermant le système nerveux, imprécis, entre le plancher du cloaque et la voûte du pharynx. D'un côté se voit la communication pharyngo-cloacale, ébauche de la cavité péribranchiale, à l'issue branchiale de laquelle siège le premier protostigmate. Enfin, le tube digestif est appendu au pharynx, le rattachant à la cavité cloacale gauche (à droite sur la figure). Par la comparaison entre les fig. 8 et 9 (Pl. XII), on peut s'assurer de ce que la position de la vésicule péricardique est bien celle que nous avons reconnue chez *Colella* et *Clavelina*.

Les fig. 11 à 13 donnent, avec plus de détails, l'ébauche cardiaque.

La fig. 10, dont je ne parle que pour mémoire, n'ayant pas retrouvé la coupe

qu'elle représente, montre la plaque cardiaque, appliquée contre la paroi ventrale du pharynx, sur une coupe précédent celle dont la fig. 8 donne l'ensemble. Les dispositions sont telles, ici aussi, que faute de connaître les stades plus jeunes, on conclurait volontiers à l'origine endoblastique, par délamination, ainsi que les choses paraissent aussi se passer ailleurs (*Clavelina*). En réalité, un stade isolé ne peut rien décider, et il n'y a, selon moi, aucune évidence en faveur de l'origine endoblastique, la plaque cardiaque pouvant tout aussi bien être d'origine mésoblastique, et avoir contracté une union intime secondaire avec l'endoblaste, sur lequel elle se moule étroitement, donnant ce qui ne serait que l'apparence d'une délamination.

Quant aux figures 11 à 13, elles montrent la vésicule péricardique de *Styelopsis*, entièrement close, sans aucune indication encore de l'invagination cardiaque, et sans aucune trace de diverticules pharyngiens rappelant des formations épicaudales.

J'insiste, en terminant, sur l'intérêt que présenterait l'étude de l'organogénèse d'un certain nombre de Styélidés, dont nous savons réellement trop peu de chose, alors que *Conklin* a montré combien certains représentants de cette famille donnent un matériel exceptionnellement favorable. Et j'attire tout spécialement l'attention sur le fig. 167 (Pl. X) de *Conklin* (1905) sur laquelle on voit le mésoblaste antérieur, beaucoup plus ventral d'ailleurs que chez *Clavelina*, s'étendre exactement jusque dans la région cardiaque, à un moment où l'ébauche cardiaque est sans doute bien près de s'établir. Selon toute apparence, la question, si débattue, de l'origine première de la vésicule péricardique a de grandes chances de pouvoir être résolue définitivement chez les Styélidés, plus facilement que dans les autres groupes.



## Table des matières.

	PAGES
Avant-propos . . . . .	3
Matériel et Méthodes . . . . .	6
Introduction . . . . .	7
I. Aperçu sur la Morphogénèse des larves . . . . .	8
II. Origine et genèse des organes cardio-péricardique et épicaudiques chez <i>Colella</i> et <i>Clavelina</i> . . . . .	16
A. Historique . . . . .	16
B. Partie descriptive : . . . . .	22
1. La plaque cardio-péricardique . . . . .	22
2. Comment se forme la cavité péricardique . . . . .	33
3. Comment se forme la cavité cardiaque . . . . .	38
4. Existe-t-il des « procordes » ? . . . . .	48
5. Existe-t-il des communications pharyngo-péricardiques ? . . . . .	49
6. Les épicaudiques se confondent-ils en un sac médian ? . . . . .	50
C. L'organe cardio-péricardique des Tuniciers est-il homologue du péricarde des Vertébrés ? . . . . .	51
III. Sur les larves urodèles d' <i>Allæocarpa</i> et de <i>Styelopsis</i> . . . . .	53
Explication des Planches . . . . .	58