

**CONTRIBUTION A L'ETUDE HISTOLOGIQUE DES EPONGES
D'EAU DOUCE :
SPONGILLA LACUSTRIS L., EPHYDATIA FLUVIATILIS L.**

PAR

Henriette MEEWIS (Bruxelles).

INTRODUCTION

Il existe dans une éponge de nombreux éléments cellulaires qui selon les auteurs ont reçu des noms très divers. Pour étudier systématiquement ces différentes cellules, il importe de les classer, et l'ordre qui semble le plus logique à adopter est celui des feuillettes : ectoderme, entoderme et mésoderme. Mais cette classification présente de nombreuses difficultés : en effet, comme le fait remarquer FAURE-FREMIET (7), les tissus de l'éponge sont peu nombreux et leur limite est arbitraire. TOPSENT (25, 26) distribue les cellules en quatre groupes : 1° les cellules contractiles qui constituent l'ectoderme; 2° les cellules vibratiles formant l'entoderme; 3° les cellules conjonctives et 4° les cellules digestives pigmentées, ces deux dernières catégories constituant le mésenchyme. Selon DELAGE (4) et FAURE-FREMIET, la structure des éponges se réduit à trois couches correspondant aux parois : l'épiderme externe, l'épithélium atrial interne et le mésenchyme intermédiaire.

MAAS ne considère que deux feuillettes ; l'ectoderme et l'entoderme.

Nous adopterons le plan établi dans notre note préliminaire (17) et nous classerons les éléments cellulaires suivant l'aspect de leur noyau en cellules nucléolées et cellules anucléolées, c'est-à-dire que nous envisagerons, de par leur structure et leur origine, deux groupes de cellules : le groupe *Amæbocytes* et le groupe *Collencytes*, *Pinacocytes* et *Choanocytes*.

Il est entendu que cette classification convient uniquement à l'étude descriptive que nous nous proposons de faire et qu'il n'existe pas de limites nettes et définitives entre ces deux groupes de cellules.

BUT DU TRAVAIL

Nous nous proposons, dans ce travail, d'étudier systématiquement et de classer toutes les cellules de *Spongilla lacustris* L. et d'*Ephydatia fluviatilis* L.

PLAN

	a) Archæocytes. Tokocytes.	
A. — Cellules nucléolées	b) Amœbocytes	{ Cellules sphéruleuses. Chromatocytes. Trophocytes.
	c) Scléroblastes.	
	d) Spongoblastes.	
	a) Pinacocytes. Collencytes.	
B. — Cellules anucléolées ou pour- vues d'un petit nucléole.	b) Choanocytes.	
	c) Cellules fuchsinophiles et éosinophiles.	
	d) Cellules granuleuses.	
	e) Cellules vacuolaires.	

MATERIEL ET TECHNIQUE

Nous avons étudié deux éponges d'eau douce : *Spongilla lacustris* L. et *Ephydatia fluviatilis* L.

Afin de considérer toutes les espèces cellulaires que l'on peut trouver dans ces éponges, nous avons prélevé des fragments à différents moments de l'année, envisageant ainsi les phases de reproductions sexuée et asexuée. En ce qui concerne *Spongilla* nous avons examiné, d'une part, le jeune leucon issu de la gemmule; d'autre part, les tissus adultes au moment de la reproduction sexuée et pendant la gemmulation.

Les *Ephydatia* ont été prélevées jeunes, alors qu'elles se présentent sous la forme de lames minces issues de larves et plus tard lorsque ces plaques s'épaississent fortement.

Les gemmules de *Spongilla lacustris* ont été cultivées en thermostat à 23°, suivant la méthode décrite par BRIEN (1); le thermostat est maintenu dans une demi-obscurité à l'aide d'un écran. Les lames sur lesquelles nous avons disposé les gemmules ont été préalablement recouvertes de cellophane ou d'une mince couche d'agar. Le bourgeonnement sur ces substances est tout à fait normal.

Cette technique nous a permis de fixer et d'enrober les jeunes éponges, soit à la celloïdine suivant la méthode de CERFONTAINES, soit à l'agar, d'après CHATTON, sans avoir à les détacher du support et risquer ainsi de les déchirer.

Nous verrons que certains éléments cellulaires sont très semblables et qu'il faut, pour les reconnaître, envisager la structure fine du noyau ou la nature des inclusions cytoplasmiques. Pour mettre tous les détails en évidence, nous avons utilisé des fixations et des colorations variées. Nous avons employé comme liquide fixateur le mélange de BOUIN, le sublimé acétique, le Zenker, le Bouin-Allen. Parmi les diverses méthodes de coloration, celles qui nous ont donné les meilleurs résultats sont : l'Hématoxyline-éosine, le Bleu de Méthyle-éosine, suivant la méthode de MANN, et surtout la triple coloration de MALLORY : fuchsine acide-bleu de méthyle-orange G. La structure fine du noyau a été mise en évidence par la technique de FEULGEN. Enfin, comme nous l'exposerons dans un prochain travail, la méthode de BAUER mise au point récemment par PASTEELS et LÉONARD (21) nous a permis de déceler le glycogène.

NOTIONS PRELIMINAIRES

PREMIERS STADES DE DEVELOPPEMENT DE LA GEMMULE

En ce qui concerne l'éclosion des gemmules et l'aspect des jeunes éponges, nos observations confirment celles de BRIEN. Après deux ou trois jours de bourgeonnement, la coque de la gemmule est vide et les tissus renferment déjà la plupart des éléments cellulaires constitutifs de l'éponge adulte.

Nous ne décrivons ici que les *Archæocytes* : ils sont tous mononucléés, les stades bi- et plurinucléés décrits par WELTNER (30), ZYKOFF (36) et BRIEN étant antérieurs à cette période de développement. Ce sont de grandes cellules de 20 à 30 μ ; le noyau, arrondi, mesure 6 μ de diamètre; il renferme un gros nucléole de 2 à 3 μ et les granulations chromatiniennes sont disposées en réseau.

Le cytoplasme renferme de nombreuses inclusions que l'on peut classer en trois groupes : elles ont pu être décelées en combinant les techniques de MALLORY, de MANN et de FEULGEN. Les plus abondantes ont une forme lenticulaire et sont fuchsinophiles; d'autres, plus ou moins arrondies, se colorent par l'orange G; enfin, par la méthode de FEULGEN, suivie d'une coloration au vert lumière, on distingue en outre des inclusions noirâtres en forme d'arc ou de cercle. Ces trois espèces d'inclusions correspondent aux stades de digestion des réserves. En effet, dans les *Archæocytes* à peine sortis de la gemmule et par conséquent les plus bourrés de grains de réserve, ceux-ci sont presque tous de forme lenticulaire identique et se colorent fortement par la fuchsine acide. Puis ils suivent deux évolutions : 1° les uns tendent à perdre leur forme allongée et à s'arrondir, la fuchsinophilie disparaît aux dépens de l'orange G. Ces inclusions sont destinées à nourrir l'*Archæocyte* même, elles sont plus nombreuses dans les individus plus âgés et se colorent par l'éosine si l'on applique la technique de MANN; 2° les autres se fragmentent en granulations fuchsinophiles de plus en

plus petites, primitivement lenticulaires; elles s'arrondissent plus tard ou prennent une forme irrégulière. Ce sont ces dernières que nous retrouvons dans les éléments dérivés des Archæocytes, tels les *Choanocytes* et les *Pinacocytes*. Elles se colorent en bleu par la technique de MANN.

Enfin les inclusions réfringentes de la troisième catégorie dérivent de l'enveloppe enrobant les grains de réserve de l'Archæocyte primitif; elles sont rejetées dans le cytoplasme lorsque le grain en digestion éclate et s'arrondit en vacuole alimentaire.

La figure 1 représente un *Archæocyte* d'une jeune *Spongilla* âgée de deux jours : les inclusions sont abondantes et répondent aux trois aspects décrits. Les Archæocytes de la gemmule non germée sont bourrés d'inclusions lenticulaires fuchsinophiles semblables à celles que nous avons représentées en noir.

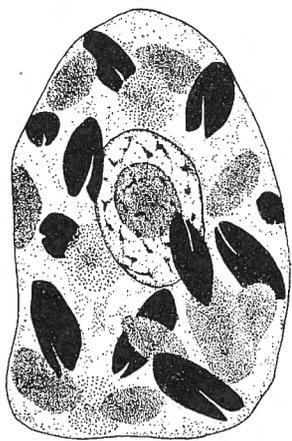


FIG. 1.

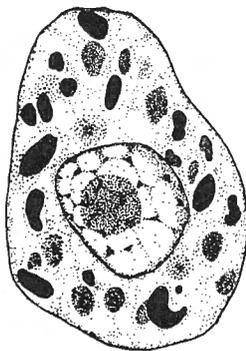


FIG. 2.

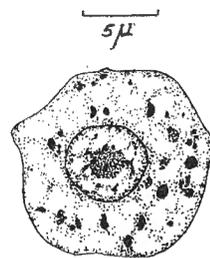


FIG. 3.

FIG. 1. — Archæocyte de *Spongilla lacustris* âgée de deux jours : le nucléole est très volumineux et les inclusions se présentent sous les trois aspects de la digestion.

FIG. 2. — Archæocyte de *Spongilla lacustris* âgée de 5 jours : les inclusions sont de forme et de colorabilité variables.

FIG. 3. — Archæocyte d'*Ephydatia fluviatilis* adulte : les inclusions irrégulières sont peu nombreuses.

Ces Archæocytes se divisent par mitose. La coloration de MANN permet de déceler l'entrée en activité du noyau : en effet, la chromatine au repos se présente sous forme de granulations bleues entourant un nucléole rouge. Lorsque le noyau va se diviser, la chromatine se colore en violet et le nucléole s'étire en biscuit; puis apparaissent les stades de la division mitotique; les chromosomes se présentent sous forme de bâtonnets très distincts par la méthode de FEULGEN, mais cependant difficilement dénombrables. Dans son étude concernant les produits génitaux de *Spongilla lacustris*, FIEDLER (9) observe une division intermédiaire entre la mitose et la division directe. WIERZEJSKI (30-31) et WELTNER ont également observé des processus d'amitose. Nous n'avons pas vu de phénomène

semblable; cependant, nous remarquons avec FIEDLER, que dans certains cas la membrane cellulaire semble persister pendant la division.

Par divisions successives, les Archæocytes deviennent plus petits, leurs inclusions se réduisent en nombre et en volume. Le noyau peut présenter deux évolutions distinctes :

- 1° Il ne se réduit pas fortement et conserve son nucléole;
- 2° Il devient de plus en plus petit et perd son nucléole.

**ETUDE COMPARATIVE DES ELEMENTS CELLULAIRES
DE « SPONGILLA LACUSTRIS » ET D'« EPHYDATIA FLUVIATILIS »**

A. — CELLULES NUCLEOLEES

a) Archæocytes.

Les Archæocytes de la jeune Spongilla sont très semblables aux cellules que nous avons décrites plus haut. Ils sont ovoïdes, leur noyau est nucléolé et leur cytoplasme renferme de nombreuses inclusions. Ils diffèrent essentiellement de l'Archæocyte initial par le rapport nucléoplasmique : en effet, la taille des cellules est réduite (10 à 15 μ), tandis que le noyau conserve sensiblement le même volume; cependant, le nucléole est plus petit. Afin de nous rendre compte des rapports existant respectivement entre le noyau et la cellule, d'une part, et entre le noyau et le nucléole, d'autre part, nous avons mesuré à l'aide du planimètre des cellules de taille moyenne et nous avons consigné les résultats dans le tableau suivant : les chiffres représentent des valeurs relatives moyennes.

NATURE DE LA CELLULE	CELLULE	NOYAU	NUCLÉOLE	NOYAU	NUCLÉOLE
				CELLULE	NOYAU
Archæocyte primitif.	38,7	5,4	1,7	0,14	0,31
Archæocyte : leucon âgé de 5 jours.	23,8	5	1	0,21	0,20
Archæocyte : éponge adulte.	11,4	1,9	0,30	0,16	0,16

Comme on peut le constater, le rapport nucléoplasmique de l'Archæocyte du leucon, duquel dérivent toutes les autres cellules de la jeune éponge, est très petit. Quant au nucléole, il est spécialement volumineux dans l'Archæocyte primitif.

Les inclusions de l'Archæocyte sont de taille fort inégale et de forme

variable; les plus grosses ont encore l'aspect lenticulaire, les plus petites sont irrégulières ou sphériques; elles présentent tous les degrés de colorabilité de la fuchsine acide à l'orange G.

La figure 2 montre un *Archæocyte* d'un leucon de *Spongilla* âgé de cinq jours. Les trois espèces d'inclusions sont toujours visibles, mais leur taille est fortement réduite.

Les *Archæocytes* de *Spongilla* et d'*Ephydatia* adultes sont identiques à ceux du jeune leucon, mais habituellement les inclusions sont moins nombreuses (fig. 3). Ce sont des cellules embryonnaires comparables aux néoblastes des Oligochètes (MEEWIS, 15) et auxquelles il faut rattacher les éléments germinaux ou *Tokocytes* de MINCHIN.

Tokocytes.

Ces cellules reproductrices sont en effet des *Archæocytes* volumineux mesurant $30\ \mu$ environ. Ils ont une forme plus régulière, sphérique, légèrement aplatie à un pôle. Le noyau excentrique est situé dans la région moins convexe;

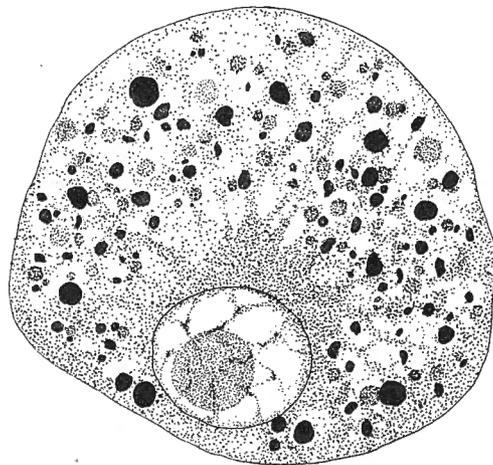


FIG. 4. — Tokocyte d'*Ephydatia fluviatilis*: le noyau est entouré d'une zone de cytoplasme dense; en noir les inclusions fuchsinophiles.

les mailles du réseau chromatinien sont larges, ce qui donne au noyau un aspect clair; le nucléole sphérique conserve le rapport qu'il présentait avec le noyau dans l'*Archæocyte*. Le cytoplasme pur s'est condensé en une plage autour du noyau: cette zone constitue un centre duquel partent des radiations que l'on distingue jusqu'à la membrane cellulaire. Les inclusions sont dispersées irrégulièrement dans les mailles cytoplasmiques, ces granulations sont tout à fait comparables à celles des *Archæocytes*.

La figure 4 représente un *Tokocyte*: on y distingue l'aspect typique du cytoplasme et des inclusions.

La *Cellule-œuf*, beaucoup plus grosse, conserve la même forme que le *Tokocyte*. Le noyau, toujours excentrique, renferme

un réseau chromatinien à mailles très larges et le nucléole est relativement plus petit. Les inclusions deutoplasmiques, uniformément fuchsinophiles comme celles des *Archæocytes* de la gemmule, deviennent sphériques et volumineuses; autour du noyau et près de la membrane cellulaire on observe une zone de petites granulations (fig. 5e).

Nous décrirons dans un prochain travail les phénomènes accompagnant la formation de l'œuf à partir de l'*Archæocyte*. Quelques stades sont représentés dans la figure 5: le dessin *a* représente un *Archæocyte* typique; *c*, est un *Toko-*

cyte et *e* un Œuf; *b* et *d* sont des stades intermédiaires. Comme le montrent ces dessins, les faits peuvent se résumer de la manière suivante : la taille s'accroît, la forme s'arrondit, tout en conservant un pôle plus aplati, le noyau se place excentriquement, la chromatine s'étire en larges mailles, le nucléole se réduit. Le cytoplasme pur se condense autour du noyau et forme des travées

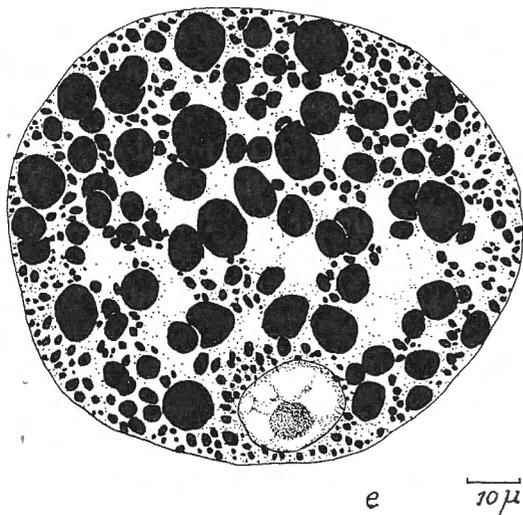
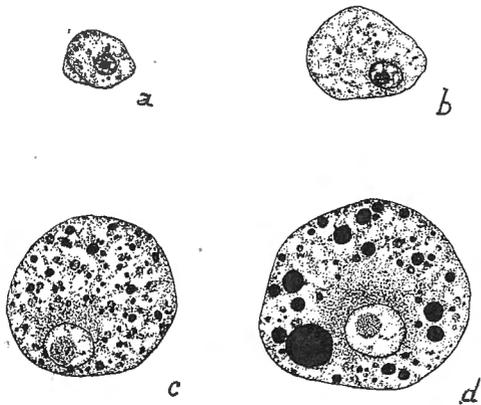


FIG. 5.

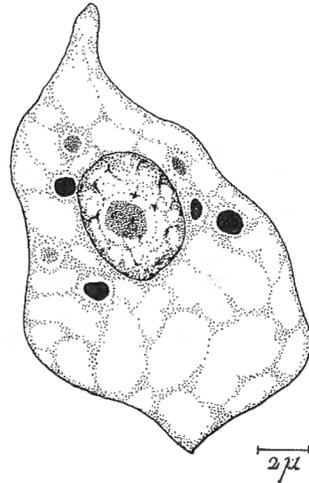


FIG. 6.

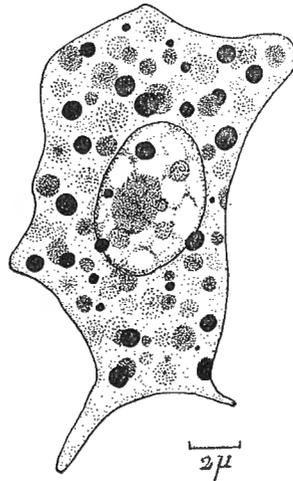


FIG. 7.

FIG. 5. — Histogénèse de l'œuf d'*Ephydatia fluviatilis* : *a*) Archæocyte; *b*) Archæocyte de grande taille; *c*) Tokocyte; *d*) Tokocyte dans lequel s'accumulent les inclusions fuchsinophiles volumineuses; *e*) Œuf jeune.

FIG. 6. — Amœbocyte de *Spongilla lacustris* : le cytoplasme, très vacuolisé, renferme peu d'inclusions.

FIG. 7. — Cellule sphéruleuse de *Spongilla lacustris* : la cellule est bourrée d'inclusions sphéroïdales de taille et de colorabilité différentes.

radiaires. Les inclusions s'accumulent irrégulières et de colorabilité variable dans le Tokocyte (fig. 5c), grossissent, s'arrondissent et deviennent uniformément fuchsinophiles dans l'Œuf (fig. 5e).

b) Amœbocytes et cellules sphéruleuses.

Les *Amœbocytes* dérivent directement des *Archœocytes*, dont ils ont le noyau pourvu d'un gros nucléole. Il y a deux espèces d'*Amœbocytes* : les uns à cytoplasme clair, vacuolaire; les autres bourrés d'inclusions. Les premiers sont les *Amœbocytes proprement dits*; les seconds, les *Cellules sphéruleuses*.

Les *Amœbocytes proprement dits* sont, d'après MINCHIN et TUZET (27), des *Archœocytes* plus mobiles ayant l'apparence lobuleuse. Ils auraient un rôle phagocytaire (MULLER, 20-21) — MINCHIN les appelle d'ailleurs *Phagocytes* — et serviraient à la nutrition, soit de l'éponge (*Nutritive wanderzelle* de KELLER, 11), soit des *Tokocytes* (*Nährzelle* de WELTNER et FIEDLER). Ce rôle nutritif est confirmé par la présence au sein du cytoplasme d'inclusions présentant tous les types entre la basophilie et l'éosinophilie (GALTSOFF, 9; FAURE-FREMIET, WILSON et PENNEY, 34). Enfin, certaines de ces cellules renferment du pigment ou des zoochlorelles; dans ce cas WELTNER les appelle *Chromatocytes*.

Les *Cellules sphéruleuses* dérivent directement des *Amœbocytes* par accumulation des inclusions; des types intermédiaires ont été décrits par FAURE-FREMIET, WILSON et PENNEY. D'après COTTE (3), elles auraient un rôle de sécrétion. Selon TOPSENT, les caractères physiques des éponges dépendent de la nature de ces cellules : suivant les cas, elles jouent le rôle : 1° de glandes à mucus; 2° de réservoir nutritif; 3° d'éléments conjonctifs. Ces différentes fonctions peuvent être remplies simultanément. En tant que réservoir nutritif, elles ont été appelées *Trophocytes* par TOPSENT et *Thésocytes* par SOLLAS (24). Les réserves des *Trophocytes* se présentent sous forme de granulations sphériques de taille sensiblement égale (WELTNER) renfermant chez *Spongilla* des substances amyloïdes qui dérivent du métabolisme de la chlorophylle (SOLLAS, LOISEL, 14).

Chez les *Ascons*, ces cellules peuvent se creuser d'une cavité et constituer les *Porocytes* (MINCHIN, DELAGE, 4; TOPSENT).

Dans la jeune éponge, nous avons observé très peu d'*Amœbocytes proprement dits*. Ce sont des cellules de même taille que les *Archœocytes* décrits plus haut, mais qui s'en distinguent par la forme plus amiboïde. Le cytoplasme clair et vacuolaire renferme peu d'inclusions. Le noyau a le même aspect que celui des *Archœocytes*, mais il est plus petit et renferme un nucléole moins volumineux. Dans le parenchyme de *Spongilla* et d'*Ephydatia* adultes, les *Amœbocytes proprement dits* sont nombreux. La figure 6 montre une de ces cellules amiboïdes chez *Spongilla*. Le cytoplasme clair, fortement vacuolisé, renferme peu d'inclusions. La chromatine est répartie en petits blocs irréguliers disposés en réseau; on observe de plus une zone chromatique près de la membrane nucléaire.

Des cellules identiques apparaissent bourrées d'inclusions sphéroïdales de grosseur et de nature variables : ce sont les *Cellules sphéruleuses* (fig. 7). Elles sont très abondantes dans les éponges en période de croissance prélevées au

printemps; d'autre part, elles n'existent pas dans le jeune leucon; il est donc fort probable qu'elles constituent des réservoirs nutritifs.

Il existe tous les stades intermédiaires entre l'Amœbocyte proprement dit et la Cellule sphéruleuse; au fur et à mesure de l'accumulation des inclusions,

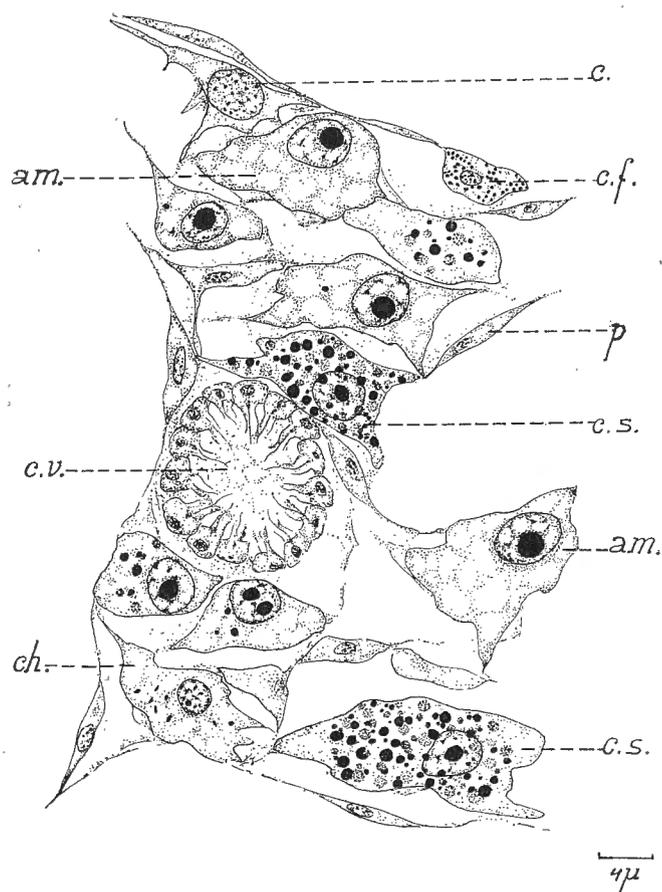


FIG. 8.

FIG. 8. — Coupe à travers le parenchyme de *Spongilla lacustris*. — *Am* = Amœbocyte; *c* = Collencyte; *c. f.* = Cellule fuchsinophile; *c. s.* = Cellule sphéruleuse; *c. v.* = Corbeille vibratile; *ch* = Chromatocyte; *p* = Pinacocyte.

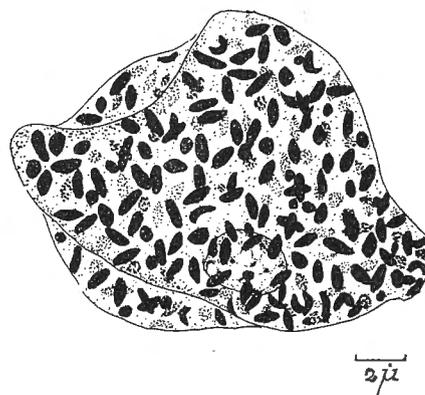


FIG. 9.

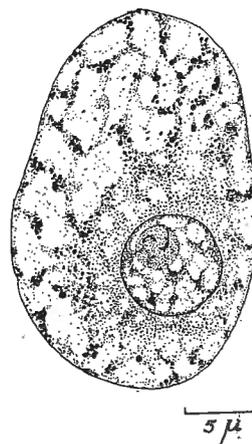


FIG. 10.

FIG. 9. — Chromatocyte de *Spongilla lacustris*: cellule amiboïde bourrée de Zoochlorelles.
FIG. 10. — Trophocyte d'*Ephydatia fluviatilis*: le noyau est entouré d'une zone de cytoplasme dense et la cellule renferme de nombreuses petites inclusions fuchsinophiles disposées en réseau.

c'est-à-dire de la spécialisation de la cellule dans le sens trophocytaire, le nucléole se réduit.

Comme nous l'avons vu, un phénomène identique se retrouve dans la formation de l'œuf à partir de l'Archœocyte. La figure 8 représente une coupe à travers le parenchyme de *Spongilla lacustris*; on y distingue des Amœbocytes (*am*) et des Cellules sphéruleuses (*c. s.*). Les autres éléments seront

décrits dans les chapitres suivants. Outre les Amœbocytes proprement dits et les cellules sphéruleuses, il existe d'autres éléments amiboïdes que nous croyons devoir classer ici, bien que le noyau et le nucléole soient plus petits. Comme on le sait, *Spongilla* renferme des zoochlorelles; le mécanisme de l'infection a été décrit par CASTRO RODRIGUEZ (2).

Dans des coupes à travers l'extrémité d'un rameau fortement colorée en vert par ces symbiontes, nous avons observé l'existence de grandes cellules amiboïdes. Elles sont bourrées de zoochlorelles, petits corps ovoïdes de 1 μ environ et se colorant uniformément en bleu par la technique de MALLORY. Ces cellules sont aplaties, elles mesurent 20 μ environ, mais se distinguent aisément des Amœbocytes proprement dits par l'aspect du noyau. Celui-ci est plus petit, habituellement arrondi; les blocs chromatiniens, assez volumineux, lui donnent un aspect ponctué très caractéristique; le nucléole y apparaît comme une granulation plus grosse. Ces cellules correspondent aux *Chromatocytes* de WELTNER; nous leur conserverons donc ce nom. La figure 9 montre un Chromatocyte de *Spongilla lacustris* bourré de zoochlorelles. On voit également dans la coupe du parenchyme (fig. 8) un Chromatocyte renfermant quelques symbiontes (ch). Dans les *Ephydatia*, il n'existe pas de chromatocytes.

Pour terminer la description des cellules du groupe des Amœbocytes il nous reste à décrire un Amœbocyte spécial présent dans *Spongilla* et *Ephydatia* en reproduction sexuée et asexuée : c'est la cellule nutritive de l'œuf et de la gemmule. Elle se présente comme un grand Amœbocyte mesurant 20 à 25 μ . Le noyau sphérique renferme un nucléole excentrique et le réseau chromatiniens est très serré. Quant au cytoplasme, il est condensé autour du noyau comme dans le Tokocyte. Les inclusions fuchsinophiles sont peu volumineuses; leur répartition assez régulière donne au cytoplasme un aspect uniformément ponctué très caractéristique de cette espèce cellulaire.

Ces *Trophocytes*¹ (EVANS) ou *Nährzelle* (WELTNER, FIEDLER) sont, par tous leurs caractères, des cellules sœurs des OEUfs. La figure 10 montre un de ces éléments dessiné au même grossissement que le Tokocyte (fig. 4).

c) Scléroblastes.

Les spicules sont intracellulaires; ils sont sécrétés par des *Scléroblastes* (FAURE-FREMIET, TUZET, SCHULZE, 23; BRIEN) ou *Silicoblastes* (MINCHIN, WELTNER). D'après certains auteurs, les spicules apparaissent très tôt; ils existeraient déjà dans la gemmule non germée (WELTNER, WIERZEJSKI). BRIEN a décrit leur formation à partir de cellules dérivées d'Archæocytes. Chez l'adulte, le Scléroblaste s'étale sur le spicule, le protoplasme est finement granuleux et le noyau, ovoïde, renferme de la chromatine en réseau et un nucléole (FAURE-FREMIET, TUZET). MINCHIN fait une distinction entre l'origine des microscières et celle des macrosières. Les premiers sont sécrétés par les Pinacocytes à noyau granuleux; les seconds sont formés à l'intérieur de grandes cellules du parenchyme à noyau vésiculeux et nucléolé.

D'après nos observations, les *Scléroblastes* de la jeune éponge se présentent comme BRIEN les a décrits. Dans *Spongilla* adulte, les cellules squelettogènes s'étendent le long des spicules, le noyau est nucléolé et le cytoplasme clair et granuleux renferme peu d'inclusions. Le spicule est fusiforme, élargi vers le milieu; c'est autour de cette région que se concentre le corps de la cellule renfermant le noyau nucléolé; latéralement, le cytoplasme s'étale en une couche mince jusqu'à l'extrémité du spicule (fig. 11). Chez *Ephydatia*, l'aspect du scléroblaste est identique, mais le spicule a les parois hérissées de petites pointes.

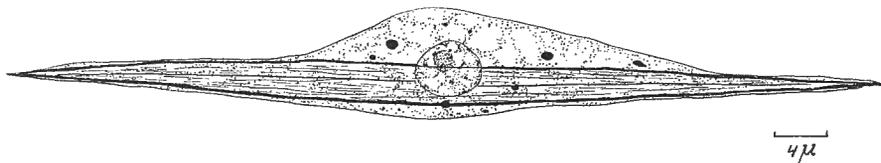


FIG. 11. — Scléroblaste de *Spongilla lacustris* : la cellule s'étale jusqu'aux extrémités du spicule.

d) Spongoblastes.

LOISEL a étudié la sécrétion de la spongine dans les Éponges. Elle prend naissance dans les cellules sphéruleuses sous forme de bâtonnets apparaissant près du noyau, puis repoussant celui-ci à la périphérie; les spongoblastes s'alignent, les bâtonnets constituent une fibre continue et les cellules disparaissent ou constituent, d'après MINCHIN, les éléments étoilés de la couche squelettogène. Nos techniques ne nous ont pas permis de voir des processus semblables chez *Spongilla* ou *Ephydatia*.

B. — CELLULES ANUCLEOLEES OU POURVUES D'UN PETIT NUCLEOLE

a) Pinacocytes et Collencytes.

Les *Pinacocytes* constituent la couche dermale externe et le revêtement des canaux. DEL RIO HORTEGA et FERRER (5) ont classé ces cellules en deux groupes : les *Exopinacocytes* et les *Endopinacocytes*. D'après TUZET, chez *Reniera*, les *Exopinacocytes* sont des cellules aplaties présentant des prolongements vers l'intérieur de l'Éponge; le noyau est ovoïde, dépourvu de nucléole et renferme de la chromatine dispersée en blocs irréguliers. L'aspect de ce noyau varie d'une espèce à l'autre : chez les *Tétractinelles* (SOLLAS) il est grand et sphérique ou légèrement aplati; chez *Ficulina* (FAURE-FREMIET) il est petit et entouré d'une zone de protoplasme granuleux. Les *Endopinacocytes* de *Reniera* seraient nettement distincts des *Exopinacocytes* par la taille plus réduite, la forme plus allongée, sans prolongements, et la présence d'un nucléole.

FAURE-FREMIET les appelle *Cellules mésothéliales* : ce sont des éléments plats, à contours foliacés; le cytoplasme, clair, présente quelques granulations distribuées autour du noyau. Celui-ci, anucléolé, renferme de la chromatine dispersée en petits blocs.

Les Pinacocytes peuvent se différencier en *Myocytes* (SOLLAS) correspondant aux « *Contractile fibre cells* » de SCHULZE : ce sont des éléments fusiformes situés sous l'épithélium externe et formant des couronnes autour des pores inhalants et exhalants.

Certaines de ces cellules épidermiques ou Pinacocytes se percent d'un pore qui deviendra l'ouverture épidermique ou ostia (BRIEN).

Dans la jeune *Spongilla* issue de la gemmule, les Pinacocytes sont des cellules fusiformes mais non encore complètement aplaties. Le noyau est discoïdal et l'on peut y distinguer un petit nucléole parmi les blocs chromatiniens; le cytoplasme contient des inclusions plus ou moins abondantes semblables à celles des petits Archæocytes.

Dans *Spongilla* et *Ephydatia* adultes, les Pinacocytes sont très aplatissés; ils tapissent des canaux beaucoup plus grands.

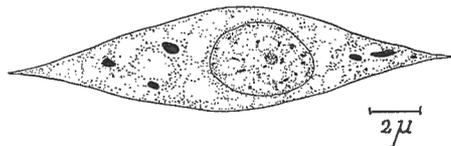


FIG. 12. — Pinacocyte d'une jeune *Spongilla* âgée de cinq jours : le noyau montre un petit nucléole et le cytoplasme renferme quelques inclusions.

La figure 12 représente un Pinacocyte du jeune leucon et dans la figure 8 on peut voir des Pinacocytes de *Spongilla* adulte (*p*).

Le nom de *Collencyte* fut donné par SOLLAS aux cellules conjonctives à noyau sphérique ou ovoïde dépourvu de nucléole. Comme le fait remarquer FAURE-FREMIET, leur aspect est très semblable à celui des Pinacocytes. Nous ne

serions pas en présence de deux espèces cellulaires différentes, mais de deux formes d'une même cellule : les *Collencytes* sont les Pinacocytes internes. Ce sont des cellules étoilées ou allongées à cytoplasme clair, ne renfermant pas d'inclusions (GALTSOFF); d'après TUZET, elles contiennent des granulations très petites et de calibre régulier. Les prolongements cytoplasmiques filamenteux s'insinuent dans tout le parenchyme de l'éponge; ils peuvent même s'anastomoser. Le noyau est sphérique ou ovoïde, sans nucléole (SOLLAS), ou avec un nucléole non constant (TUZET); il renferme des blocs de chromatine de tailles différentes. Dérivés des *Collencytes*, SOLLAS distingue : 1° des *Desmacytes* bipolaires qui réunissent les spicules et donnent l'aspect fibreux au cortex; 2° des *Cystencytes* étoilés prenant une structure vésiculaire.

Chez la jeune *Spongilla*, les *Collencytes* sont des cellules étoilées et réunies entre elles par leurs prolongements. Le cytoplasme vacuolaire entoure le noyau et s'étale en pseudopodes très fins, les inclusions sont rares. Le noyau ovoïde est particulièrement grand, sensiblement de même taille que celui des Archæocytes, mais son aspect est différent. La chromatine est dispersée en granules fins et réguliers; il renferme un petit nucléole mis en évidence par la technique de MALLORY. Dans la figure 13, représentant un *Collencyte* de jeune leucon, on remarque l'aspect ponctué du noyau, et dans le cytoplasme s'étirant en pseudopodes fins, se distinguent quelques inclusions. Dans la *Spongilla* adulte, les *Collencytes* ont le même aspect; la zone cytoplasmique entourant le

noyau semble encore plus réduite (fig. 8c). Chez Ephydatia le noyau a le même aspect, mais il est relativement plus petit.

b) Choanocytes.

Ces cellules à collerettes ont été décrites maintes fois, de même que les corbeilles vibratiles qu'elles constituent. Notons toutefois que l'emplacement du noyau dans la cellule est différent suivant les espèces d'éponges : il est apical chez *Halichondria* et basal chez *Spongilla* (MINCHIN) et chez *Reniera* (TUZET). Le noyau ne possède pas de nucléole; la chromatine est réticulée (MINCHIN) et forme une couronne superficielle (TUZET). Le cytoplasme est clair, il ne renferme presque pas d'inclusions. A la base du fouet existe un appareil parabasal (DUBOSQ et TUZET, 6). HIRSCHLER a trouvé cet appareil chez les *Spongilles*; il correspond au corps apical de VOLKONSKY (28) et à l'appareil parabasal décrit par DE SAEDELEER (22) chez les *Choanoflagellates*. FAURE-

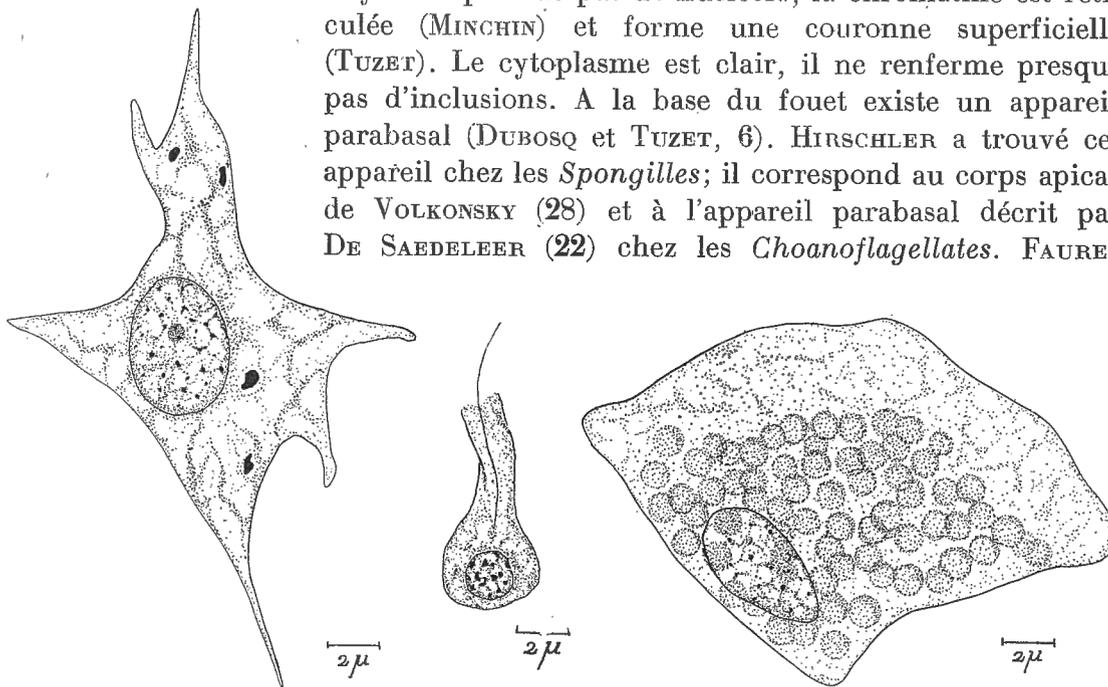


FIG. 13.

FIG. 14.

FIG. 15.

FIG. 13. — Collencyte de *Spongilla lacustris*: la cellule est fortement amiboïde et le noyau volumineux.

FIG. 14. — Choanocyte d'*Ephydatia fluviatilis*: le noyau basal renferme de gros blocs chromatiniens; la collerette est légèrement tordue par la fixation.

FIG. 15. — Cellule éosinophile de *Spongilla lacustris*: les inclusions de taille uniforme occupent le centre de la cellule; le noyau a l'aspect ponctué.

FREMIET et DEL RIO HORTEGA voient à la base du fouet une plage de cytoplasme fortement colorable. BRIEN a décrit la formation des Choanocytes à partir des Archæocytes initiaux et leur disposition en corbeilles vibratiles dans les leucons issus de gemmules. Dans la jeune éponge de cinq jours, il existe des corbeilles vibratiles parfaitement formées. Les *Choanocytes* sont les plus petites cellules de l'éponge : ils mesurent de 4 à 5 μ ; le noyau se trouve à la base de la cellule, il ne renferme pas de nucléole et la chromatine est répartie en grains irréguliers assez volumineux. Le noyau des Choanocytes est petit, mais il renferme relative-

ment plus d'acide thymonucléinique que celui des autres éléments cellulaires de l'éponge. Le cytoplasme clair peut encore présenter quelques inclusions.

Chez *Spongilla* et *Ephydatia* adultes, les corbeilles sont plus grandes et plus nombreuses; elles sont constituées entièrement par de petits Choanocytes semblables à ceux de la jeune *Spongilla*. La figure 14 représente un Choanocyte d'*Ephydatia*; le fouet prend naissance non loin du noyau, dans une zone de cytoplasme plus colorable. La coupe représentée par la figure 8 renferme une corbeille vibratile de *Spongilla lacustris* adulte (c. v.).

c) Cellules éosinophiles et fuchsinophiles.

Les cellules fuchsinophiles décrites par FAURE-FREMIET chez *Ficulina ficus* sont des éléments allongés avec pseudopodes grêles; ils renferment des granulations de taille égale et fortement colorables par la fuchsine acide. Le noyau est irrégulier, clair, anucléolé. Ces cellules n'ont pas de rôle macrophage et sont continuellement en mouvement dans le parenchyme; elles dérivent des Archæocytes et l'on peut observer des formes intermédiaires.

Comme le fait remarquer FAURE-FREMIET, on peut rapprocher ces cellules des *Desmacytes* de GALTSOFF, des *Cellules rhabdifères* de WILSON (32-33) et des *Gray-cells* de WILSON et PENNEY, sans pouvoir toutefois les homologuer totalement à l'une ou à l'autre de ces cellules. FIEDLER décrit chez *Spongilla* des cellules renfermant des granulations sphéroïdales colorables par l'éosine et le bleu de Lyon; ces éléments sont amiboïdes, les prolongements ne renferment pas de granulations. Ces cellules sont allongées dans les espaces étroits et surtout près des surfaces libres, elles serviraient à capter et à digérer les aliments.

Dans le parenchyme de *Spongilla* adulte nous avons trouvé deux espèces de cellules contenant des granulations de forme et de colorabilité identiques : les *Cellules éosinophiles* et les *Cellules fuchsinophiles*. Les premières sont grandes, amiboïdes, aplaties; le noyau, dépourvu de nucléole, renferme de la chromatine granuleuse. Les inclusions, relativement volumineuses, entourent le noyau; la région périphérique de la cellule en est dépourvue. Elles se colorent faiblement par l'éosine et le bleu de méthyle. Nous croyons pouvoir rapprocher ces éléments des cellules décrites par FIEDLER et des *Gray-cells* de WILSON et PENNEY. Ces éléments doivent dériver de Collencytes; ils en ont l'allure et le noyau. La figure 15 représente une de ces cellules éosinophiles vue de face; les inclusions sphéroïdales ont toutes le même volume et le noyau a l'aspect ponctué.

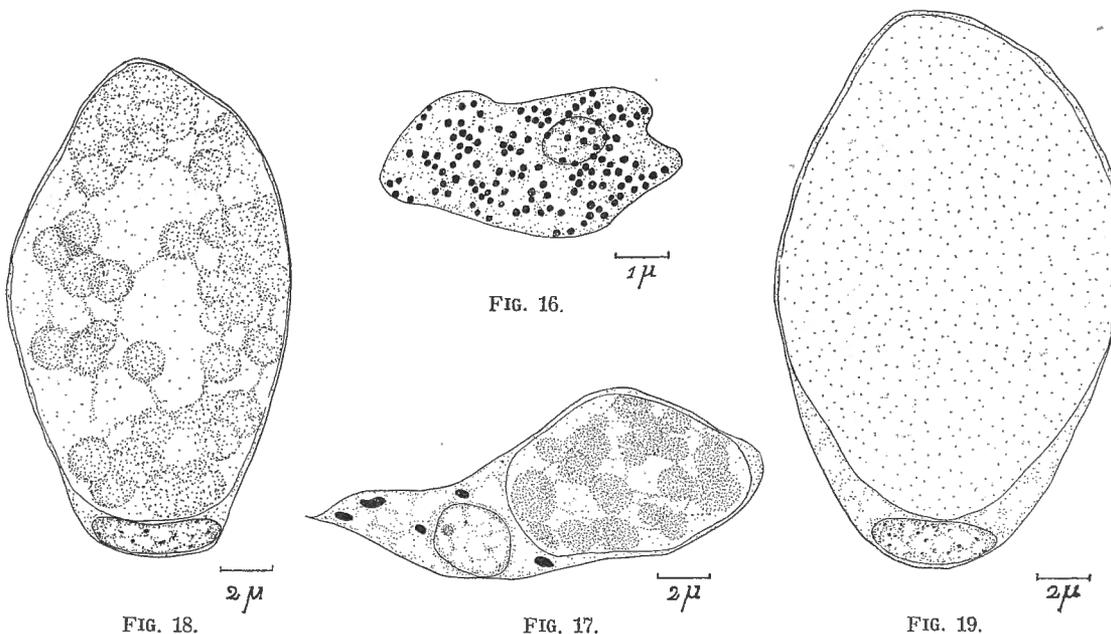
Les cellules fuchsinophiles de la seconde catégorie ont été décelées à l'aide de la technique de MALLORY. Ce sont de petits éléments amiboïdes bourrés d'inclusions sphéroïdales identiques et colorées fortement par la fuchsine acide. Le noyau irrégulier est caché en grande partie par les inclusions cytoplasmiques denses, il ne renferme pas de nucléole. Dans la figure 16 nous avons intensifié la limite du noyau, pour que l'on puisse se rendre compte plus facilement des

proportions des différents éléments cellulaires. On peut encore voir une de ces cellules fuchsinophiles dans la figure 8 (c. f.). Ephydatia possède également des cellules éosinophiles, mais nous n'avons pu déceler d'éléments fuchsinophiles.

d) Cellules granuleuses.

TUZET décrit sous ce nom des éléments voisins des cellules fuchsinophiles, mais elle sont bourrées d'inclusions plus grosses et le noyau est refoulé à la périphérie. PRENANT retrouve des cellules semblables dans les Éponges calcaires.

Dans la jeune *Spongilla*, possédant des corbeilles vibratiles bien formées, nous trouvons des cellules ayant la forme de Pinacocytes et provenant proba-



- FIG. 16. — Cellule fuchsinophile de *Spongilla lacustris*: les inclusions sont punctiformes.
 FIG. 17. — Cystocytes d'une jeune *Spongilla* âgée de cinq jours: c'est un pinacocyte présentant une grande vacuole qui renferme des grains d'excrétion.
 FIG. 18. — Cellule granuleuse excrétrice de *Spongilla lacustris*: le noyau discoïdal est rejeté à la périphérie; la vacuole est très volumineuse.
 FIG. 19. — Cellule globifère de *Spongilla lacustris* adulte: la grande vacuole pointillée renferme une substance amorphe.

blement de ceux-ci. Mais au sein du cytoplasme existe, outre les inclusions normales des Pinacocytes, une grande vacuole renfermant des granulations de taille différente et disposées en réseau. Ces cellules sont rares; elles se trouvent surtout près des canaux et de la couche externe de l'éponge. Nous pensons que ces inclusions sont des produits d'excrétion qui sont éliminés dans les canaux par la rupture de la vacuole qui les renferme. Ceci est confirmé par le fait qu'on ne les trouve que dans des éponges complètement constituées, possédant le système des canaux, des corbeilles vibratiles et l'oscule, c'est-à-dire

capables de se nourrir. Un de ces éléments est représenté dans la figure 17; cette cellule a encore l'aspect du Pinacocyte de la figure 12. Nous avons retrouvé ces cellules dans *Spongilla* adulte; elles sont très grandes sphériques ou ovoïdes. La vacuole, fortement dilatée, a repoussé le cytoplasme et le noyau vers la périphérie. Les granulations sont de taille égale dans une même cellule, mais elles varient d'une cellule à l'autre; elles sont disposées en réseau et se colorent fortement par l'éosine. Le noyau dépourvu de nucléole est discoïdal. Ces cellules peuvent atteindre 20 μ de diamètre : elles ont l'aspect représenté par la figure 18.

e) Cellules vacuolaires.

KELLER observe à la surface des éponges des processus vacuolaires dans des cellules dérivées de Trophocytes. WELTNER, FIEDLER et LIEBERKUHN (13) décrivent des cellules renfermant un liquide; WELTNER les appelle *Cystencytes* et distingue un nucléole dans le noyau. WILSON et PENNEY les appelle *Globiferous cells*; le noyau, anucléolé, est repoussé vers la périphérie. La nature du liquide renfermé dans ces vacuoles n'est pas encore définitivement établie : ce serait de l'amidon d'après KELLER, des substances amyloïdes (GANIN, LANKESTER) ou albuminoïdes (TUZET).

Dans les leucons de *Spongilla*, certains Archæocytes typiques à noyau nucléolé renferment plusieurs grandes vacuoles remplies d'un liquide se colorant fortement par l'éosine si l'on applique la technique de MANN : ce sont des *Cystencytes*.

Dans les *Spongilla* adultes nous ne retrouvons plus ces éléments, mais bien les *Cellules globifères* de WILSON et PENNEY. Ce sont de grands éléments sphériques renfermant une énorme vacuole pleine d'un liquide amyloïde éosinophile. Le noyau est repoussé à la périphérie et le cytoplasme est réduit à une plage restreinte entourant le noyau et à un film bordant la vacuole. Le noyau a la forme d'un disque circulaire et plat, sans nucléole et à chromatine réticulaire; son aspect est voisin de celui des Collencytes. Les *Cystencytes* de l'éponge jeune proviendraient donc directement des Archæocytes et les *Cellules globifères* de l'éponge adulte dériveraient des Collencytes.

Si l'on compare les *Cellules globifères* aux cellules granuleuses excrétrices décrites dans le chapitre précédent, il nous paraît probable qu'il s'agisse encore une fois de deux stades d'une même espèce cellulaire; nous pourrions résoudre cette question en étudiant les réactions histochimiques.

Dans la figure 19, montrant une *Cellule globifère* de *Spongilla*, le pointillé régulier représente la substance amorphe remplissant la grande vacuole. Ces cellules globifères, qui n'existent pas dans le jeune leucon et ne sont pas très abondantes dans *Spongilla* adulte, se retrouvent en grand nombre dans l'espèce *Ephydatia* jeune et adulte.

Des processus vacuolaires accompagnent l'élaboration des produits sexuels; nous envisagerons ces phénomènes dans un prochain travail.

CONCLUSIONS

La jeune *Spongilla* issue de la gemmule après cinq jours de germination à 23° renferme les éléments suivants :

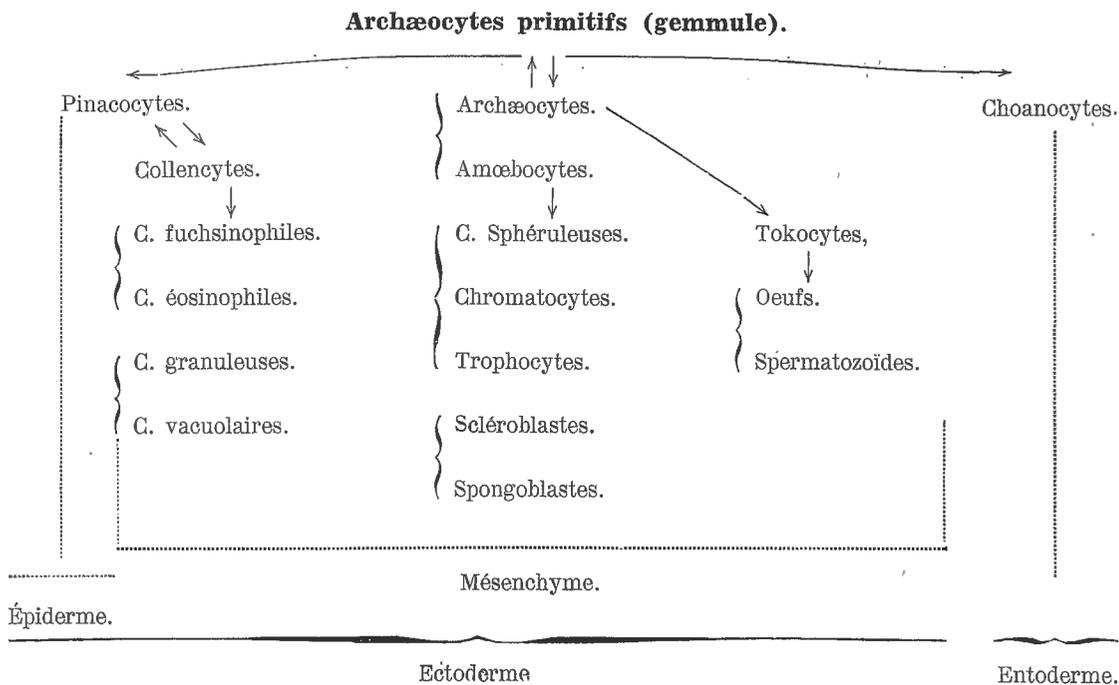
1° Des cellules nucléolées comprenant les Archæocytes, les Amœbocytes et les Scléroblastes;

2° Des cellules anucléolées ou pourvues d'un petit nucléole : ce sont les Pinacocytes, les Collencytes, les Choanocytes et les Cellules excrétrices.

Le parenchyme de *Spongilla adulte* se compose d'Archæocytes, de Tokocytes, d'Amœbocytes, de Cellules sphéruleuses, de Chromatocytes, de Trophocytes, de Scléroblastes, de Spongoblastes, d'une part; de Pinacocytes, de Collencytes, de Cellules fuchsinophiles et éosinophiles, de Cellules granuleuses excrétrices et de Cellules vacuolaires, d'autre part.

Ephydatia renferme à peu près les mêmes éléments cellulaires; chez cette espèce il n'existe pas de Chromatocytes ni de Cellules fuchsinophiles; l'absence de cellules granuleuses est largement compensée par l'abondance d'éléments vacuolaires.

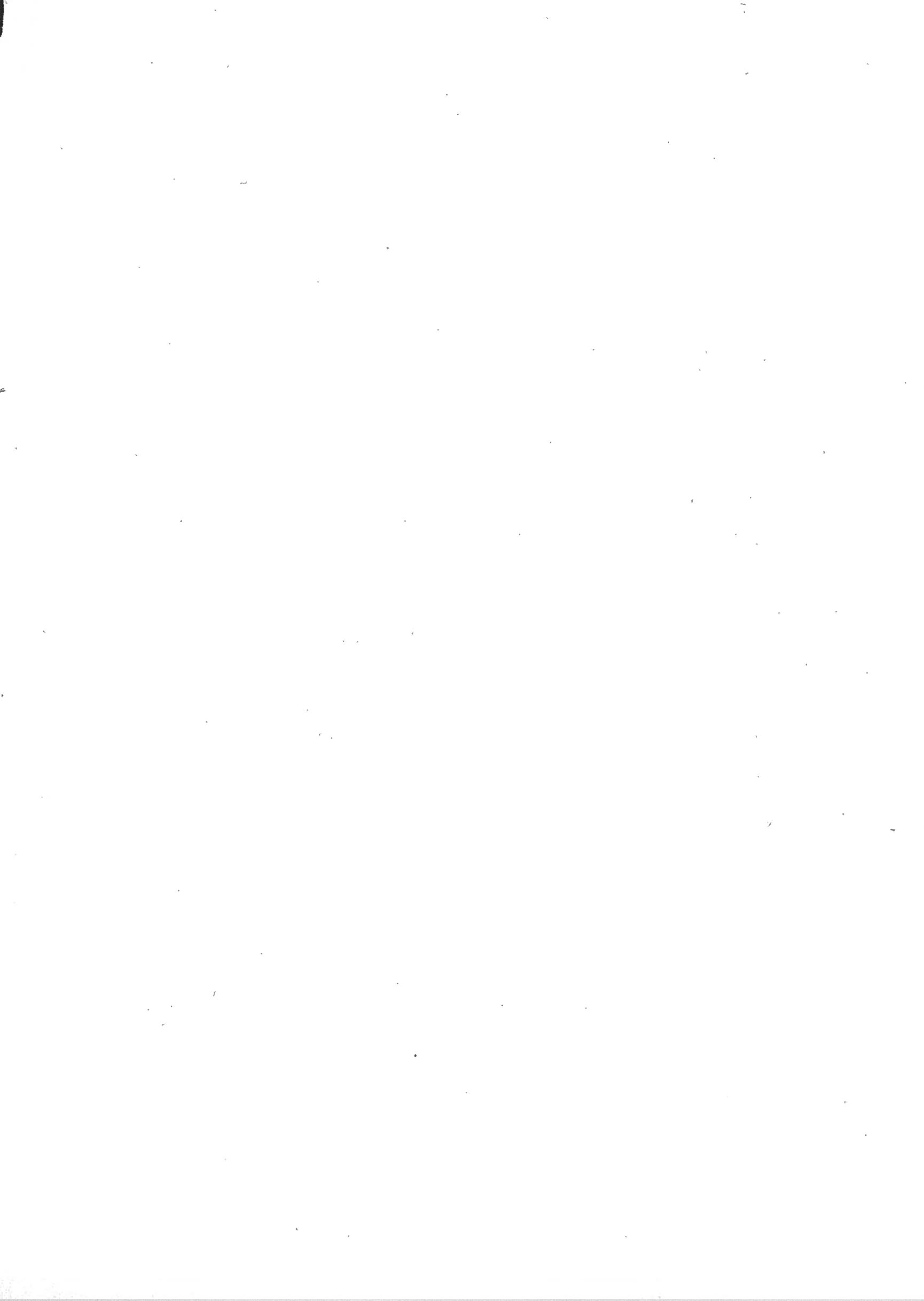
En résumé, les éléments cellulaires des Spongilles peuvent se répartir en divers groupes que résume le tableau suivant :



BIBLIOGRAPHIE

1. BRIEN, P. (1932), Contribution à l'étude de la régénération naturelle chez les *Spongillidae*. (*Arch. Zool. Exp.* t. 74.)
2. CASTRO RODRIGUEZ (1930), De la symbiose entre *Spongilla lacustris* et les Zoochlorelles. (*Ann. Soc. roy. Zool. Belg.*, t. LXI.)
3. COTTE (1903), Contribution à l'étude de la nutrition chez les Spongiaires. (*Bull. Biol. France et Belgique*, t. XXXVIII.)
4. DELAGÈ, Y. (1892), Embryogénie des éponges. Développement postlarvaire des éponges siliceuses. (*Arch. Zool. Exp.*, série 2, t. 10.)
5. DEL RIO HORTEGA et FERRER (1917), Contribucion al cono-cinuento histologico de las esponjas. (*Bul. Réal. Soc. de Esp. Hist. Nat.*, vol. 17.)
6. DUBOSCQ et TUZET (1934), Sur le parabasal ou corps de Golgi des Éponges calcaires. (*Arch. Zool. Exp.*, t. 76.)
7. FAURE-FREMIET, M. (1931), Étude histologique de *Ficulina ficus*. (*Arch. Anat. Microsc.*, t. 27.)
8. FIEDLER, K. (1887), Ueber die Entwicklung der Geschlechtsprodukte bei *Spongilla*. (*Zool. Anz.*, 10. Jahrg. 266.)
9. GALTSOFF, P. (1925), Regeneration after dissociation. Histogenesis of *microciona prolifera*. (*Journ. Exp. Zool.*, t. 42.)
10. GOETTE (1886), Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte von *Spongilla fluviatilis*. (*Abd. zur Entw. d. Tiere*, H. 3. Hamburg und Leizig.)
11. KELLER (1876), Ueber den Bau von *Reniera semitubulosa*. (*Zeit. Wiss. Zool.*, Bd. 30.)
12. LAMEERE, A. (1930), Précis de Zoologie. (*Spongiaires*, t. I.)
13. LIEBERKUHN (1856), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Spongillen. (*Müller's Arch. Anat. und Physiol.*)
14. LOISEL (1898), Contribution à l'histophysiologie des Éponges. (*Journ. Anat. et Physiol.*, t. 34.)
15. MEEWIS, H. (1934), Éléments régénérateurs dans le bourgeonnement pygidial et dans la zone de scissiparité chez *Chaetogaster diaphanus*. (*Ann. Soc. roy. Zool. Belg.*, t. LXV.)
16. — (1935), Contribution à l'histogénèse de *Spongilla lacustris*. (*C. R. du 11^e Congrès Nat. Sc. Bruxelles.*)
17. METSCHNIKOFF (1879), Spongiologische Studien. Ueber die Nahrungsaufnahme bei Spongien. (*Zeit. Wiss. Zool.*, Bd. 32.)
18. MINCHIN (1900), The porifera in (*Lankester Treatise Zoology*. London.)
19. MÜLLER (1911), Das Regenerationsvermögen der Süßwasserschwämme ins besondere Untersuchungen über die bei ihren verkommene Regeneration nach Dissociation und Reunion. (*Arch. für Entwickl.*, Bd. 32.)
20. — (1911), Reduktion Erscheinungen bei Süßwasserschwämmen. (*Arch. für Entwickl.*, Bd. 32.)
21. PASTEELS et LÉONARD (1935), Sur la détection du glycogène dans les coupes histologiques. (*Bull. Hist. Appl.*, t. XII.)

22. SAEDELEER, H. DE (1930), L'appareil parabasal des Craspédomonadines et des choanocytes d'éponges. (*C. R. Soc. Biol.*, t. CIII.)
 23. SCHULZE (1885), Ueber das Verhältniss der Spongien zur den Choanoflagellaten. (*Sitz. d. Akad. Berlin.*)
 24. SOLLAS, W. J. (1888), Report on the *Tetractinellidae*. (*In Challenger Reports*, n° 35.)
 25. TOPSENT (1898), Sur la digestion chez les Éponges. (*Arch. Zool. Exp.*, série 3, t. 6.)
 26. — (1900), Étude monographique des Spongiaires de France. III. Monaxonides. (*Arch. Zool. Exp.*, série 3, t. 8.)
 27. TUZET, O. (1931), L'appareil parabasal et les dictyosomes chez *Reniera simulans* Johnston et *Hymenacidon sanguinea* Grant. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, 192.)
 28. VOLKONSKY, M. (1929), Les choanocytes des éponges calcaires. Le corps apical organite cellulaire nouveau (*C. R. Soc. Biol.*, t. CII.)
 29. WELTNER (1907), Zur Biologie von *Ephydatia fluviatilis* und die Bedeutung der Amœbocyte für die Spongilliden. (*Arch. für Naturgesch.*, Bd. 73.)
 30. WIERZEJSKI (1886), Le développement des gemmules d'éponges d'eau douce d'Europe. (*Arch. Slaves de Biol.*)
 31. — (1915), Beobachtungen über die Entwicklung der Gemmule der Spongilliden und der Schwamma aus der Gemmulae. (*Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie*, n° 3, Bd. 4-5.)
 32. WILSON (1910), A study of some epitheloid membranes in monaxonid Sponges. (*Journ. Exp. Zool.*, vol. 9.)
 33. — (1925), Studies on dissociated sponge Cells. (*Carne Inst. Year Book*, n° 24.)
 34. WILSON et PENNEY, The Regeneration of Sponges (Microciona) from dissociated cells. (*Journ. of Exp. Zool.*, vol. 56.)
 35. ZYKOFF, W. (1892), Entwicklungsgeschichte von *Ephydatia mülleri* aus den Gemmulae. (*Bull. Soc. Imp. Natur. Moskow.*, vol. 1 et 2.)
-



**ATROPHIE DES GLANDES GENITALES DE LA TURRITELLE
SOUS L'INFLUENCE
DU PARASITISME PAR LES SPOROCYSTES D'UN TREMATODE**

PAR

Charles PÉREZ (Paris).

La *Turritella communis* Risso est assez fréquemment parasitée, dans la région de Roscoff, par les sporocystes d'un Trématode digénique, à cercaire hyménocerque. J'ai signalé sommairement ce parasite (1924) sous le nom de *Cercaria rhodometopa*. Horace W. STUNKARD l'a étudié plus en détail (1932) à l'occasion d'un séjour à Roscoff et fait connaître en particulier la topographie très compliquée de son système excréteur.

Dans la baie de Morlaix, le parasite a été rencontré 24 fois sur un total de 646 Turritelles examinées, soit 1 fois sur 27 individus ou 3,71 pour cent.

Le sexe des individus indemnes se distingue à première vue : les femelles arrivées à la maturité génitale ont le tortillon rosé, couleur du vitellus des œufs; les mâles ont le tortillon brun jaunâtre, couleur du pigment de la paroi testiculaire. Dans la variété *nivea*, où la coquille est blanche, les teintes des glandes génitales sont un peu plus claires.

L'infestation n'a jamais été observée jusqu'ici que sur des Turritelles adultes et les exemplaires envahis se reconnaissent immédiatement à la couleur orangé vif de leur tortillon : cette coloration est due à des granulations pigmentaires de la paroi du sporocyste. Les cercaires elles-mêmes sont incolores, à part leur région frontale, teintée d'un rose diffus.

Les deux sexes du Mollusque sont susceptibles d'héberger le parasite et, sans doute suivant l'ancienneté de l'infestation, ils présentent d'une manière comparable divers degrés d'atrophie de leur glande génitale, pouvant aller jusqu'à une castration assez complète pour qu'il devienne difficile de diagnostiquer le sexe, même sur coupes histologiques, examinées à un fort grossissement.

Une étude cytologique complète dépasserait les limites possibles du présent travail. Je me bornerai à des indications d'ensemble et à des figures sommaires.

Je commencerai par rappeler, comme terme de comparaison, que chez les adultes indemnes la glande génitale occupe à elle seule le sommet du tortillon et que, surtout chez les femelles, elle le remplit tout entier par l'accumulation de ses acini globuleux, réduisant le tissu conjonctif banal à quelques inter-

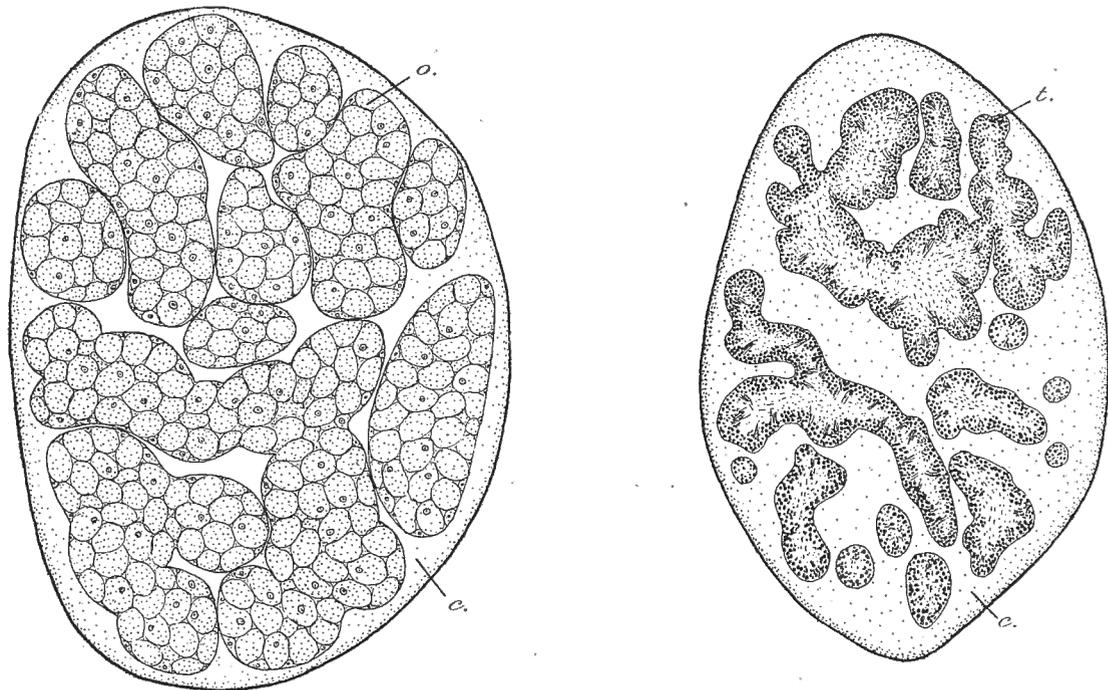


FIG. 1. — Coupe transversale du tortillon d'une Turritelle femelle indemne. $\times 50$.
c, tissu conjonctif; o, ovaire.

FIG. 2. — Coupe transversale du tortillon d'une Turritelle mâle indemne. $\times 50$.
c, tissu conjonctif; t, testicule.

stices étoilés (fig. 1). Chez les mâles, le tissu conjonctif interposé est notablement plus étendu (fig. 2); les acini testiculaires sont de forme plus tubulaire; leur manchon périphérique, constitué par la nappe des cellules germinales et les divers stades de la spermatogénèse, réserve une lumière axiale, correspondant environ au tiers de leur calibre et par où s'évacuent les spermatozoïdes achevés.

Lorsqu'on s'éloigne du sommet du tortillon vers des régions plus proximales, on rencontre du côté de la columelle les diverticules du foie (fig. 3); les acini génitaux n'occupent que la périphérie extérieure des tours de spire, les parties centrales étant parcourues par les voies collectrices. Chez le mâle, en particulier, des espaces déférents volumineux sont gorgés de sperme mûr qui s'écoule abondamment à la moindre ponction.

J'examinerai séparément dans les deux sexes l'état de la glande génitale chez les individus parasités. Pour simplifier l'exécution des figures, le contour extérieur des sporocystes a seul été représenté; les parasites, dont le volume relatif seul importe, apparaissent ainsi conventionnellement comme des lacunes des préparations.

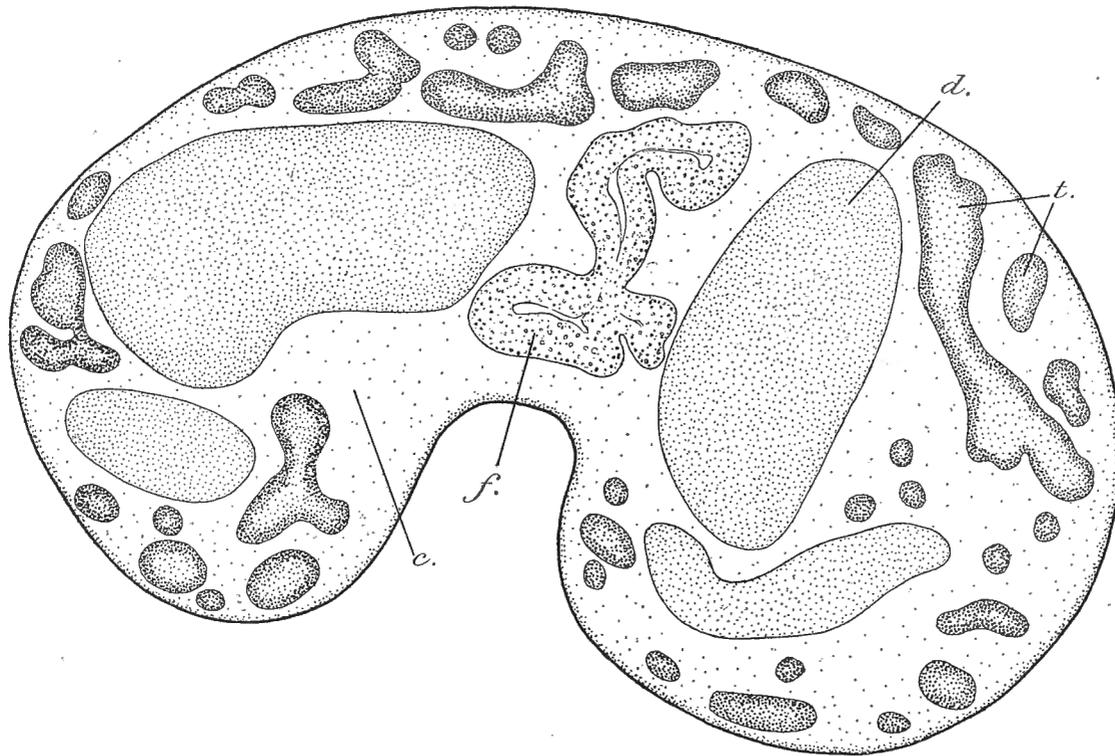


FIG. 3. — Coupe oblique et plus proximale du tortillon d'une Turritelle mâle indemne. $\times 60$.
d, voies déférentes; f, foie.

La figure 4 est relative à un mâle dont l'infestation paraît assez récente, ainsi qu'il résulte à la fois du volume assez réduit occupé dans le tortillon par les sporocystes et de l'état évolutif de ces derniers : on n'y voit, en effet, que des massifs en segmentation et dans aucun d'eux l'organogénèse conduisant aux cercaires n'a encore commencé. Le testicule a un aspect absolument normal; toutes les phases de la spermatogénèse s'y montrent actives et une masse spermatique abondante distend les voies déférentes.

La figure 5 est empruntée, au contraire, à un mâle déjà largement envahi par des sporocystes bourrés de cercaires. Les acini testiculaires y sont encore bien visibles, mais la spermatogénèse y est beaucoup moins active. La couche marginale, formée par les gonies et par les diverses étapes de la spermiogénèse, se réduit à une épaisseur minime, immédiatement contiguë à la paroi limite externe de la glande. Manifestement, l'assise germinative se dégarnit progressivement par la chute des derniers éléments achevés et cesse de se reconstituer

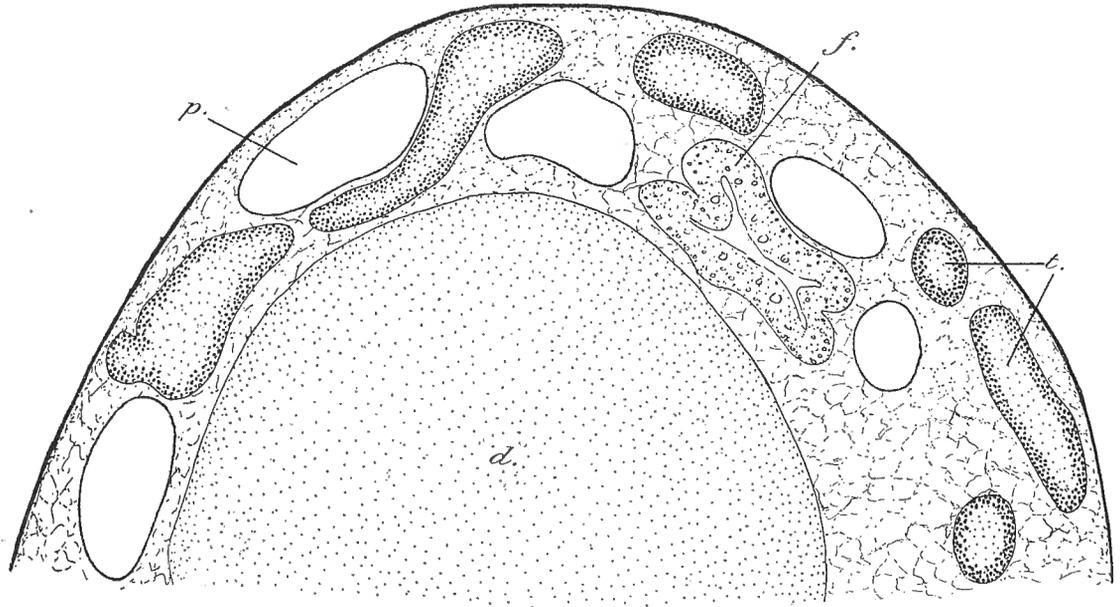


FIG. 4. — Portion de la coupe du tortillon dans une Turritelle mâle au début de l'infestation. $\times 60$. — *p.*, parasites = sporocystes.

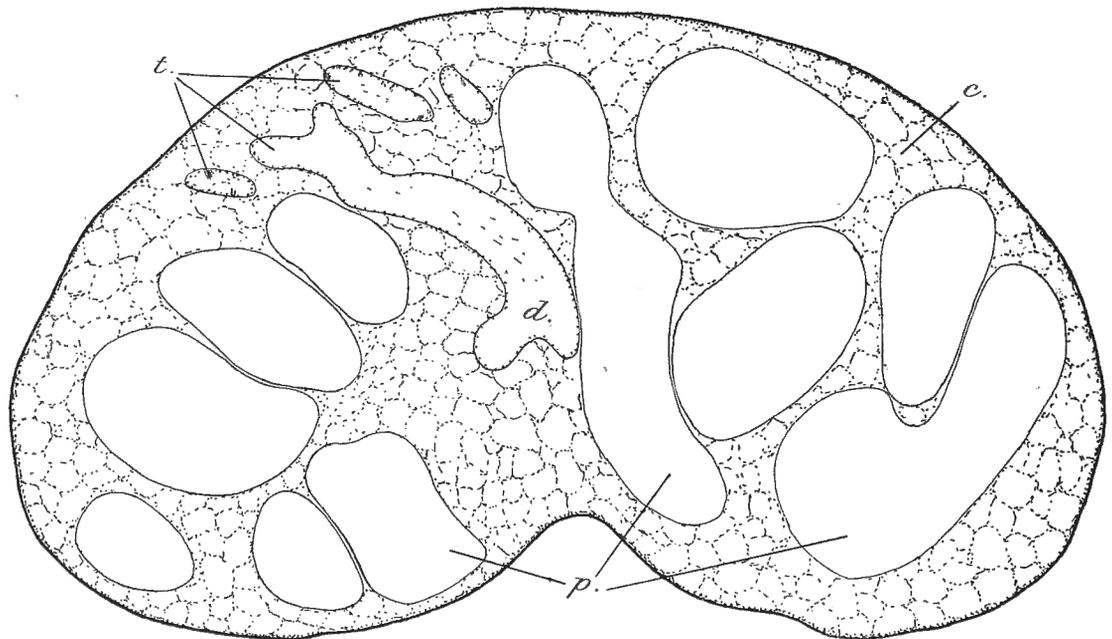


FIG. 5. — Coupe oblique du tortillon dans une Turritelle mâle fortement infestée. $\times 60$.
Mêmes lettres que précédemment.

par une nouvelle prolifération de gonies. Les lumières des acini et des voies déférentes sont presque complètement vidées et l'on n'y rencontre plus que de rares spermatozoïdes.

Enfin, la figure 6 représente une coupe pratiquée à travers le tortillon d'un individu infesté au maximum. Les sporocystes bourrés de cercaires sont tassés les uns contre les autres et leurs interstices uniquement occupés par le tissu conjonctif banal, où l'on ne retrouve aucune trace de la glande génitale; il est évidemment impossible de diagnostiquer, d'après de pareilles coupes, le sexe primitif de l'individu. Peut-être les acini testiculaires régressés se rétractent-ils de plus en plus vers les voies déférentes sur lesquelles ils sont implantés, pro-

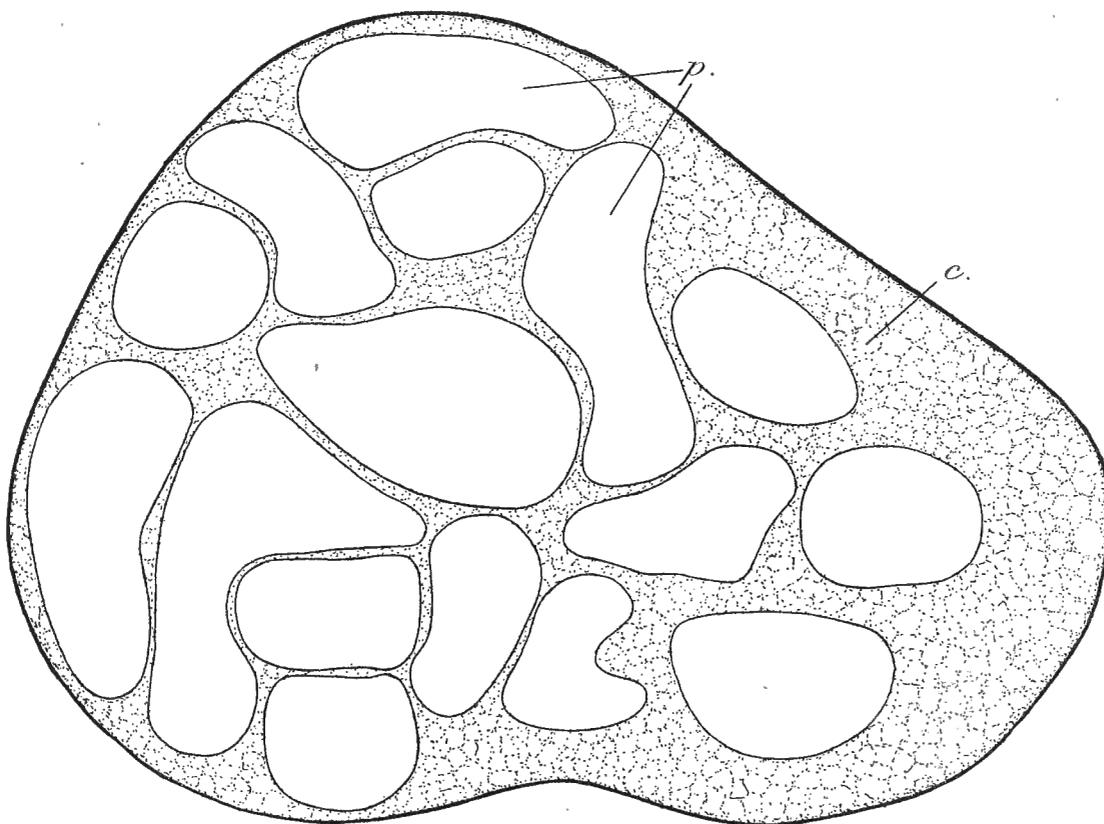


FIG. 6. — Coupe transversale d'une Turritelle très fortement infestée. $\times 60$.
La glande génitale, atrophiée au maximum, a complètement disparu du tortillon.

cessus inverse de celui par lequel la glande s'est développée chez les jeunes individus arrivant à la maturité génitale.

Des phénomènes tout analogues s'observent dans le sexe femelle. On rencontre des Turritelles très peu infestées, soit que leur contamination soit récente, soit que la multiplication numérique des sporocystes ait été limitée; la surface de leur tortillon apparaît comme une mosaïque irrégulière de plages roses ou

orangées, où affleurent respectivement des acini ovariens turgescents ou des parasites.

La figure 7 représente une coupe d'un de ces individus; l'ovaire est tout à fait normal; l'épithélium germinatif montre toutes les étapes de la croissance

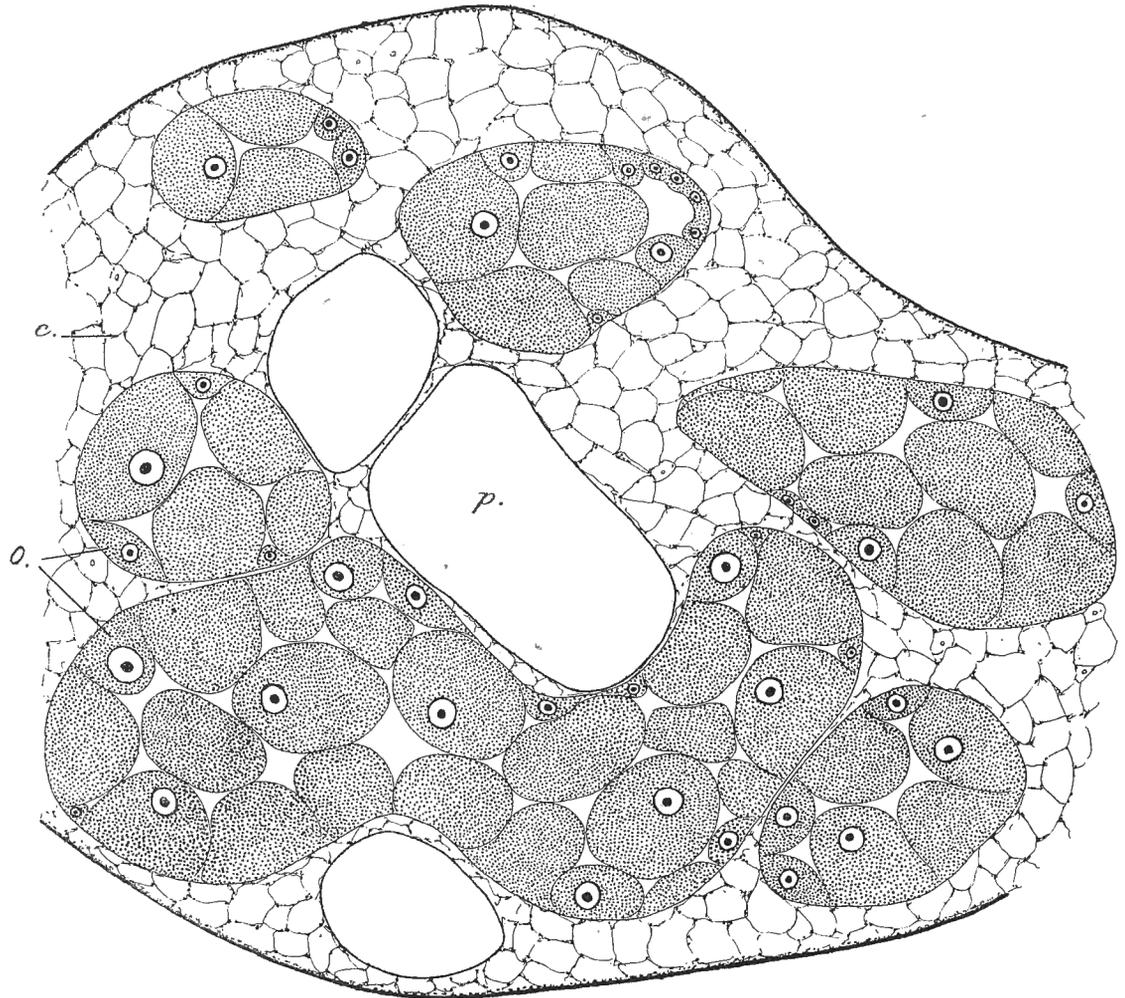


FIG. 7. — Coupe du tortillon dans une Turrillie femelle faiblement envahie. $\times 90$.
o, ovaire normal.

des oocytes, et les plus volumineux, bourrés de grains vitellins, atteignent leur taille achevée. Il ne semble pas qu'aucun processus involutif se soit encore installé.

La figure 8 est, au contraire, empruntée à une femelle infestée d'une manière massive. L'ovaire occupe, dans son ensemble, un volume beaucoup plus réduit. Un grand nombre d'acini sont entièrement vides. D'autres contiennent de volumineux oocytes tombés dans leur lumière, mais ces oocytes n'ont cependant pas atteint leur limites de croissance et leur cytoplasme présente



FIG. 8. — Coupe du tortillon d'une Turrítelle femelle largement infestée. $\times 90$.
o, ovaire en régression.

des plages encore sans vitellus ou à vitellus peu abondant. Il semble donc y avoir une chute précoce, dans la cavité de la glande, de nombreux oocytes qui se sont détachés de la paroi avant d'avoir atteint leur plein développement.

Il en résulte que, comme dans le sexe mâle, l'épithélium germinatif se dépouille de ses éléments sexuels déjà différenciés et tend à devenir stérile, son repeuplement en éléments jeunes étant manifestement inhibé. Quand on examine, en effet, à un fort grossissement la paroi des acini, on y observe, suivant les régions, des aspects extrêmement variés : les cellules conjonctives

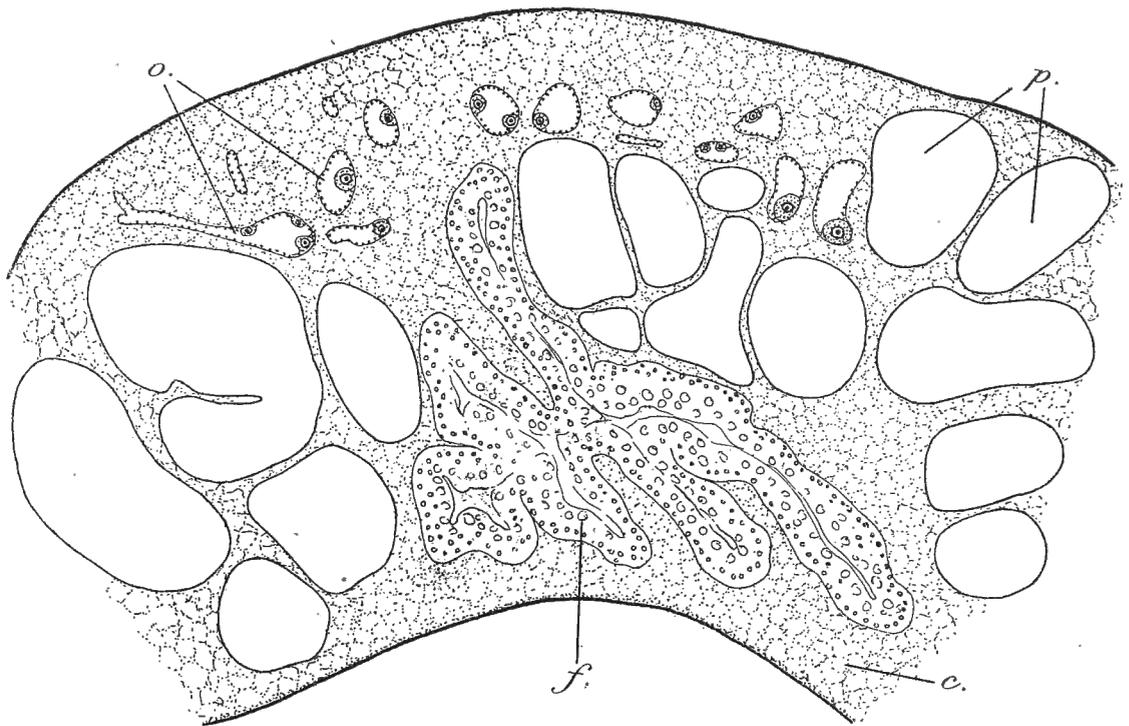


FIG. 9. — Coupe longitudinale du tortillon d'une Turritelle femelle largement infestée. $\times 66$.
o, ovaire en régression.

de signification folliculaire y sont, par exemple, bourrées de tablettes vitellines phagocytées, ou bien elles y présentent ces plaques jaunes d'aspect laqué que j'ai déjà interprétées ailleurs (1930) comme des matières de réserve résultant de la digestion de ce vitellus englobé. On trouve donc la preuve qu'une abondante résorption d'oocytes a eu lieu antérieurement, par les mêmes processus de phagocytose dont l'ovaire est le siège, chez les individus indemnes, à la fin de la saison génitale, mais qui prennent ici, sous l'influence du parasitisme, une importance beaucoup plus grande.

Un état un peu différent est représenté par la figure 9. Les acini ovariens sont de volume très réduit et leur cavité est entièrement vide; par contre,

l'épithélium germinatif est moins régressé et contient un nombre appréciable d'occytes jeunes de tailles diverses.

Enfin, dans les cas extrêmes, toute trace visible de la glande génitale a disparu du tortillan (fig. 6).

Les processus d'atrophie de la glande génitale sont donc équivalents dans les deux sexes et aboutissent pratiquement à la stérilité absolue. Cette stérilité est sans doute définitive; je n'ai du moins jamais rencontré d'indices d'une disparition ultérieure des parasites amenant la guérison des Turritelles infestées.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- PÉREZ, CH., Le complexe éthologique de la Turritelle et du Phascolion strombi. (*Bull. Soc. Zool. France*, t. 49, 1924, pp. 341-343.)
- Processus de résorption dans l'ovaire de la Turritelle (en collaboration avec M^{me} J. KOSTITZINE). (*C. R. Soc. Biologie Paris*, t. 104, 1930, pp. 1270-1272.)
- STUNKARD, HORACE, W., Some larval Trematodes from the coast in the region of Roscoff, Finistère. (*Parasitology*, t. 24, 1932, pp. 321-343.)
-

SUR L'EXISTENCE DE VESTIGES OCULAIRES CHEZ *COECOBARBUS GEERTSI*

PAR

Pol GÉRARD (Bruxelles).

Coecobarbus Geertsi est un Cyprinidé aveugle qui vit dans les cours d'eau souterrains du Bas-Congo (1). Dans son étude sur les poissons aveugles, parue en 1926, PELLEGRIN (2) mentionne qu'il ne possède aucun vestige d'yeux : « ces organes, dit-il, ont complètement disparu, et l'on n'en trouve pas même trace en soulevant la peau ».

Au cours de recherches sur des *Coecobarbus* que nous avons pu recueillir à Thysville (Congo belge) (1) et fixer dans de bonnes conditions, nous sommes arrivé à des conclusions différentes.

A l'examen extérieur, la tête du *Coecobarbus* présente, à l'endroit occupé normalement par l'orbite, une dépression large et peu profonde, recouverte par le tégument. En soulevant celui-ci, on tombe ou sur l'os sous-jacent, ou sur des amas graisseux qui remplissent les cavités osseuses de la face. C'est dans l'une d'elles que les yeux se trouvent profondément enfouis.

Mieux qu'une longue description, l'examen des deux coupes ci-jointes (fig. 1 et 2) permet d'en repérer la situation exacte. L'œil apparaît comme un minuscule granule brunâtre, d'un cinquième de millimètre environ, se détachant nettement sur le fond blanc graisseux, situé en dehors des bandelettes olfactives et plus ventralement qu'elles. Une capsule solide semble l'entourer de toutes parts, d'où partent trois tractus (deux vers l'avant, un vers l'arrière) qui vont s'attacher aux travées osseuses.

Examiné après montage *in toto* (fig. 3), l'œil apparaît comme formé d'une masse centrale pigmentée de contours bosselés, dans laquelle le pigment, assez

(1) Nous saisissons cette occasion pour remercier vivement M. RANDOUR, qui nous a guidé et assisté au cours de la courte exploration que nous avons faite des grottes de Thysville.

irrégulièrement réparti, se condense plus spécialement en un endroit, pour former une tache plus sombre. A quelque distance de cette masse pigmentée se rencontre la coque globuleuse, formée de segments cartilagineux sur lesquels s'insèrent les tractus cités tantôt et qui sont surtout formés de fibres musculaires striées.

Sur coupes sériées (voir fig. 4) on constate que la capsule oculaire n'est pas uniquement formée de cartilage; en certains endroits, elle est fibreuse; en d'autres, osseuse. Elle présente, de plus, un pertuis par lequel fait légèrement saillie la masse pigmentée.

Entre celle-ci et la paroi de la capsule s'étend un espace occupé soit par du

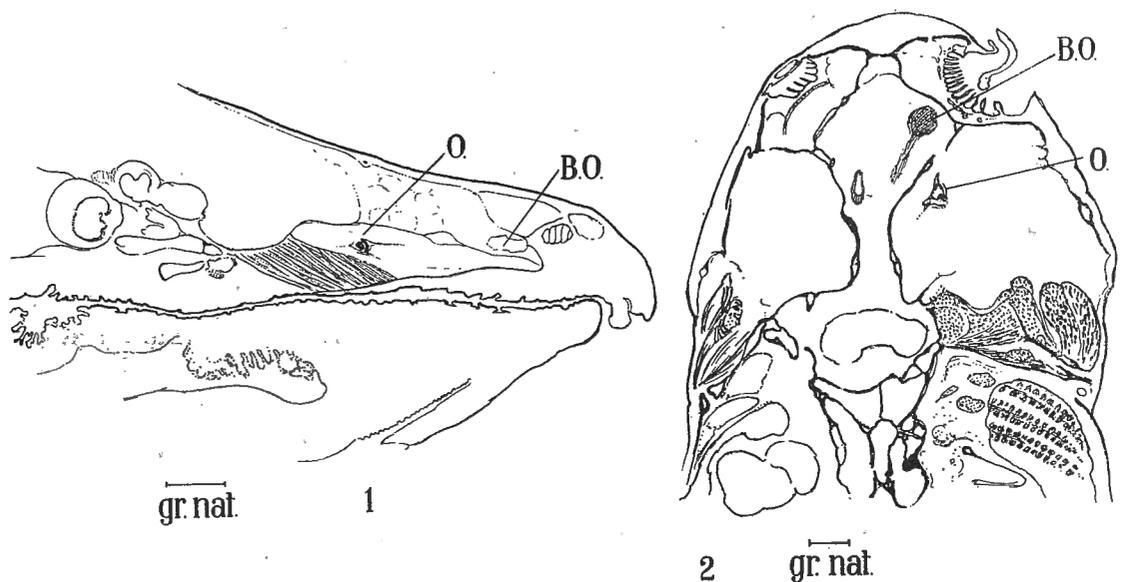


FIG. 1. — Coupe parasagittale de la tête de *Caecobarbus*. — B.O. = bulbe olfactif; O. = œil.

FIG. 2. — Coupe frontale et légèrement oblique de la tête. L'œil n'est intéressé que d'un côté.

tissu conjonctif que traversent différents organes, soit par un très fin réseau non cellulaire, résultant vraisemblablement de la coagulation d'un liquide protidique.

La masse pigmentée présente une cavité centrale : c'est donc une vésicule irrégulière dont la partie peu pigmentée (*Div.*) est réduite à une mince paroi, formée de cellules polygonales disposées en un épithélium qui renferme de nombreux granules arrondis de mélanine.

La partie fortement pigmentée est de composition plus complexe.

Elle apparaît, à la coupe, de forme lenticulaire, venant boucher la fenêtre capsulaire; on lui distingue facilement une face antérieure, plus mince, et une face postérieure, plus épaisse, entourées par une couche pigmentaire commune, de structure semblable à celle que nous venons de décrire plus haut.

Le feuillet qui la tapisse intérieurement est formé, sur la face antérieure, par un épithélium cylindrique simple, régulier, non pigmenté. Sur les bords

de la vésicule, ces cellules s'allongent, perdent leur ordonnance régulière et forment une zone de transition avec la partie postérieure du feuillet, plus épaisse et plus complexe. On distingue à ce niveau, en allant de dehors en dedans, une couche de noyaux assez densément répartis contre le feuillet pigmenté; puis vient une couche grenue, dont l'aspect ne peut mieux se comparer qu'à celui d'une couche plexiforme rétinienne; vers l'intérieur, enfin, une couche unistratifiée de noyaux assez espacés.

De la zone de transition partent des traînées cellulaires qui tapissent de façon discontinue la face profonde de l'épithélium antérieur. La cavité de la vésicule se trouve ainsi réduite à l'état de fente aplatie, assez irrégulière.

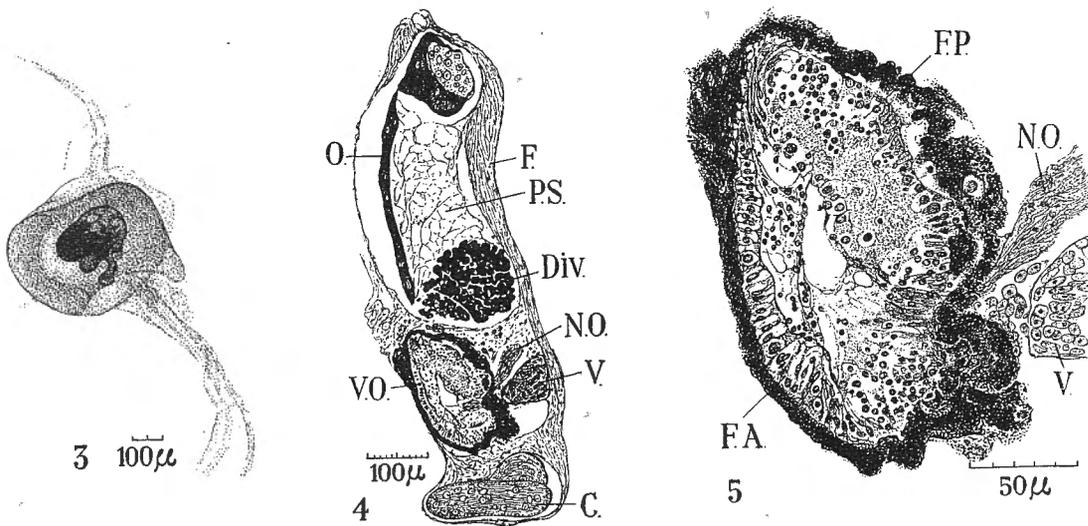


FIG. 3. — Œil détaché et montré *in toto*, montrant la vésicule pigmentée centrale, irrégulière, qui présente une partie beaucoup plus pigmentée. — Autour d'elle, la capsule à laquelle s'attachent les muscles.

FIG. 4. — Coupe à travers l'œil. La capsule est composée de segments cartilagineux (C.), fibreux (F.), et osseux (O.). La vésicule optique (V.O.) semble séparée du reste (Div.) de la vésicule pigmentée. N.O., nerf optique; V., vaisseau représentant vraisemblablement le reliquat de la glande choroïdienne; P.S., poche séreuse.

FIG. 5. — Coupe à plus fort grossissement de la vésicule optique. F.A., son feuillet antérieur; F.P., son feuillet postérieur; N.O., V., cf. figure 4.

La vésicule pigmentée présente donc, en un endroit, tous les caractères d'une vésicule optique atrophique, dans laquelle on reconnaît facilement l'hémisphère antérieur simple du postérieur plus complexe. Chez *Coecobarbus*, cette vésicule est complètement close, et du côté de sa face antérieure on ne trouve pas de traces de cristallin.

Sur la face postérieure s'implante un tractus nerveux, formé de fibres non myélinisées, qui représente un nerf optique fortement atrophié. Près de lui (fig. 4 et 5) s'étend une lacune sanguine, irrégulière, dont l'importance est dis-

proportionnée au volume de la vésicule optique : il s'agit, sans nul doute, d'un vestige de la « glande choroïdienne », formation constante chez les Téléostéens. Quant à l'espace granulo-filamenteux compris entre la capsule et la vésicule pigmentée, il peut être assimilé à une poche sérieuse intra-orbitaire, décrite chez les Téléostéens par ROCHON-DUVIGNEAUD et VERRIER (3). De ce fait, la capsule fibro-chondro-osseuse est l'homologue de la sclérotique.

Cristallin mis à part, l'œil de *Coecobarbus Geertsi* présente donc, sous une forme extrêmement réduite et simplifiée, toutes les parties d'un œil normal de Vertébré.

Son enfouissement dans la profondeur, joint à l'état rudimentaire de la rétine et du nerf optique, ne lui permet pas de recevoir des impressions lumineuses, ni de les conduire vers les centres nerveux lorsque l'animal est placé à la lumière. C'est donc un organe vestigial sans aucune fonction.

Nous avons eu l'occasion d'examiner un jeune exemplaire de *Coecobarbus* (2 cm. de long). L'œil y présentait les mêmes caractères d'enfoncement et d'atrophie que chez l'adulte, contrairement à ce qui se passe chez un autre poisson cavernicole, *Amblyopsis spelaeus*, où l'œil s'atrophie graduellement avec l'âge.

Coecobarbus Geertsi n'est pas seulement un poisson aveugle. C'est également un albinos vrai. Placé à la lumière pendant plus d'un mois, ainsi que l'a fait M. RANDOUR, il ne se recolore pas. Albinisme et atrophie oculaire vont donc, en ce cas, de pair.

Une étude minutieuse des autres poissons réputés complètement anophtalmes permettrait peut-être de faire les mêmes constatations. Elle nous livrerait des documents du plus haut intérêt pour envisager, d'une façon générale, le problème de la genèse de cette curieuse anomalie.

Laboratoire d'Histologie. Faculté de Médecine de l'Université de Bruxelles.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. — BOULANGER, Rev. Zool. Afr., **9**, 152 (1921).
 2. — PELLEGRIN, Rev. génér. Sci., 641 (1926).
 3. -- ROCHON-DUVIGNEAUD et VERRIER, C. R. Acad. Sci. Paris, **184**, 539 (1927).
-

**LE GENRE *MICROSANIA* AU CONGO BELGE :
M. GHESQUIEREI n. sp. (Dipt. : *CLYTHIIDAE*)**

PAR

A. COLLART (Bruxelles).

On sait que le genre *Microsania* fut créé par ZETTERSTEDT en 1837, pour une espèce qu'il nomma *stigmatalis*, la rapprochant des *Cyrtoma* MEIGEN, avec lesquels elle n'avait guère d'affinité, puisqu'il s'agissait en réalité de deux genres appartenant à des familles différentes. MEIGEN lui-même s'y était d'ailleurs trompé, car après avoir décrit (1824) les *Cyrtoma* vrais, *atra*, *nigra* et *rufa*, qui sont actuellement des *Empididae* du genre *Bicellaria* MACQUART (1823), il y ajouta par la suite (1830) les *Cyrtoma pallipes* et *pectinipennis*, que l'on range dans le genre *Microsania*, en tête des *Clythiidae* (*Platypézidae*).

Pendant longtemps les *Microsania*, qui depuis 1837 comptaient trois espèces, ne furent connus que de quelques endroits de l'Europe septentrionale, surtout et passèrent pour de grandes raretés, jusqu'au jour où M. G. SÉVERIN (1921) rencontra ces insectes, voltigeant en nombre imposant, dans la fumée produite par des incendies de forêts et de bruyères, en Haute-Belgique, dans les fagnes et en Basse-Belgique, dans la région campinienne. Il a été démontré depuis (EDWARDS, 1934) que la fumée provoquée par une poignée de foin et de débris végétaux en ignition suffisait à attirer ces curieux insectes.

En 1865, LOEW décrivit, de l'Amérique du Nord, le *Platycnema imperfecta* rapporté plus tard (MELANDER, 1922) au *Microsania stigmatalis* ZETTERSTEDT. J'avais cru pouvoir émettre des doutes au sujet de cette synonymie (COLLART, 1933) et je supposais que les spécimens américains, considérés par MELANDER comme des *stigmatalis*, devaient fort probablement s'appeler *Microsania imperfecta* LOEW. En outre, dans ma correspondance avec le D^r L. MELANDER, j'admettais également que l'espèce américaine appelée *Microsania pectinipennis* MEIGEN représentait en réalité une forme nouvelle. Tout récemment, MALLOCH (1935) a suivi entièrement cette manière de voir. Il a donné une courte diagnose et un dessin de l'hypopyge du *Microsania imperfecta* LOEW et a décrit sous le

nom de *Microsania occidentalis* MALLOCH l'espèce qui passait généralement en Amérique pour *pectinipennis* MEIGEN.

D'après MALLOCH, *Microsania imperfecta* LOEW a été recueilli en nombre considérable sur la vitrine éclairée d'un magasin, et *Microsania occidentalis* MALLOCH sur la fenêtre d'une scierie et sur une plage. MELANDER note pour les deux espèces américaines, que des mâles furent attirés par un piège à lumière, tandis que des femelles furent trouvées sur les fenêtres dans les habitations et qu'en plusieurs occasions ces insectes se rencontrèrent courant près d'une tente, pendant un camp en forêt.

Ces étranges petits Diptères n'étaient connus que d'Europe et d'Amérique, lorsque M. A. TONNOIR découvrit en Nouvelle-Zélande, dans le Parc du Cawthron Institute, des *Microsania* dansant dans la fumée produite par des amas de détritus végétaux en feu. L'espèce était nouvelle et prit nom *Microsania Tonnoiri* COLLART.

Peu de temps après cette découverte, une ♀ de *Microsania* était capturée en Australie par M. G. HILL. L'insecte me fut transmis par l'aimable intermédiaire de M. A. TONNOIR et portait cette indication : Tautawangalo, 30.11.34, Sandfly Biting 5 pm. Il s'agit vraisemblablement dans ce cas d'une erreur d'observation due à la présence de *Simulium*. Quant à la détermination spécifique de l'insecte, il est prudent de ne pas se prononcer en l'absence du mâle, et il faudra attendre la capture de ce dernier avant de pouvoir dire si l'on a affaire à l'espèce néo-zélandaise ou à une forme distincte. Cette capture est néanmoins remarquable, en ce sens qu'elle nous permet de comprendre le genre *Microsania* dans la faune diptérienne du continent australien.

Vu la vaste dispersion du genre *Microsania*, il était intéressant de rechercher s'il n'appartenait pas également à la faune éthiopienne, et c'est à M. J. GHESQUIÈRE que revient l'honneur d'avoir démontré, par l'envoi récent d'un abondant matériel, que les *Microsania* ne paraissent pas rares au Congo belge et que ces minuscules Diptères, tout comme leurs congénères européens ou néo-zélandais, montrent une prédilection très spéciale et pour le moins curieuse vis-à-vis de la fumée dégagée par la combustion des matières végétales.

M. J. GHESQUIÈRE a capturé des *Microsania* à Eala et à Flandria, dans le district de l'Équateur. Il a remarqué, que si on les voit voltiger en nombre dans l'abondante fumée d'un feu d'herbes, les émanations d'un feu de bois sec, autour d'une cuisine, par exemple, ne les attire nullement. Ils n'apparaîtraient d'ailleurs qu'en certains endroits, et, au cours d'un essai aux environs d'Eala, un grand feu d'herbes et de détritus végétaux, allumé en forêt, n'a rien donné. L'espèce congolaise ne s'observerait en quantité qu'entre 10 et 17 heures et serait introuvable le matin. Lorsque le feu s'éteint, à la tombée de la nuit, on trouve des *Microsania* sur les brindilles calcinées au milieu des cendres, si chaudes encore, que l'on ne peut y poser la main.

M. J. GHESQUIÈRE a également observé que, contrairement aux habitudes

des formes paléarctiques, ou tout au moins du *Microsania pectinipennis* MEIGEN (EDWARDS, l. c.), l'espèce congolaise volait aussi bien au ras du sol qu'à une hauteur de 2 à 3 mètres, les deux sexes mélangés.

J'avais émis l'opinion (COLLART, 1934) que les *Microsania*, tout comme les autres représentants de la famille à laquelle ils appartiennent, étaient probablement mycétophages à l'état larvaire et qu'ils se développaient vraisemblablement dans les Champignons spéciaux qui apparaissent souvent en nombre après les incendies forestiers. Ce comportement expliquerait d'ailleurs dans une certaine mesure l'attraction exercée par la fumée sur ces insectes. A Flandria, M. J. GHESQUIÈRE a pu recueillir une dizaine de kilogrammes de Champignons (3 espèces) se développant sur des troncs calcinés, dans une parcelle d'environ 900 hectares de forêt abattue et brûlée, où des *Microsania* avaient été capturés. Mis en observation, ces Champignons donnèrent lieu à des éclosions d'insectes divers, parmi lesquels figurent quelques petits Diptères, mais pas un seul *Microsania*. Le résultat ne fut pas plus brillant au point de vue qui nous intéresse, avec plus de 25 kilogrammes de carpophores de *GANODERMA* et de *FOMES* récoltés à Eala, à proximité d'un endroit où abondaient les *Microsania*. Il serait à souhaiter que ces recherches puissent se poursuivre, peut-être dans d'autres directions, et qu'elles aboutissent un jour à la connaissance des premiers états des *Microsania*, états dont l'étude pourrait révéler des surprises et nous donner des aperçus nouveaux sur la position à assigner dans la classification systématique à ces curieux Diptères.

***Microsania Ghesquierel* n. sp.**

MÂLE : tête presque aussi large que le thorax. Face noire, palpés jaunâtres, trompe brune. Antennes noires; arista jaunâtre, sa longueur atteignant à peu près la moitié de la largeur de la tête. Triangle ocellaire proéminent, noir, à soies noires. Soies postoculaires faiblement jaunâtres, les péristomales blanchâtres.

Thorax noir à pruinosité grisâtre. Deux soies humérales, l'antérieure souvent jaunâtre; les autres soies thoracales noires. Balanciers brunâtres. Pattes brun noirâtre à tibias jaunâtres. Une longue soie subapicale noire, au bord interne des tibias médians. Ailes (fig. 1), d'un blanc laiteux à reflets irisés; nervures décolorées; stigma pâle, relativement peu apparent. Ciliation costale, formée d'une double rangée de petites soies noires. Poils écailleux de la base de l'aile jaunâtres.

Abdomen noir, un peu luisant, à pilosité blanchâtre, longue, assez touffue à la base, de même que sur les bords latéraux des tergites. Quelques petits poils noirs, dressés, vers le milieu des derniers segments dorsaux. Ventre jaunâtre. Hypopyge caractéristique (fig. 2) à crochets supérieurs longuement acuminés; expansions basales de ces mêmes crochets, ni régulièrement arrondies, comme chez *M. pallipes*, ni rétrécies, comme chez *M. pectinipennis*.

Longueur : 1.8 à 2 mm., d'après des exemplaires à sec, hypopyge recourbé sous l'abdomen; 2.2 à 2.8 mm., d'après des exemplaires en alcool, hypopyge plus ou moins étalé.

FEMELLE : face noirâtre, nasiforme; trompe brune à brun jaunâtre, palpes jaunâtres. Antennes noires. Front noir à pruinosité grisâtre, s'élargissant brusquement un peu au-dessus des antennes, où sa largeur équivaut environ au tiers de la largeur totale de la tête. Yeux à facettes égales, excepté au niveau de l'insertion des antennes, où elles paraissent un rien plus grandes.

Thorax noir à soies noires. Balanciers brunâtres. Pattes à pilosité plus courte que chez le mâle. Ailes d'aspect semblable à celles du mâle.

Abdomen noir, le bord postérieur des tergites étroitement jaunâtre. Pilosité noire, très clairsemée et très courte.

Longueur : 1.3 à 1.5 mm., d'après des exemplaires desséchés.

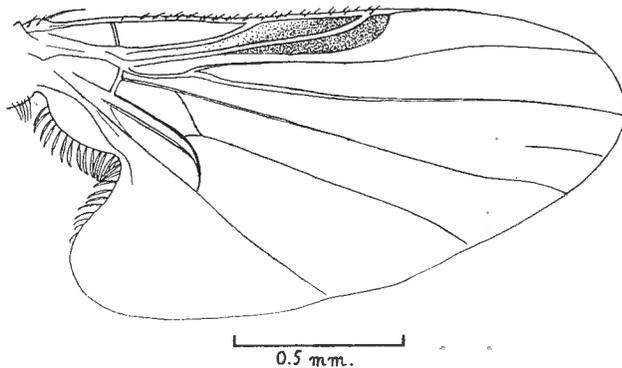


FIG. 1. — *Microsania Ghesquierei* n. sp.

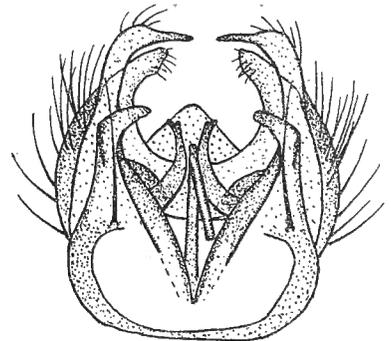


FIG. 2. — *Microsania Ghesquierei* n. sp.
Hypopyge, vu par la face ventrale.

Type : un mâle provenant d'une série de huit individus capturés par M. J. Ghesquière à Eala, le 21.III.1935, étiquetés : Mouches de fumée, n° 326.

Paratypes : une centaine de spécimens mâles et femelles — dont près de la moitié en alcool — recueillis à Eala et à Flandria du 4.III au 12.VIII.1935; certains lots portent les indications suivantes : capturés dans la fumée, n° 326 (4.III.1935); — au matin, posés sur des herbes fraîchement calcinées, n° 329 (5.III.1935); — capturés au bord de la Ruki, pendant un feu de détritus végétaux desséchés (28.VI.1935).

Comparé aux trois espèces européennes, *M. Ghesquierei* n. sp. s'en éloigne immédiatement par la forme de l'hypopyge. Il se différencie en outre du *M. stigmatalis* ZETTERSTEDT, par son aspect un peu plus robuste et surtout par sa teinte générale plus claire (pilosité abdominale, stigma, poils écailleux de la base de l'aile, pattes, etc.). L'absence d'éperon tibial aux pattes postérieures et la couleur de la pilosité à la base de l'abdomen ne permettent pas de le confondre avec le *M. stigmatalis* MEIGEN. C'est avec *M. pallipes* MEIGEN que

M. Ghesquierei n. sp. paraît avoir — en l'absence de l'examen hypopygial — le plus de ressemblance; mais l'espèce congolaise a un aspect plus grêle, le corps est plus luisant et, sauf la soie humérale antérieure, qui est plus ou moins jaunâtre, la pilosité du thorax est entièrement noire. Quoi qu'il en soit, l'étude de l'organe génital du mâle reste encore le meilleur critère pour séparer les diverses espèces du genre *Microsania*.

BIBLIOGRAPHIE

- COLLART (A.), 1933, Notes sur les *Microsania* de Belgique (Dipt. : *Clythiidae*). (*Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg.*, IX, n° 40, pp. 1-17.)
— 1934, A propos des *Microsania* (Dipt. : *Clythiidae*). (*Bull. Ann. Soc. ent. Belg.*, LXXIV, pp. 377-384.)
EDWARDS (F. W.), 1934, *Microsania pectinipennis* Mg. (Dipt. : *Platypezidae*) attracted to bonfire-smoke. (*Journ. Soc. Brit. Ent.*, I, pp. 31-32.)
MALLOCH (J. R.), 1935, The North American species of the Dipterous genus *Microsania*, ZETT. (*Stylops*, IV, pp. 65-66.)
MELANDER (A. L.), 1922, *Microsania*, a genus of the *Platypezidae*. (*Psyche*, XXIX, pp. 43-48.)
SÉVERIN (G.), 1921, Notes sur le *Microsania stigmatalis* ZETT. (Dipt.) (*Bull. Soc. ent. Belg.*, III, pp. 178-179.)
-

ORGANOGENESE DES FOLLICULES SETIGERES CHEZ *EISENIA FOETIDA* SAV.

PAR

G. VANDEBROEK (Gand).

Au cours d'une étude de l'organogénèse des néphridies chez *Eisenia foetida* Sav., nous avons attiré l'attention sur le haut degré de détermination qui préside à la formation des saccules mésodermiques et des organes excréteurs. Nous verrons que le développement des follicules sétigères témoigne d'une détermination tout aussi rigoureuse.

Avant d'aborder cette étude, il est nécessaire de connaître la structure du follicule sétigère à l'état adulte.

LE FOLLICULE SETIGERE ADULTE

Chez *Eisenia foetida*, chaque segment porte huit soies, toutes situées dans un même plan transversal et groupées deux par deux. Deux groupes sont ventrolatéraux; les deux autres sont latéraux. Chaque follicule sétigère est composé d'une soie anhyste, enchâssée dans une gaine cellulaire (fig. 1). La soie (*s*), de structure fibreuse, présente la forme d'un F italique. Sa section est circulaire. Elle est légèrement renflée dans sa région médiane. Cette partie, appelée garde de la soie (*gs*), la divise en deux moitiés, dont l'une, basale, est adhérente à la gaine et engagée dans le corps de l'animal, tandis que l'autre, libre et pointue, fait saillie à l'extérieur. La gaine est formée par une assise cellulaire simple dans laquelle on reconnaît deux régions différentes. La plus externe (*e*) est composée de cellules cubiques recouvertes d'une cuticule (*c*) et présentant le même aspect que les cellules épidermiques (*ep*). Elle se colore cependant plus intensément que l'épiderme. Cette partie constitue l'entonnoir du follicule. Les cellules de la région interne sont, au contraire, aplaties et prennent une teinte plus claire que l'épiderme. Nous n'avons pu déceler leurs limites cellulaires. On peut subdiviser cette région en deux zones : la première, médiane (*zm*), s'étend de l'entonnoir au

point d'insertion des muscles rétracteurs; la seconde (*zb*) comprend toute la partie basale. Les cellules de la zone basale sont plus aplaties que celles de la zone médiane. Ces dernières ainsi que les éléments de l'entonnoir varient en épaisseur suivant l'état d'extension ou de rétraction de la soie.

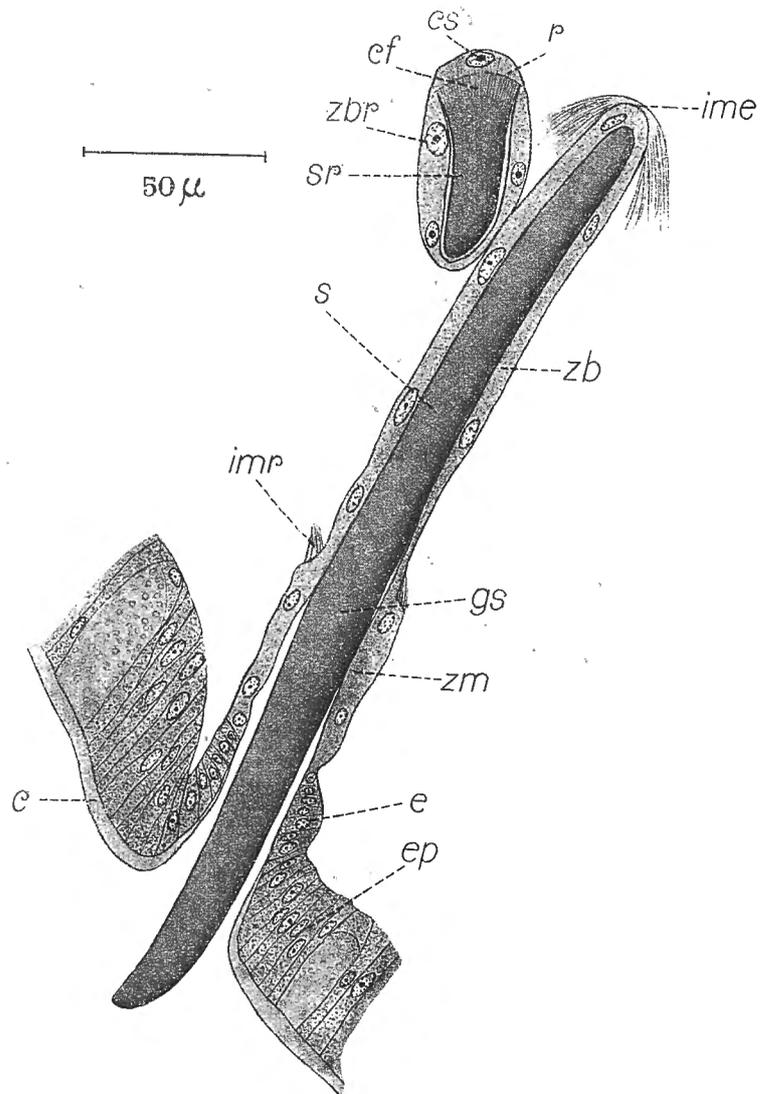


FIG. 1. — Follicule sétigère d'*Eisenia foetida* adulte.

- | | | | |
|------------|--|------------|---|
| <i>c</i> | = cuticule. | <i>imr</i> | = insertion des muscles rétracteurs. |
| <i>cf</i> | = cône fibreux. | <i>r</i> | = rebord du cône. |
| <i>cs</i> | = cellule mère de la soie de remplacement. | <i>s</i> | = soie. |
| <i>e</i> | = entonnoir du follicule. | <i>sr</i> | = soie de remplacement. |
| <i>ep</i> | = épiderme. | <i>zb</i> | = zone basale de la gaine. |
| <i>gs</i> | = garde de la soie. | <i>zbr</i> | = zone basale de la gaine de la soie de remplacement. |
| <i>ime</i> | = insertion des muscles extenseurs. | <i>zm</i> | = zone médiane de la gaine. |

Le follicule sétigère est mû par deux groupes de muscles : les extenseurs et les rétracteurs. Les premiers s'insèrent, d'une part, au sommet interne du follicule (*ime*) et se continuent, d'autre part, dans la couche musculaire longitudinale. Le faisceau rétracteur s'insère à l'intersection des zones basale et médiane (*imr*). Il se joint à celui du follicule voisin. L'ensemble passe sous les muscles longitudinaux et se soude aux fibres musculaires rétractiles du second groupe de follicules situé du même côté. Les extenseurs font donc partie du système longitudinal, les rétracteurs, du système circulaire. Lorsque le ver se déplace, chaque somite passe alternativement par des phases d'allongement et de contraction dans le sens antéro-postérieur. Le premier mouvement est déterminé par la contraction des muscles circulaires. A ce moment le métamère progresse, la soie est rentrée. Le second mouvement résulte de la contraction des muscles longitudinaux. Les soies font saillie, le somite est immobile.

La soie est fréquemment remplacée par une nouvelle (*sr*). Celle-ci se forme au centre d'une masse cellulaire accolée à la région basale de la gaine. Les nucléoles de ces cellules sont plus grands que ceux du follicule attenant.

HISTORIQUE

Plusieurs anciens auteurs, parmi lesquels HATSCHKE (1878), ont cru à l'origine mésodermique du follicule sétigère. A l'heure actuelle cette interprétation est reconnue entièrement erronée.

VEJDOVSKY défend pour la première fois l'origine ectodermique du follicule sétigère en 1884. Pour lui, toute soie dérive d'une cellule unique. Il se base sur deux figures concernant, l'une, *Lumbricus variegatus* (pl. XII, fig. 26), l'autre, *Criodrilus lacuum* (pl. XIV, fig. 9). Cet ouvrage ne contient aucune démonstration. L'auteur signale la formation de nouvelles soies aux dépens d'une cellule unique chez *Dendrobaena rubida* (pl. XV, fig. 14) et *Lumbricus purpureus* (pl. XVI, fig. 28) à l'état adulte.

WILSON (1889) soutient également l'origine ectodermique du follicule sétigère, bien qu'il ne décrive pas sa formation. Les espèces étudiées sont *Lumbricus foetidus*, *L. terrestris* et *L. communis*.

Dans son travail sur le développement d'*Enchytraeides marioni*, ROULE (1889) ne donne aucune indication sur le mode d'apparition du follicule sétigère.

BERGH (1890, 1899) est le premier qui a étudié cette question en détail. Pour cet auteur, la première ébauche de cet organe est représentée, dans les embryons de *Lumbricus riparius* et *L. turgidus*, par une grande cellule de l'assise cubique ectodermique. Celle-ci émet un élément qui se loge dans la somatopleure et donne naissance à deux follicules voisins.

WILSON, ROULE et BERGH déclarent n'avoir jamais vu la cellule basale, formatrice de la soie, signalée par VEJDOVSKY.

D'après PENNERS (1923), la première ébauche du follicule sétigère est formée chez *Tubifex rivulorum* d'un groupe de 4 à 5 cellules ectodermiques qui s'enfoncent dans la cavité coelomique.

BOURNE (1894) a étudié le cas très particulier des *Mégascolécoïdes*. Toutes les soies d'un côté du corps dérivent d'une bande germinative ectodermique spéciale, qui fournit une seule ébauche primaire à chaque somite. Cette dernière se divise en un nombre

variable d'ébauches secondaires qui donnent naissance aux soies. Les figures trop schématiques données par l'auteur sont malheureusement peu démonstratives, notamment en ce qui concerne l'existence d'une bande germinative particulière.

En résumé, les seuls ouvrages importants, bien qu'incomplets, sont ceux de BERGH et BOURNE. La question méritait d'être reprise.

ORIGINE ET FORMATION DU FOLLICULE SETIGERE

Les différents stades de l'organogénèse des follicules sétigères se retrouvent dans les somites successifs d'un seul embryon d'environ 3 mm. de longueur. En dehors du plan de symétrie bilatérale, deux plans sagittaux principaux peuvent être distingués de chaque côté : l'un, interne, intéresse les ébauches des follicules sétigères ventro-latéraux et des néphridies; l'autre passe par les follicules latéraux en voie de formation. Dans une coupe sagittale menée par le plan latéral interne, on constate la disposition suivante au moment où le cordon néphridien se forme (fig. 3) : Vers l'avant, le plancher de la cavité coelomique est soulevé par le cordon néphridien (*co*) qui se termine au milieu du somite en s'enfonçant légèrement dans l'ectoderme. L'angle postéro-ventral du métamère est occupé par une grande cellule (*nb*), le néphridioblaste ou cellule mère de la néphridie du segment suivant. Entre cette dernière et le cordon il reste un petit espace où la somatopleure est en contact avec l'ectoderme. C'est l'endroit précis où l'ébauche commune à deux follicules sétigères va se développer. Grâce à cette disposition particulière, les stades les plus jeunes ont pu être retrouvés. L'étude de coupes transversales est nécessaire pour comprendre la formation de deux follicules aux dépens d'une seule ébauche. Les figures 2 à 19 ont été choisies dans les coupes sagittales; les figures 20 à 23 proviennent de coupes transversales.

A l'endroit signalé ci-dessus, on remarque d'abord une grande cellule ectodermique (fig. 2, *cef*). Dans la figure 3, cette cellule est en voie de division et a légèrement soulevé la basale ecto-mésodermique. Plus en avant (fig. 4), nous constatons la présence de deux éléments superposés. La cellule supérieure (*cif*) doit retenir notre attention. Elle subit une mitose dans la figure 5. Deux cellules sont engagées entre l'ectoderme et la somatopleure dans la figure 6. Dès ce stade, l'ensemble est nettement délimité par rapport aux autres éléments ectodermiques. Le nombre des cellules qui le composent augmente; on y trouve fréquemment des mitoses (fig. 7). La masse croît en volume et fait de plus en plus saillie dans la cavité coelomique. Dans la figure 8, l'ébauche est formée de trois cellules, dont deux sont placées côte à côte contre la somatopleure, tandis que la troisième s'étend longitudinalement le long de l'épiderme. Les cellules supérieures passent au nombre de trois dans les figures 9 et 10. Dans cette dernière, on compte deux éléments inférieurs.

Un stade quelque peu plus avancé est représenté en coupe transversale dans la figure 20. On y reconnaît une disposition analogue à celle de la figure 10. La cellule médiane (*cc*) du groupe supérieur s'est placée au-dessus de deux autres.

L'ébauche est formée à ce moment d'un groupe inférieur ou externe et d'un groupe supérieur ou basal, comprenant une cellule centrale entourée d'une couronne d'autres éléments.

A partir du stade suivant, les coupes transversales (fig. 21) montrent deux cellules centrales (*cs*). Elles se retrouvent, d'autre part, dans les coupes sagittales successives. Chaque cellule centrale devient cunéiforme. La partie angulaire est dirigée vers le bas. Le noyau est placé dorsalement. Un faisceau de filaments protoplasmiques, convergeant vers le pôle inférieur de la cellule, apparaît dans la figure 11. L'endroit où ceux-ci se touchent présente l'aspect d'une tache sombre. Cette image devient plus nette dans la suite (fig. 12). Les filaments prennent naissance le long de la limite interne de la cellule. Ils s'étendent tout autour du noyau. Ce dernier, généralement assez grand, devient ovalaire. Son grand axe est perpendiculaire à l'axe du faisceau (fig. 13, 14). La cellule cunéiforme grandit et s'élève au-dessus des éléments qui l'entourent.

Une ligne sombre apparaît à la base du faisceau dans la figure 12. Elle décrit une demi-circonférence dont le côté concave est dirigé vers le haut. En fait, c'est une calotte hémisphérique. Les filaments ne la dépassent pas. Les bords libres de la demi-circonférence s'allongent presque parallèlement (fig. 14, 15). La calotte hémisphérique se continue à présent dans un cône (*cf*) dont la base est dirigée vers le pôle interne de la cellule. La calotte constitue la pointe arrondie du cône. Celui-ci présente une striation longitudinale formée de lignes à peu près parallèles, se continuant au delà de sa base dans le faisceau de filaments protoplasmiques (fig. 13, 14, 15, 16, 22). Le cône possède une très fine gaine cuticulaire (*gc*). Il est entièrement entouré par un espace clair, sauf à la base, où il s'évase légèrement et possède un rebord (*r*) se présentant sous la forme d'une ligne sombre (fig. 17, 18). Tandis que le follicule, recouvert par le péritoine, pénètre de plus en plus profondément dans la cavité coelomique, le cône, croissant par sa base, s'enfonce entre les cellules du follicule et tend à rejoindre l'assise ectodermique cubique.

Un nouveau phénomène se remarque dans la suite. Une zone noire apparaît à la pointe du cône. D'abord réduite à quelques points noirs (fig. 14, 22), elle prend la forme d'une calotte (fig. 15), puis, s'étendant de plus en plus loin (fig. 16 et 17), finit par présenter le même aspect que la pointe d'une soie adulte (coloration à l'hématoxyline ferrique de Heidenhain). Cette zone noire est l'extrémité de la soie en formation. La zone striée diminue lorsque la soie a atteint une certaine longueur (fig. 23). Le mode de formation d'une soie de remplacement chez l'adulte est absolument le même (fig. 1).

Entretemps, le nombre de cellules formant le follicule sétigère s'accroît; la soie s'enfonce entre les cellules externes et atteint l'épithélium ectodermique (fig. 18). A ce stade, le groupe externe a refoulé la majeure partie de cet épithélium, qui est réduit à une épaisseur tout à fait minime. La soie le perce et débouche à l'extérieur (fig. 19).

La séparation des deux follicules issus d'une même ébauche est indiquée dans les figures 22 et 23. Des cellules de la couronne s'infiltrèrent entre les deux soies et les écartent l'une de l'autre. Dans la suite, des éléments de la somatopleure se glissent à leur tour, isolant de cette façon les deux follicules.

Les faits décrits ci-dessus peuvent être interprétés comme suit : La grande cellule (*cef*) signalée dans la figure 2 émet par mitose l'élément initial de deux follicules sétigères voisins (*cif*). Celui-ci donne naissance à une masse de cellules comprenant un groupe externe et un groupe basal, composé lui-même d'une

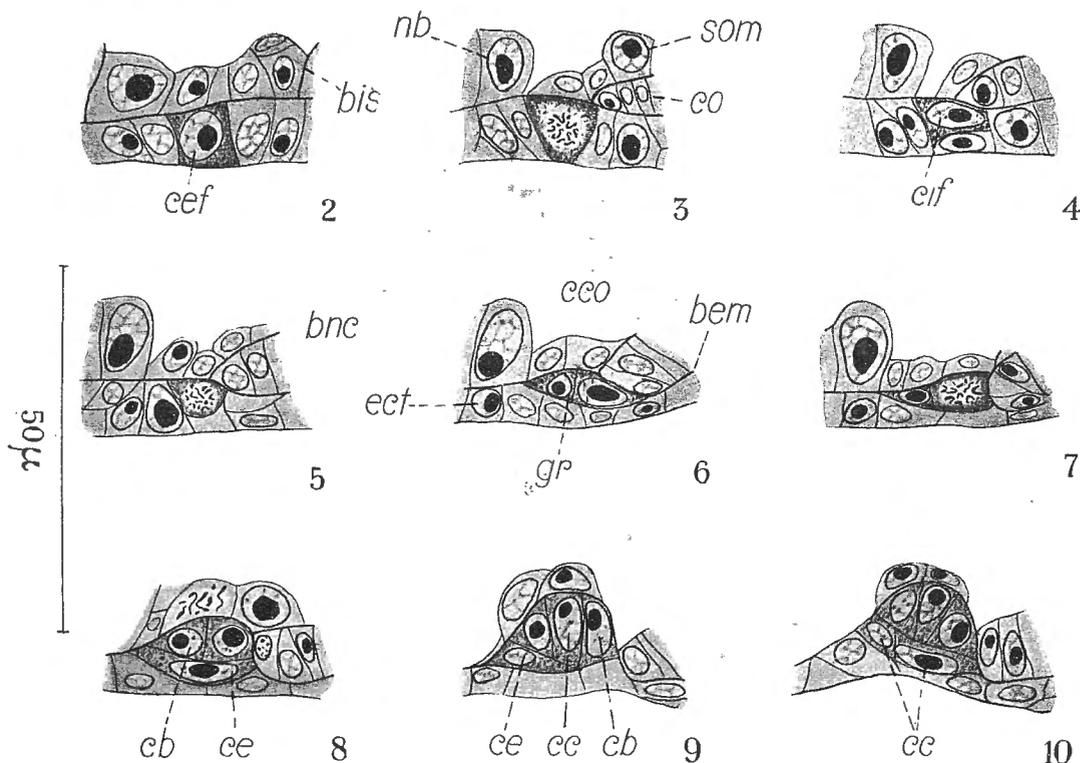


FIG. 2 à 10. — Stades successifs de l'organogénèse du follicule sétigère choisis dans des coupes sagittales.

<i>bem</i> = basale ecto-mésodermique.	<i>cif</i> = cellule mère de deux follicules sétigères voisins.
<i>bis</i> = basale intersegmentaire.	<i>co</i> = cordon néphridien non différencié.
<i>bnc</i> = basale néphridio-cœlothéliale.	<i>ect</i> = ectoblaste.
<i>cb</i> = cellule du groupe basal.	<i>gr</i> = groupe de cellules formant l'ébauche du follicule sétigère.
<i>cc</i> = cellule centrale du groupe basal.	<i>nb</i> = néphridioblaste.
<i>cco</i> = cavité cœlomique.	<i>som</i> = somatopleure.
<i>ce</i> = cellule du groupe externe.	
<i>cef</i> = cellule de l'ectoblaste qui isolera <i>cif</i> .	

(ERRATA : dans la figure 10, lire *ce* au lieu de *cc*.)

cellule centrale entourée d'une couronne d'autres éléments. La cellule centrale se divise et produit les deux cellules (*cs*) formatrices de soies. A partir de ce moment (fig. 21), toutes les parties de chaque follicule sétigère adulte sont représentées. En effet, on y retrouve : 1° la cellule formatrice de la soie; 2° l'ébauche

de la zone basale de la gaine, c'est-à-dire le groupe basal; 3° celle de la zone médiane, c'est-à-dire le groupe externe; 4° l'ectoblaste, qui recouvre l'ensemble, donnera naissance à l'entonnoir du follicule. La comparaison des figures 1, 11, 19 et 21 témoigne du bien-fondé de cette interprétation.

En ce qui concerne la formation de la soie, nous voyons que la kératinisation

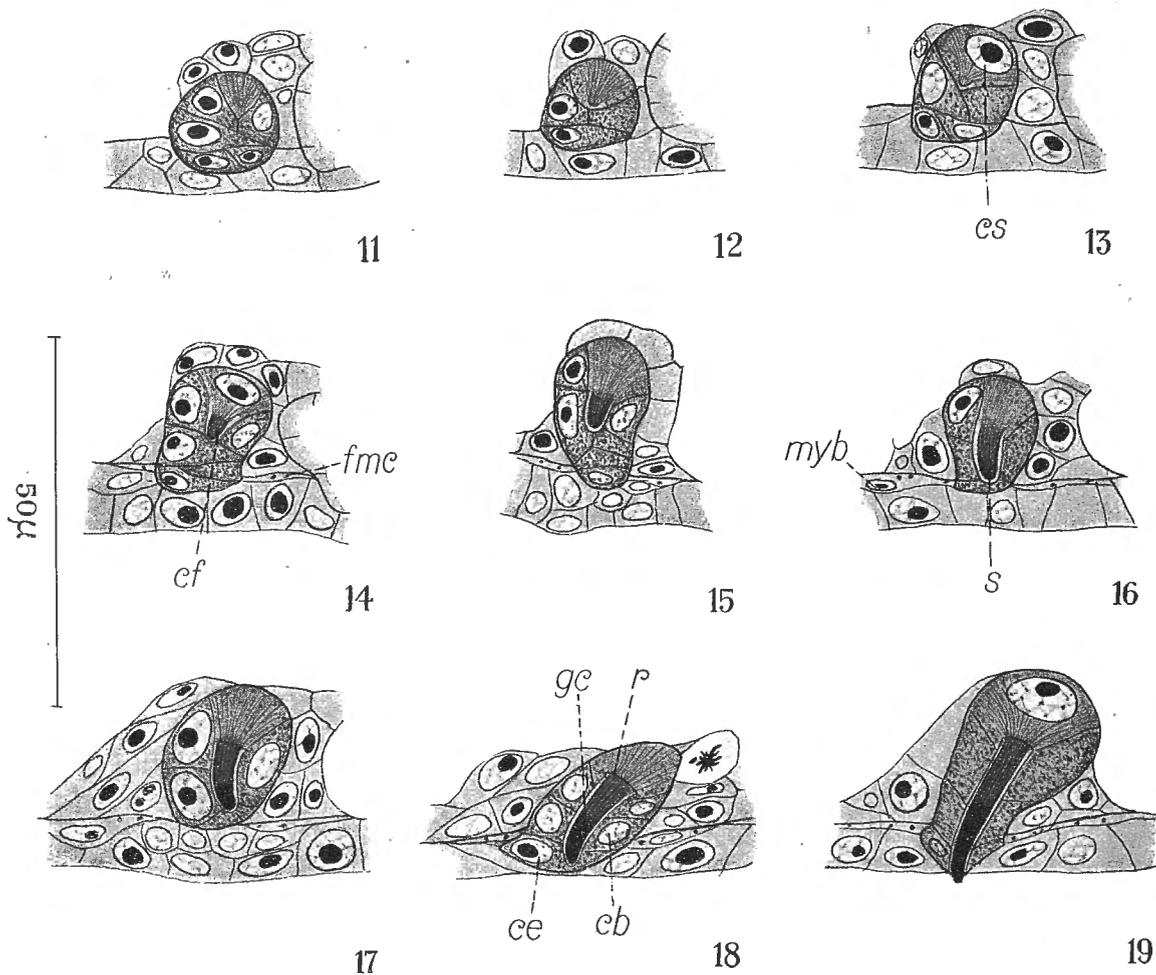


FIG. 11 à 19. — Stades successifs de l'organogénèse du follicule sétigère choisis dans des coupes sagittales (suite).

- | | |
|--|----------------------------|
| <i>cf</i> = cône fibreux. | <i>myb</i> = myoblaste. |
| <i>cs</i> = cellule formatrice de la soie. | <i>r</i> = rebord du cône. |
| <i>fmc</i> = fibre musculaire circulaire. | <i>s</i> = soie. |
| <i>gc</i> = gaine cuticulaire de la soie. | |

se produit en trois phases : 1° filaments protoplasmiques; 2° cône fibreux; 3° soie kératinisée. Au fur et à mesure de sa formation, la soie sort de la cellule qui lui donne naissance. Elle est entourée par une gaine cuticulaire, visible sous forme d'une ligne foncée au stade de cône fibreux. Vers la base, cette cuticule se

termine par un anneau foncé qui semble formé de substance intercellulaire et nous paraît comparable à une bandelette obturante.

Nous n'avons malheureusement pu déterminer aux dépens de quelle bande germinative ectodermique les follicules se forment. Il est certain que les bandes germinatives droite et gauche les plus médianes donnent naissance au système nerveux. Les autres bandes donnent l'épiblaste et par conséquent aussi les follicules sétigères. Le rôle de chacune d'elles en particulier nous est inconnu.

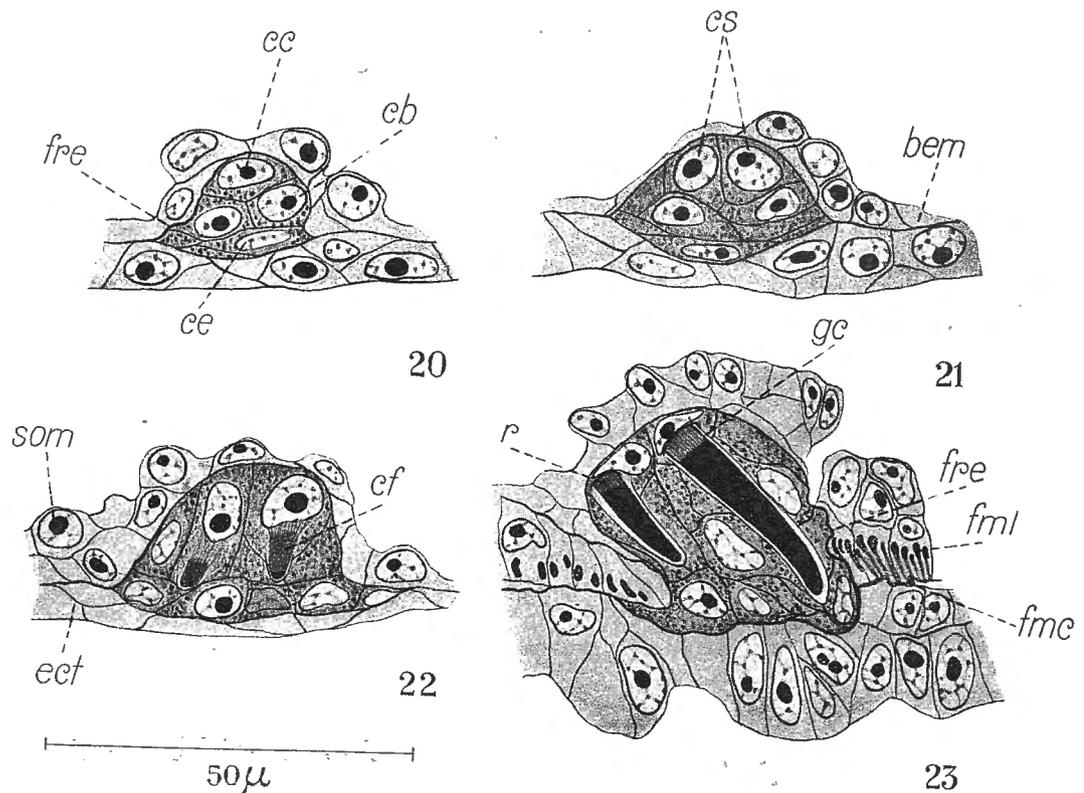


FIG. 20 à 23. — Quelques stades de l'organogénèse du follicule sétigère choisis dans des coupes transversales.

fmc = fibre musculaire circulaire.
fml = fibre musculaire longitudinale.
fre = fibre musculaire rétractrice ectodermique.

(Les autres lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.)

Il nous reste à dire un mot au sujet des organes annexes des follicules sétigères : les muscles. Des coupes d'embryons plus évolués que ceux dont nous nous sommes occupés jusqu'à présent montrent que les muscles extenseurs se forment aux dépens des cellules coelothéliales qui recouvrent l'ébauche folliculaire et font partie de la couche musculaire longitudinale. Les muscles rétracteurs sont produits par des cellules coelothéliales qui recouvrent la couche longitudi-

nale dans l'espace compris entre les follicules latéraux et ventro-latéraux. Ils semblent être les vestiges d'une assise circulaire interne dont on retrouve de multiples traces chez l'embryon. Les deux groupes musculaires sont donc d'origine mésodermique. Les coupes transversales montrent cependant, dès de très jeunes stades (fig. 20, 22 et 23), la présence de fibres musculaires (*fre*) qui se continuent dans la couche circulaire externe et semblent faire partie du système extenseur. Ces fibres sont fort peu nombreuses, même dans les stades possédant déjà des muscles extenseurs mésodermiques développés. Elles sont peut-être un vestige de muscles extenseurs ectodermiques. Si l'on admet que les Oligochètes dérivent des Polychètes et que les muscles extenseurs des soies de ces derniers sont ectodermiques, ce remplacement doit être imputé au changement de mode de locomotion.

CONCLUSIONS

1. Deux follicules sétigères voisins se forment aux dépens d'une seule cellule ectoblastique.
2. Cette cellule donne naissance : 1° à un groupe de cellules basales qui produit la zone basale de la gaine sétigère adulte; 2° à un groupe externe qui produit la zone médiane de cette gaine.
3. La cellule médiane du groupe basal émet par mitose les deux cellules formatrices de soies.
4. L'entonnoir du follicule résulte d'une invagination ectodermique.
5. Les muscles extenseurs et rétracteurs sont d'origine mésodermique.
6. Le haut degré de détermination qui se manifeste dans le développement des saccules mésodermiques, des néphridies et des follicules sétigères semble montrer que le mode téloblastique régit toute l'ontogénèse des Oligochètes.

*
**

Ce travail a été partiellement réalisé à l'Institut Van Beneden, à Liège. Que M. le Prof DAMAS, qui nous a dirigé dans cette voie, veuille bien trouver ici l'hommage de notre profonde reconnaissance.

Laboratoire d'Embryologie et d'Histologie, Université de Gand.

BIBLIOGRAPHIE

- BERGH, R. S., 1890, Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. 1. Zur Entwicklung und Differenzierung des Keimstreifens von *Lumbricus*. (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, L, 469-526.)
- 1899, Nochmals über die Entwicklung des Segmentalorgane. (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, LXVI, 434-449.)
- BOURNE, A., 1894, On certain Points in the Development and Anatomy of some Earthworms. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, XXXVI, 11-34.)

- HATSCHEK, B., 1878, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. (*Arb. Zool. Inst. Wien*, 22 pages.)
- PENNERS, A., 1923, Die Entwicklung des Keimstreifs und die Organbildung bei *Tubifex rivulorum* Lam. (*Zool. Jahrb. Abt. Anat. und Ontog.*, XLV, 251-308.)
- ROULE, L., 1889, Études sur le développement des Annélides et en particulier d'un Oligochète limicole marin. (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, VII, 106-442.)
- VANDEBROEK, G., 1934, Organogénèse du système néphridien chez les Oligochètes et plus spécialement chez *Eisenia foetida* Sav. (*Rec. de l'Institut. zool. Torley-Rousseau*, V, 5-72.)
- VEJDovsky, F., 1884, System und Morphologie der Oligochaeten, Prague.
- WILSON, E. B., 1889, The embryologie of the Earthworm. (*Journ of Morph.*, III, 387-462.)
-

**CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA REPRODUCTION ASEXUEE
DES PHYLACTOLEMATES
(Origine des bourgeons polypodiaux et des cystigènes statoblastiques)**

PAR

Paul BRIEN (Bruxelles).

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	570
I. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET HISTORIQUES	570
A. Le cystide	571
1. Cystide larvaire... ..	571
2. Cystide statoblastique	573
B. Accroissement de la colonie d'un Bryozoaire	573
1. Gymnolémates	573
2. Phylactolémates	575
3. Formation du bourgeon polypodial. — Le massif embryonnaire	577
4. Origine du massif embryonnaire	580
5. Formation du funicule et des statoblastes	581
C. Loi d'apparition des Bourgeons	584
II. OBSERVATIONS PERSONNELLES	586
A. Formation du bourgeon adventif dans le cystide statoblastique (<i>Fredericella sultana</i>)	587
B. Formation du bourgeon de dédoublement et du 2 ^e bourgeon adventif dans un cystide statoblastique (<i>Fredericella sultana</i>)	593
C. Formation du bourgeon de dédoublement et du bourgeon adventif chez <i>Plumatella fungosa</i>	595
D. Formation du funicule, des cystigènes et des statoblastes chez <i>Plumatella fungosa</i>	598
III. CONCLUSIONS GÉNÉRALES	610
A. Statoblastes et hibernacula. — Développement ontogénétique et blastogénétique	610
B. Germen et soma. — La réserve embryonnaire	612
C. La zone de bourgeonnement dans un cystide de Phylactolémate	616
D. Le Cystide et la loi d'apparition des bourgeons chez les Phylactolémates.	621

INTRODUCTION

Parmi les nombreux problèmes que pose la reproduction asexuée, celui de l'origine des éléments régénérateurs est primordial.

Les éléments régénérateurs, auxquels incombe la reconstitution du blastozoïde, proviennent-ils d'une réserve embryonnaire qui, dans un organisme, se sépare des somatocytes à partir du germe initial, pour former des bourgeons et, se transmettant ainsi de bourgeon en bourgeon, de génération en génération, assure la pérennité de l'espèce et la continuité de la vie? Ou bien les éléments régénérateurs sont-ils des somatocytes de l'individu-souche qui, après avoir participé à la constitution et au métabolisme de celui-ci, sont capables de reprendre leur état embryonnaire sous l'influence de conditions physiologiques particulières et de constituer ensuite le bourgeon?

Enfin, existe-t-il une origine commune pour les éléments régénérateurs intervenant dans la reproduction asexuée et les éléments du germe assurant la reproduction asexuée? Dans ce cas, la première hypothèse de la continuité de la réserve embryonnaire se superpose-t-elle à la théorie de la continuité de la lignée germinale et conséquemment aux conceptions de Weismann et Nussbaum de la dualité de l'organisme?

C'est dans le but de résoudre ces différentes questions que nous avons repris l'étude des éléments régénérateurs dans les bourgeons d'accroissement et les bourgeons de dissémination chez les Bryozoaires Phylactolémates, les *Plumatella fungosa* et les *Fredericella sultana*.

I. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LE BOURGEONNEMENT DES BRYOZOAIRES ET DES PHYLACTOLEMATES EN PARTICULIER

Les Bryozoaires ont été l'objet de nombreux et admirables travaux auxquels les traités généraux ont réservé l'importance qui leur convenait, notamment :

Le Traité de Zoologie concrète, de DELAGE et HEROUARD.

Lehrbuch der Vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen Thiere, de KORSCHOLT et HEDER (IV).

Le Précis de Zoologie, d'A. LAMEERE.

Bryozoa (Biologie der Tiere Deutschlands), d'E. MARCUS.

Il me paraît donc superflu de refaire un exposé historique concernant les recherches poursuivies jusqu'à présent au sujet du bourgeonnement chez les Bryozoaires. Je me limiterai à quelques considérations générales qui se dégagent de la littérature consacrée à l'étude de ce groupe et de mes observations, avant d'aborder l'objet même de mes recherches sur l'origine des éléments régénérateurs.

Chacun des zoïdes d'une colonie de Bryozoaires ectoproctes est formé d'une loge ou cystide, dans laquelle est suspendu le polypide. Sans entrer dans les détails propres à chaque groupe et à chaque espèce, le polypide est essentiellement représenté par l'anse digestive, le lophophore, le ganglion cérébroïde et en outre, chez les Phylactolémates, par une paire d'organes néphridiens. Le cystide est une vésicule didermique, ectomésodermique. Sa paroi est formée extérieurement par un épithélium ectodermique de cellules hautes, vacuolisées, sécrétant une enveloppe chitineuse ou imprégnée de calcaire et tapissée sur la face interne par l'épithélium plat de la pariétoleure, dont chaque cellule porte, chez les Phylactolémates, un petit faisceau de flagelles. Entre l'ectoderme et la pariétoleure s'interposent deux couches musculaires : la couche externe, accolée à l'ectoderme, formée de fibres circulaires et d'origine ectodermique; la couche interne, revêtue par la pariétoleure, et dont les fibres sont longitudinales et d'origine mésodermique.

D'autre part, l'anse digestive du polypide est tapissée d'un feuillet mésodermique, la splanchnopleure. Le polypide est donc entouré dans le cystide par une vaste cavité générale coelomique. Du fond de l'anse digestive part un tractus mésodermique, le funicule, vers la paroi cystidiale, se continuant à son extrémité proximale par la splanchnopleure, et à son point d'attache distal, par la pariétoleure. Le funicule décrit à travers la cavité générale une courbe dont la concavité est orientée vers la région orale du polypide.

Le cystide présente un plan sagittal de symétrie bilatérale passant par la bouche, l'anus et le ganglion cérébroïde, l'anse digestive et le point d'attache funiculaire à la paroi cystidiale. Ce plan sagittal permet de déterminer et de dénommer conventionnellement une paroi ventrale du cystide et une paroi dorsale. La paroi ventrale correspond à la bouche du polypide; la paroi dorsale, à l'orifice anal et au ganglion cérébroïde.

A. — Le cystide.

Le cystide est l'unité morphologique fondamentale et initiale d'une colonie de Bryozoaires, car tout polypide provient du bourgeonnement de la paroi cystidiale du cystide correspondant.

En effet, l'élément formateur d'une colonie de Bryozoaires est un cystide, cystide larvaire ou cystide statoblastique dans le cas des Phylactolémates.

1. CYSTIDE LARVAIRE

Quelle que soit la structure de la larve trocosphérale des Gymnolémates, cyphonaute complète des formes ovipares, ou larve simplifiée dans les espèces vivipares, cette larve libre ne peut constituer la colonie qu'après s'être fixée et métamorphosée.

La métamorphose consiste essentiellement dans la disparition de toute la structure trocosphérale larvaire propre à la vie libre : organes externes (les paratroques) et organes internes (tube digestif et organes sensoriels), qui s'histolysent et sont phagocytés.

La fixation étant réalisée, la larve des Gymnolémates n'est plus qu'un sac didermique cystidial (ectomésodermique) dont la cavité est occupée par les débris cellulaires en histolyse et par les cellules mésodermiques.

Au moment où commence la métamorphose de la larve, la paroi cystidiale s'épaissit en une région apicale, s'invagine dans la cavité centrale et forme une vésicule qui, revêtue d'un feuillet mésodermique, devient l'ébauche didermique du premier polypide. Ainsi le premier polypide est un blastozoïde issu du cystide larvaire résultant de la métamorphose de la larve après sa fixation.

KORSCHOLT et HEIDER (15), cependant, considèrent ce polype non comme un blastozoïde, mais comme un oozoïde, dû à une transformation de la larve lors de la métamorphose, comme l'imago des insectes et comme l'Ascidie adulte provenant de leur larve respective, après métamorphose. A notre avis, la formation du polypide ne peut se comparer au développement embryonnaire au cours d'une métamorphose. Le polypide du cystide larvaire est un blastozoïde à la façon des blastozoïdes larvaires du Pyrosome.

Si l'on accepte l'opinion de KORSCHOLT et HEIDER, il faut abandonner la notion classique du bourgeonnement chez les Bryozoaires. La multiplication des zoïdes de la colonie ne serait qu'un phénomène de croissance comme la multiplication des métamères dans un métazoaire coelomate. En effet, l'origine de la vésicule didermique; ébauche du polypide, aux dépens de la paroi cystidiale larvaire, se fait selon des processus identiques à ceux de la formation des polypides dans tout cystide de la colonie.

Les Phylactolémates sont vivipares; l'embryon se développe dans une poche incubatrice, l'œcie. Après une ébauche endodermique provisoire, la cavité blastocœlienne s'oblitére par un massif mésodermique formé par une prolifération se produisant en deux points latéraux du pôle végétatif de l'embryon. Ce massif mésodermique se creuse, si bien que la larve, indépendamment de ses particularités structurales en rapport avec sa vie larvaire, est essentiellement un cystide ectomésodermique, dont la cavité centrale est une cavité générale coelomique.

D'après les observations de KRAEPELIN (16) et surtout de BRAEM (4-8), la larve encore attachée à la mère, et même avant son adhérence placentaire à la paroi de l'œcie, bourgeonne des polypides au pôle apical opposé à celui par lequel se fera la fixation de la larve lorsque celle-ci aura quitté la colonie-souche. Or, les polypides, au nombre de deux ou davantage (*Cristatella*), se forment aux dépens d'une vésicule didermique, issue de la paroi cystidiale, selon des processus essentiellement identiques à ceux par lesquels tout polypide se constitue dans la colonie.

2. CYSTIDE STATOBLASTIQUE

Les Phylactolémates de nos régions, mourant au début de la mauvaise saison, ne se maintiennent d'année en année que grâce aux statoblastes. Les statoblastes ont donc, pour la vie et la propagation des Phylactolémates, une importance plus grande que les larves.

Ces statoblastes des Phylactolémates se forment dans le tube mésodermique funiculaire. Laissant de côté en ce moment les détails de leur formation, en nous basant sur les observations, les descriptions et les dessins que nous ont laissés les auteurs, notamment BRAEM (4-8) et V. BÜDDENBROCK (25), le statoblaste des Phylactolémates est un cystide, tout comme l'hibernacula des *Paludicella* décrit par DAVENPORT (11) et BRAEM (4-8). Mais ce cystide, au lieu de se constituer à la façon d'un cystide ordinaire et comme l'hibernacula d'une *Paludicella*, c'est-à-dire comme une expansion de la paroi cystidiale d'un cystide-souche, se forme indépendamment de cette paroi, dans le funicule. En plus de la coque bivalve de chitine qui l'entoure et le protège, il est constitué par un épiderme d'une seule couche de cellules cubiques entourant une cavité centrale virtuelle, oblitérée par d'énormes cellules remplies d'inclusions deutoplasmiques et représentant le mésoderme.

Le statoblaste n'est donc pas un bourgeon polypodial, mais un cystide hivernant capable de vie latente et d'où sortiront les zoïdes du printemps suivant. En effet, lors de son développement, ainsi que l'a remarquablement décrit BRAEM, ce cystide statoblastique bourgeonne comme le fait le cystide larvaire, un ou deux polypides initiaux. Nous reprendrons ultérieurement ce processus; relevons simplement le fait qu'en une région apicale de ce cystide statoblastique, l'épiderme s'épaissit, s'invagine en une vésicule close restant attachée à la paroi épidermique et revêtue d'un feuillet mésodermique, exactement comme naît tout polypide dans le cystide d'une colonie.

On ne peut donc confondre le bourgeonnement des polypides et la formation des statoblastes. Le bourgeonnement est essentiellement le résultat de l'activité de la paroi didermique cystidiale. Le statoblaste est une formation particulière du funicule: c'est un cystide indépendant, hivernant, deutoplasmique.

CONCLUSION. — Tous les cystides d'une colonie de Bryozoaires se forment par croissance, dilatation et multiplication d'un cystide larvaire ou statoblastique, fondateur et initial, et tous les polypides, sans aucune exception, naissent par bourgeonnement de la paroi didermique des cystides quels qu'ils soient.

B. — Accroissement de la colonie d'un Bryozoaire.

1. GYMNOLEMATES

Conformément aux conclusions que nous tirons du chapitre précédent, la multiplication des zoïdes est d'abord une multiplication de cystides. Ce sont les cystides qui doivent s'édifier en premier lieu, puisque les polypides dérivent du

bourgeonnement de leur paroi. Il en est ainsi pour les Gymnolémates. C'est ce que montrent notamment les *Paludicella*, comme DAVENPORT (11) et BRAEM (8) l'ont décrit et ainsi que le représentent les figures ci-jointes, montrant deux stades de l'allongement du rameau (fig. 1). Le cystide adulte (fig. 1, A) a émis en sa région apico-anale une digitation prolongeant sa cavité générale. Après avoir

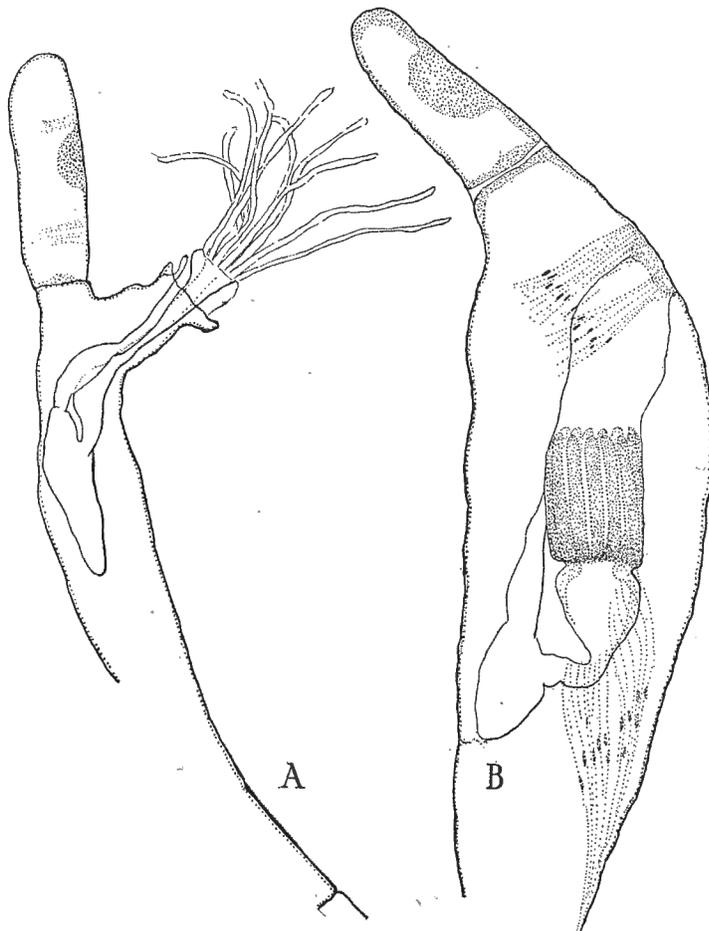


FIG. 1. — A) Cystide adulte de *Paludicella*, présentant un jeune cystide isolé et bourgeonnant son polypide. — B) Accroissement du jeune cystide de la figure précédente. Le bourgeon polypodial est devenu un polypide sur le point de s'épanouir. Formation à la région apico-dorsale d'un jeune cystide, déjà isolé et muni de son bourgeon polypodial.

acquis une certaine taille, cette digitation s'individualise complètement et se sépare du cystide-souche par un diaphragme septal. La digitation apico-anale ainsi formée et isolée est un nouveau cystide; sur sa face ventrale on voit apparaître le bourgeon du polypide. La figure 1, B représente ce bourgeon, devenu un jeune polypide prêt à sortir de son cystide considérablement accru. Mais ce cystide nouveau, avant que le polypide ne soit fonctionnel, a émis à son tour en

sa région apico-anale une petite digitation, l'ébauche d'un troisième cystide présentant déjà son individualisation et portant sur la face ventrale dans la région subapicale le bourgeon du troisième polypide.

Le développement de l'hibernacula tel que le décrit BRAEM (8) et ainsi que nous avons pu le suivre au laboratoire se poursuit de la même façon.

Pendant que dans le cystide hivernant s'organise le polypide correspondant, les deux valves de l'enveloppe s'ouvrent comme les valves d'une gousse de pois et ce cystide en croissance se prolonge immédiatement par une digitation apico-anale, ébauche du deuxième cystide. Ce deuxième cystide présente sur sa face ventrale, dans la région subapicale, le début de la prolifération du bourgeon polypodial, avant même que le nouveau cystide bourgeonnant ne soit séparé du cystide souche (fig. 4, Tafel XIV, BRAEM (8) 1914).

De toute façon, chez le Gymnolémate, le polypide est une formation du cystide et il faut que celui-ci ait acquis son individualisation pour que le bourgeon polypodial apparaisse.

Il en est ainsi également chez *Bugula* (SEELIGER 1890), *Alcyonidium* (RÖMER 1906, FAULKNER 1933) et les Stoloniférines, telles que les *Bowerbankia*, où le cystide en formation, s'allongeant en une longue digitation creuse, didermique, du cystide-souche, présente cette particularité d'offrir sur sa paroi une double ou triple rangée de bourgeons plus ou moins placés en quinconce. Ces rangées de bourgeons s'étendent vers la région apicale en croissance selon une courbe légèrement hélicoïdale. Chaque bourgeon, au lieu de pendre dans la cavité cystidiale, se loge dans une hernie extérieure de celle-ci. Chaque hernie devient un cystide propre à chaque polypide, si bien que le cystide formateur et bourgeonnant n'est occupé par aucun polypide, mais devient une sorte de stolon portant le bouquet de cystides secondaires disposés hélicoïdalement. Tous ces zoïdes sont réunis par un funicule commun et ramifié qui traverse les diaphragmes septaux des loges cystidiales.

En résumé, la colonie n'est donc que l'accroissement de la région apico-anale du cystide initial. L'accroissement se fait par individualisation successive en cavités cystidiales, qui donnent ensuite, par bourgeonnement de leur paroi, un ou plusieurs polypides.

2. PHYLACTOLEMATES

Chez les Phylactolémates il n'en est pas ainsi : dans la croissance de la colonie, la formation des polypides devance celle des cystides correspondants. Le bourgeon polypodial apparaît, en effet, sur la paroi du cystide-souche, et ce n'est qu'à un stade avancé qu'il se trouve logé dans un cystide propre formé par accroissement et dilatation de la paroi cystidiale initiale. Cette distinction entre les Gymnolémates et les Phylactolémates avait été nettement signalée par NITSCHÉ (21) et reconnue par les auteurs qui l'ont suivi.

Les Phylactolémates suivent cependant la règle générale pour le cystide initial larvaire ou statoblastique. Ils s'en écartent au cours de la croissance de la colonie par une exagération et une accélération du pouvoir de bourgeonnement, accélération et exagération que nous rencontrons d'ailleurs chez certains Gymnolémates Cténostomes : les Stoloniforines, par exemple.

Outre des spécialisations morphologiques, pour lesquelles je renvoie à l'excellente étude histologique faite par ERN. MARCUS (19), les Phylactolémates se distinguent donc par une intensité du bourgeonnement telle que les bourgeons apparaissent dans le cystide-souche avant que les digitations cystidiales se soient formées. Il en résulte que la définition de l'individualité cystidiale, que nous avons brièvement rappelée précédemment, ne convient pas tout à fait aux Phylactolémates.

Le cystide du Phylactolémate possède, en effet, en plus de son polypide, des bourgeons polypodiaux.

L'attention des zoologistes a été frappée par l'importance de ce bourgeonnement polypodial, si bien que l'accroissement de la colonie des Phylactolémates a été décrite en fonction de la loi d'apparition des bourgeons polypodiaux. Or, chez les Phylactolémates, l'exagération du bourgeonnement s'accroît d'un genre à un autre; il en résulte que si les observations sont faites sur les Phylactolémates très évolués, comme les *Cristatella*, l'interprétation du bourgeonnement peut être faussée par des phénomènes secondaires.

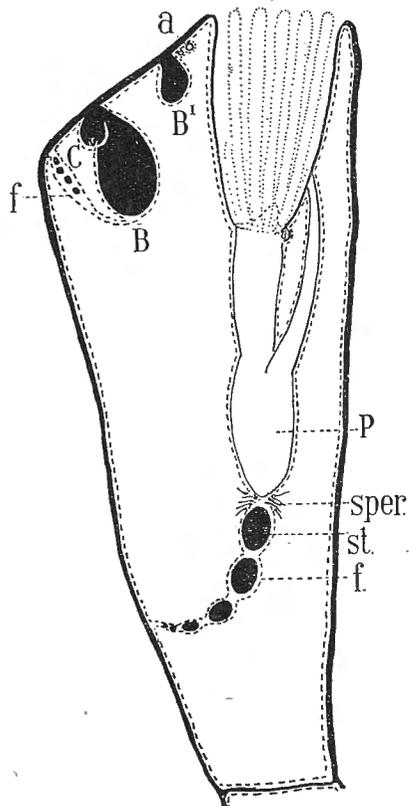
On peut représenter d'une façon simple les étapes de l'évolution chez les Phylactolémates, par trois genres :

1° Les *Fredericella*, où le lophophore est encore circulaire à l'état adulte, quoique nettement en fer à cheval lors de sa formation embryonnaire, et où les cystides sont séparés par des diaphragmes septaux.

2° Les *Plumatella*, où le lophophore est en fer à cheval à l'état adulte et où les cystides bien individualisés communiquent largement les uns avec les autres.

FIG. 2. — Schéma d'un cystide adulte de *Fredericella* montrant le polypide rétracté (P); le funicule contenant les statoblastes (st.) et les spermatozoïdes (sper.) et la position des bourgeons polypodiaux; B avec son funicule et son bourgeon de dédoublement C, du bourgeon adventif B¹ et des œufs a.

3° Les *Cristatella*, où le lophophore en fer à cheval est le plus développé et où les cystides sont confluent de façon que les polypides sont suspendus dans une vaste cavité commune.



Le bourgeonnement s'exagère progressivement des *Fredericella* aux *Cristatella*. C'est pourquoi nous nous servons des *Fredericella* pour définir et comprendre le cystide du Phylactolémate et son mode de bourgeonnement, au cours du développement du statoblaste ou dans une colonie adulte.

Le cystide du Phylactolémate présente, outre le polypide (A) principal et fonctionnel propre à ce cystide, trois bourgeons polypodiaux (fig. 4), un bourgeon avancé, le premier bourgeon (B), un bourgeon de dédoublement (C), formé au point d'attache (le collet) de B, et un bourgeon adventif (B') situé en deçà de B, vers la région orale, et né directement de la paroi cystidiale (fig. 2).

Ces trois bourgeons, ainsi que l'ont signalé tous les auteurs, apparaissent dans une région bien déterminée de la paroi ventrale du cystide à une certaine distance de la région orale. Ainsi qu'il sera dit plus loin, et comme BRAEM l'a bien fait remarquer, les trois bourgeons ne sont pas nécessairement dans le même plan sagittal; le bourgeon adventif B' et le bourgeon de dédoublement C sont légèrement déplacés à gauche ou à droite par rapport au plan passant par B. Ceci est un détail sur lequel nous n'insisterons pas.

Ces trois bourgeons polypodiaux ainsi définis, nous pouvons envisager leur formation. Elle est beaucoup mieux connue que celle des bourgeons des Gymnolémates, mais son interprétation a donné lieu à des conceptions générales qu'il importe d'analyser de plus près pour résoudre le problème de l'origine des éléments régénérateurs.

3. FORMATION DU BOURGEON POLYPODIAL. LE MASSIF EMBRYONNAIRE

Tous les auteurs sont d'accord pour reconnaître que les bourgeons polypodiaux, à un moment de leur développement, passent par un stade de vésicule didermique.

METCHNIKOFF (20), NITSCHÉ (21), KAFKA (14) SEELIGER (24), mais surtout KRAEPELIN (16) ont considéré les bourgeons polypodiaux formés par une invagination plus ou moins nette de la double paroi cystidiale au point de bourgeonnement. Cette invagination, typique chez les *Fredericella* et les *Plumatella*, se présenterait, selon KRAEPELIN, sous la forme d'une délamination chez les *Cristatella* et les *Pectinatella*.

C'est-à-dire que le bourgeon est un sac didermique dont le feuillet interne est d'origine ectodermique et cependant destiné à former tous les organes du nouveau polypide, en particulier l'anse digestive, tandis que le feuillet externe est mésodermique, d'origine pariétopleurale, et ne constituera que le revêtement mésodermique du nouveau zoïde : splanchnopleure et la pariétopleure.

A cette interprétation de la formation du bourgeon polypodial par « Einstülpung » ou « Absfaltung » de KRAEPELIN, HATSCHÉK (13), DAVENPORT (11), BRAEM

(4-7) ont opposé des observations plus précises, selon lesquelles la première ébauche du bourgeon est massive, quoique didermique. Elle est constituée d'un amas cellulaire interne de cellules essentiellement régénératrices, amas revêtu du feuillet pariétopleurale.

Le massif interne se creuse d'une cavité limitée par un feuillet interne, cavité qui s'ouvre par la suite à l'extérieur et prend l'aspect que les auteurs précédents avaient interprété comme étant une invagination. Le massif interne qui donnera le feuillet interne de la vésicule didermique proviendrait d'un amas embryonnaire situé à la base de l'ectoderme à l'endroit de la zone de prolifération.

C'est BRAEM (4) qui a surtout développé cette idée; la conception de la réserve embryonnaire de BRAEM (4) découle des observations sur *Cristatella*, genre correspondant au stade le plus évolué des Phylactolémates (1890). Elle fut reprise en fait dans ses quatre longs mémoires (4-7) et étendue par conséquent aux *Fredericella* et aux *Plumatella*. Si les travaux de BRAEM sont remarquables par l'abondance et l'importance des faits observés et l'illustration admirable qui les accompagne, ses interprétations, par contre, sont confuses, embrouillées, d'une terminologie inutilement compliquée dans un texte long et souvent obscur. Il est difficile de les condenser en un exposé clair et net. Je m'y efforcerai cependant. La conception du bourgeonnement selon BRAEM est basée sur la notion du *Doppelknospe*, c'est-à-dire du bourgeon de dédoublement. Selon cet auteur, le *Doppelknospe* est la forme typique et caractéristique du bourgeonnement des Phylactolémates.

C'est NITSCHÉ (21) qui avait signalé le *Doppelknospe*, page 132 : « In sehr vielen Fällen nicht ein, sondern zwei Polypiden gehen aus derselben Knospenanlage her. » BRAEM en a fait le point de départ de toute son interprétation :

a) Un bourgeon avancé chez les *Cristatella* se présente sous la forme d'une vésicule didermique non encore ouverte à l'extérieur et ayant la forme d'une cornue. Son revêtement périphérique se continue avec la pariétopleure du cystide. Le feuillet interne est en contact avec l'ectoderme, mais par l'intermédiaire d'un massif de cellules embryonnaires qui, dans la région du collet, s'étend sous l'ectoderme formé de cellules hautes et vacuolées. Ce sont ces cellules embryonnaires qui, en proliférant, ont refoulé la pariétopleure pour former l'ébauche du bourgeon, massive d'abord, creuse ensuite. Le feuillet interne du bourgeon est donc issu du massif embryonnaire situé au collet du bourgeon et à la base de l'ectoderme. Mais le massif embryonnaire sous-ectodermique n'a pas été épuisé par la formation du feuillet interne du bourgeon B (fig. 3, A).

b) En effet, les cellules embryonnaires du collet du bourgeon B prolifèrent et forment un petit massif qui refoule le feuillet périphérique pariétopleurale de la région du collet et constituent ainsi l'ébauche du bourgeon de dédoublement (C). C'est ce que nous montrent les fig. 75 à 77, pl. VI et fig. 89-90, pl. VII — BRAEM (1890), et que schématise la fig. 3, A. Ce bourgeon de dédoublement va se creuser

et devenir également didermique, puis il s'écartera latéro-ventralement pour devenir indépendant de sa souche. Mais il en résulte que le feuillet interne régénérateur du bourgeon de dédoublement provient d'une portion du massif embryonnaire du collet du bourgeon-souche B. Avant de se séparer de B, C pourra lui-même émettre un bourgeon de dédoublement D qui l'accompagnera lors de son déplacement ventral, mais qui s'en séparera par la suite, non sans avoir à son tour produit un bourgeon de dédoublement. Ainsi, par le procédé du *Doppelknospe*, le matériel embryonnaire de la région du collet du bourgeon-souche va se propager de bourgeon en bourgeon, de génération en génération, constituant toute la colonie, d'autant plus qu'une partie du massif embryonnaire du collet de chaque bourgeon, quel qu'il soit, intervient dans la formation de la paroi cystidiale du cystide, dont le bourgeon envisagé sera le polypide principal.

c) Revenons au bourgeon B, duquel nous sommes partis. Le massif embryonnaire sous-ectodermique qui a donné B, le bourgeon de dédoublement C et qui édifiera la paroi cystidiale n'est pas épuisé. Une troisième portion se détache du collet, glisse à la base de l'ectoderme rattachée pendant un certain temps par un cordon de cellules embryonnaires, puis définitivement indépendante. C'est ce que montrent les figures 79, 80, 81, 89-90, pl. IV et V, 1890, BRAEM (4) et le schéma de la figure 3, A.

Ce massif ainsi détaché du collet prolifère à la base de l'ectoderme et, refoulant bientôt la pariétoleure adjacente, devient l'ébauche didermique massive d'abord, creuse ensuite du bourgeon adventif B'. Ainsi, d'après BRAEM, l'*Adventivknospe* est une sorte de bourgeon de dédoublement accéléré dont les éléments formateurs se sont détachés précocement du massif initial de B.

EN CONCLUSION : les trois bourgeons envisagés typiquement dans un cystide adulte de Phylactolémates proviennent du bourgeon B, soit par *Doppelknospe* d'une part, ou par un *Doppelknospe* accéléré, l'*Adventivknospe*. Les éléments régénérateurs et formateurs de ces trois bourgeons dérivent d'un même massif embryonnaire.

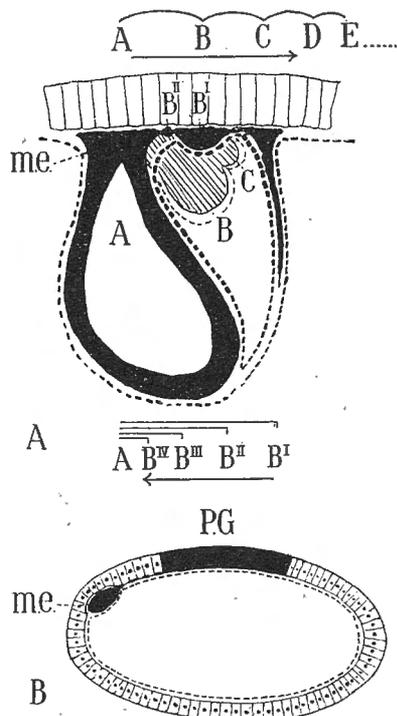


FIG. 3. — Schémas destinés à résumer la théorie de la continuité de la masse embryonnaire chez *Cristatella*, d'après BRAEM (fig. 89-90, Taf. VII, 1890, et fig. VI et VII, Pg 60, 1912).

A) Bourgeon avancé A, dont le feuillet interne provient de la masse embryonnaire sous-ectodermique (*m.e.*); les bourgeons de dédoublement B et C, qui se forment aux dépens de la masse embryonnaire et dans le sens centrifuge; les bourgeons adventifs B', B'', qui se constituent par ségrégation de la masse embryonnaire et dans le sens centripète.

B) Origine de la masse embryonnaire (*m.e.*) dans le statoblaste, par séparation de la plaque germinative (P.G.), qui donne le premier polypide.

La réserve embryonnaire emportée par chaque bourgeon agira de la même façon que celle de B lorsque le bourgeon s'écartera. Et ainsi le massif embryonnaire se propage de bourgeon en bourgeon et édifie toute la colonie. Une remarque est à faire cependant : BRAEM étend sa conception à *Plumatella* et à *Fredericella*, mais il n'en décrit pas le processus, et aucune figure n'en donne une représentation adéquate. Notamment, dans la fig. 104 (BRAEM (4) 1890), destinée à montrer la formation du bourgeon adventif chez *Plumatella*, on ne voit point le phénomène de ségrégation du massif embryonnaire que BRAEM décrit chez *Cristatella*, lors de la naissance de l'ébauche du bourgeon adventif.

4. ORIGINE DU MASSIF EMBRYONNAIRE

Mais en acceptant ainsi l'interprétation générale de BRAEM, il reste à savoir d'où vient le massif embryonnaire sous-ectodermique.

Selon BRAEM (4-7), le massif embryonnaire proviendrait de la larve et du statoblaste fondateur de la colonie. BRAEM ne fournit aucune précision pour ce qui concerne l'origine du massif embryonnaire dans la larve. Il se borne à l'affirmer. Il est plus explicite au sujet du statoblaste, en se basant sur ses belles observations relatives à la formation du premier polypide dans le statoblaste, notamment chez *Cristatella* et *Pectinatella*. Le premier polypide provient essentiellement d'une région déterminée du feuillet épidermique du cystide statoblastique de la région apicale, que BRAEM (43) appelle la plaque germinative. Les cellules, plus hautes, y sont à l'état embryonnaire. Cette plaque germinative s'infléchit et s'enfonce vers la cavité statoblastique, tout en se revêtant d'un feuillet mésodermique (fig. 3, B).

Cette invagination de la plaque germinative entraîne ainsi la formation d'une vésicule didermique (ecto-mésodermique), ébauche du premier polypide et rattachée en son collet à la paroi apicale du cystide statoblastique.

Mais une portion de la plaque germinative se détache sous forme de massif embryonnaire et, glissant à la base de l'ectoderme, vient se placer ventralement à une certaine distance du collet du premier polypide.

Les fig. 86, 87, 88, 88a, 1890, BRAEM (4), schématisées dans la fig. 3, B, représentent ce massif de cellules embryonnaires sous-ectodermique dans le cystide statoblastique. Il est destiné à former les bourgeons polypodiaux, comme il fut décrit précédemment dans un cystide normal (c'est-à-dire B, C et B'). Ce massif embryonnaire sous-ectodermique se serait donc isolé de la plaque germinative à la façon d'un *Adventivknospe*, c'est-à-dire par un procédé de *Doppelknospe* accéléré. D'ailleurs, BRAEM (7) montre que dans un statoblaste de *Pectinatella* la séparation du massif embryonnaire est plus rapide, le premier bourgeon du cystide statoblastique étant plus rapproché du collet du premier polypide et se formant vraiment comme un *Doppelknospe*.

Ainsi, le premier massif embryonnaire s'isole de la plaque germinative stato-

blastique. Cependant, les fig. 86, 87, 88, 88a, 1890, BRAEM (4), qui nous montrent ce massif embryonnaire, ébauche du premier bourgeon et souche de toute la colonie, ne nous révèlent pas le processus de la ségrégation d'avec la plaque germinative, ni celui de son cheminement sous l'ectoderme. Ces deux processus sont purement et simplement affirmés par BRAEM.

Si nous acceptons encore cette interprétation de BRAEM, il reste, pour fermer le cycle de l'évolution de la masse embryonnaire, à déterminer l'origine de la plaque germinative statoblastique. Il importe dès lors de reprendre la formation du statoblaste et celle du funicule.

5. FORMATION DU FUNICULE ET DES STATOBLASTES

c) Les statoblastes des Phylactolémates ont été considérés comme issus d'une seule cellule, sorte d'œuf parthénogénétique, par les premiers observateurs, par VERWORN (1887) notamment. Cependant, ALLMAN (1856) décrivait le statoblaste comme un bourgeon formé dans le funicule. Cette interprétation fut confirmée par NITSCHKE (21, 1868), REINARD (23, 1881), KRAEPELIN (16, 1886-1892), OKA (22, 1891), par BRAEM (4-8, 1890-1914) et par VON BUDDENBROCK (25, 1910).

ALLMAN (1), NITSCHKE (21), VERWORN ne se sont guère préoccupés de la formation même du funicule. Les opinions des auteurs subséquents peuvent se classer de la façon suivante :

I. — Dès sa formation, le funicule est constitué d'éléments ectodermiques et mésodermiques.

C'est l'opinion de KRAEPELIN (21) (1892), admise par RABITO et DAVENPORT (11). Le funicule se forme à la base libre du bourgeon quand celui-ci est au stade de vésicule didermique, par prolifération des deux feuilletts : le feuillet périphérique mésodermique constituant le tube funiculaire proprement dit et le feuillet interne du bourgeon donnant les cellules axiales du funicule. Cette ébauche ainsi constituée s'allonge et vient se mettre en contact avec le feuillet pariétopleurale du cystide, au niveau du collet du bourgeon.

II. — Au moment de sa formation, le funicule est mésodermique; ce n'est que secondairement qu'il devient hétérogène, formé d'un tube mésodermique entourant un axe de cellules régénératrices ou cystigènes.

Cette opinion est celle de BRAEM (4, 1890) et de VON BUDDENBROCK (25, 1910).

a) Selon BRAEM (1890), le funicule apparaît à un stade précoce, alors que le bourgeon est au stade de vésicule didermique non encore ouverte à l'extérieur et sur le point de donner déjà la première ébauche du bourgeon de dédoublement (*Cristatella*). Il dérive d'une crête longitudinale du feuillet externe mésodermique du bourgeon qui, se pinçant en sa région médiane, se transforme en une traînée de cellules en forme d'arc, reliant le feuillet pariétopleurale au niveau du collet du même bourgeon. Au fur et à mesure que le bourgeon se développe, les cellules du collet participant à la formation de la paroi cystidiale écartent

l'attache pariétopleurale du funicule de la région du collet et cette attache funiculaire se déplace ainsi progressivement sur la face ventrale.

Les figures 113 à 117, tableau X, 1890 (4), nous montrent l'anse funiculaire aux différents points.

b) Tout en reconnaissant, avec BRAEM, que le funicule est mésodermique à son origine et formé par le feuillet périphérique du bourgeon, VON BUDDENBROCK (25) reprend la conception de KRAEPELIN (16) : le funicule s'accroît de la base du bourgeon vers la paroi cystidiale, mais il est exclusivement mésodermique. Selon VON BUDDENBROCK, cependant, la prolifération du feuillet périphérique s'étend sur une certaine longueur du bourgeon, puis la tumeur ainsi formée s'écarte par son bout distal et le funicule passe par un stade où son extrémité distale flotte dans la cavité générale [fig. 1, 2, 3, 4, *Cristatella*, pl. XX, 1910; fig. 22, 23, *Plumatilla*. XXI (25, 1910)].

L'extrémité libre, en s'accroissant, va rejoindre la paroi cystidiale du collet du bourgeon à l'angle formé par le bourgeon et son bourgeon de dédoublement (*Cristatella*). Mais les cellules pariétopleurales de la région du collet se multiplient et vont à la rencontre de l'extrémité libre du funicule (fig. 6, *Cristatella*), formant une base évasée où le funicule s'enfonce.

En résumé, pour BRAEM et VON BUDDENBROCK, le funicule est exclusivement un tractus mésodermique rattachant le feuillet périphérique de la base du bourgeon à la pariétopleure du collet, au niveau de l'angle où se forme le bourgeon de dédoublement.

III. — Mais si le funicule est exclusivement mésodermique lors de sa formation, il ne tarde pas à devenir didermique par apparition, le long de son axe, d'une rangée de cellules régénératrices internes : les cystigènes. Ces cystigènes proviendraient du feuillet ectodermique et la pénétration se ferait au niveau du collet, aussitôt donc que le funicule vient de se constituer. Cette migration des cystigènes de l'ectoderme dans le funicule a été décrite par BRAEM (1890) et par VON BUDDENBROCK (1910) et illustrée par des figures qui semblent ne laisser aucun doute sur ce phénomène curieux. Je commencerai par résumer les observations de VON BUDDENBROCK, pour reprendre ensuite celles de BRAEM, auxquelles cet auteur a donné une interprétation qui complète la théorie de la réserve embryonnaire dont il fut question précédemment.

VON BUDDENBROCK (25) n'a observé qu'une seule fois cette migration chez *Cristatella*, mais la préparation (fig. 8) est si claire qu'aucun doute ne peut exister à ce sujet, déclare-t-il. Ces cellules migratrices forment à la base de l'ectoderme un lot bien distinct, un *Keimstock*, qui va pénétrer d'un coup dans l'axe funiculaire et où il contribuera à former le seul et unique statoblaste du funicule.

Par contre, cette migration se produit plus lentement chez les *Plumatella* (fig. 25, 26, 27, 1910, 25). Les cellules migratrices forment également un massif distinct à la base de l'ectoderme. Elles glissent de l'ectoderme dans le

funicule, en traversant les couches musculaires. La figure 25 représente le début de la migration; dans la préparation 26, la moitié du stock de cellules cystigènes est engagée dans le funicule; dans la figure 27, la migration se termine. La provision de cystigènes est acquise par le funicule; les cellules vont se disposer en file selon l'axe funiculaire, pour participer progressivement à la formation de la série des statoblastes.

Signalons enfin une remarque de VON BUDDENBROCK, d'après laquelle le massif de cellules cystigènes, préparé à la base de l'ectoderme, en face de l'attache funiculaire chez les *Cristatella* et qui pénètre d'un coup dans le funicule, rappellerait la formation d'un bourgeon cystidial. Ainsi la formation du statoblaste se ramènerait à un bourgeonnement et le phénomène revêtirait son aspect primitif chez les *Cristatella*. Chez les *Plumatella*, le *Keimstock* se strobilise, pour donner un nombre variable de statoblastes. Il serait assez étonnant que *Cristatella* fut primitif pour ce qui concerne la migration du *Keimstock*, alors que nous avons déjà signalé combien il était plus évolué en ce qui concerne la formation des bourgeons cystidiaux et par toute sa structure.

C'est BRAEM (4) qui a décrit le premier cette migration des cellules cystigènes dans le funicule, à la fois chez *Plumatella* et chez *Cristatella*. Il l'a représentée par des dessins impressionnants, notamment la figure 120 (4), pour les *Plumatella*, et surtout les figures 90, 91, 92 (4), pour *Cristatella*, et que schématise la figure 3, A.

Mais BRAEM en tire une interprétation qui correspond à ce qui fut dit de sa théorie embryonnaire. Les cellules cystigènes migratrices proviennent du massif embryonnaire qui a donné le bourgeon principal, son bourgeon de dédoublement et le bourgeon adventif. On voit, en effet, un groupe de cellules s'en séparer au niveau de l'attache funiculaire et constituer le *Keimstock* (les fig. 91 et 92), en pénétrant dans l'axe du funicule jusqu'au niveau où commence à se former le premier statoblaste (fig. 3, A).

Les cellules cystigènes du funicule dériveraient donc du massif embryonnaire sous-ectodermique.

Ainsi le funicule, aussitôt formé, devient hétérogène. Il s'allonge à sa base d'attache par adjonction des cellules du feuillet externe du collet du bourgeon, déclare BRAEM. Dans ce funicule se forme le statoblaste unique (*Cristatella*), ou les statoblastes (*Plumatella*), aux dépens de deux sortes de cellules, les cystigènes, dont nous venons de parler, et les cellules deutoplasmiques, *Bildungsmasse*. Celles-ci dériveraient du feuillet périphérique du funicule et seraient conséquemment mésodermiques.

Les cystigènes forment une vésicule qui s'accroît, se dilate puis s'aplatit, constituant une enveloppe double qui entoure les cellules deutoplasmiques (*Bildungsmasse*) dans une vésicule close. Le feuillet le plus externe disparaît, formant les deux valves chitineuses plus ou moins compliquées du statoblaste,

tandis que le feuillet interne périphérique devient le feuillet épidermique proprement dit du cystide statoblastique. Cette vésicule de cystigènes ne se constitue pas à partir d'une seule cellule, comme l'ont cru certains auteurs. BRAEM et surtout VON BUDDENBROCK sont d'accord pour déclarer que les cellules cystigènes logées dans l'axe du funicule se groupent en petites masses espacées, lesquelles se dilatent pour constituer la vésicule du statoblaste.

En résumé, tout bourgeon cystidial provient d'une réserve embryonnaire sous-ectodermique (BRAEM). Cette réserve embryonnaire se transmet de bourgeon en bourgeon, constituant tous les zoïdes de la colonie par le processus du *Doppelknospe* et de l'*Adventivknospe* (BRAEM). Elle dérive de la larve et du statoblaste, où elle s'est séparée de la *plaque germinative* formant le premier polypide (BRAEM). Enfin, cette plaque germinative elle-même, étant une portion du feuillet externe épidermique du cystide statoblastique, est formée par les cystigènes, c'est-à-dire par une portion du massif embryonnaire responsable de la formation du bourgeon dont le funicule dépend (BRAEM).

Ainsi, la théorie de la continuité de la réserve embryonnaire se démontrerait d'une façon particulièrement claire chez les Bryozoaires, d'après les observations de BRAEM et de VON BUDDENBROCK. Elle assure la pérennité de l'espèce. Elle se comporte comme la lignée germinale, donnant le soma, mais s'en séparant cependant dès le début de l'organogénèse; elle est immortelle. C'est cette conception d'une réserve embryonnaire que MARCUS (19) accepte dans son récent travail sur *Lophopus cristallinus*. Chaque ébauche de bourgeon renferme le matériel de bourgeonnement pour sa descendance.

C. — Loi d'apparition des bourgeons (voir fig. 3 a).

La conception de la continuité de la réserve embryonnaire telle que nous l'avons résumée en la dégageant des considérations souvent confuses et parfois indémontrées, en la poussant jusqu'en ses conséquences logiques non exprimées parfois dans le texte, se complète par une loi d'après laquelle BRAEM explique l'ordre d'apparition des bourgeons chez les Phylactolémates.

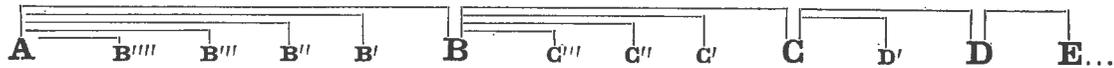
Elle découle de la superposition des observations relatives au bourgeonnement des *Cristatella* et aux phases de formation des différents rameaux d'une jeune colonie de *Plumatella* et de *Fredericella* (4-7).

A, étant individu initial, donne par le processus du bourgeonnement de dédoublement (*Doppelknospe*), un bourgeon B, lequel fournit de la même façon C, ce dernier engendre D, et ainsi de suite, selon la formule :



A, B, C, D, E, sont des individus principaux; leur apparition dans le sens centrifuge allonge la colonie.

Mais en même temps se forment, à partir de A, des bourgeons intercalaires, secondaires, situés entre B et A, et dont l'ordre d'apparition est centripète, le plus jeune étant le plus rapproché de A. Ces bourgeons intercalaires se constituent par *Adventivknospe* et donnent les rameaux latéraux de la colonie. De même, des bourgeons intercalaires apparaissent à partir de B et de C, etc.; la formule devient



Le nombre de bourgeons intercalaires ou *Adventivknospen*, ou individus secondaires, dépend naturellement de l'importance de la réserve embryonnaire du bourgeon-souche. Chez *Cristatella* il peut se produire quatre bourgeons intercalaires. Mais dans des colonies plus âgées, c'est tout au plus un bourgeon intercalaire qui se constitue.

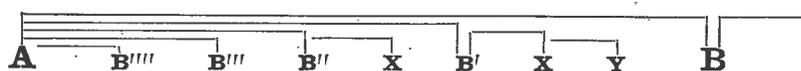
Il faut comprendre, sans doute, que chaque bourgeon, ou chaque individu primaire ou secondaire, quel qu'il soit, peut à son tour former les bourgeons, comme il vient d'être décrit pour A.

C'est ainsi que si nous reportons cette nomenclature qui découle de la loi ainsi formulée au schéma de rameau de *Plumatella* (fig. 45, pl. III, reproduite dans KORSCHULT et HEIDER, fig. 455, p. 639) :

A aurait donné B par dédoublement; B aurait donné C et C aurait donné D.

B' et B'' sont les *Adventivknospen* de A, comme C' et C'' sont les *Adventivknospen* de B.

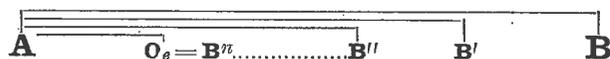
D'autre part, chacun de ces *Adventivknospen* donne des bourgeons de dédoublement. Si bien que le schéma de BRAEM pourrait être complété de la façon suivante :



Cette loi s'allie très bien à l'idée d'une propagation d'une réserve embryonnaire de bourgeon en bourgeon.

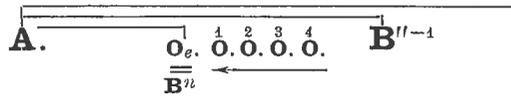
BRAEM y reviendra en chacun de ses travaux, la complétant notamment du mode de formation des organes génitaux. Reprenant la conception de METSCHNIKOFF et KRAEPELIN, BRAEM considère en effet l'œcium, c'est-à-dire la poche incubatrice de l'œuf, comme un bourgeon, mais un bourgeon arrêté en son développement. L'œcium serait le dernier bourgeon adventif de la série, c'est-à-dire le bourgeon le plus proximal de A :

Oe = Bⁿ.



D'autre part, les œufs, se constituant aux dépens des cellules du feuillet pariétopleurale, se produisent au voisinage de l'œcium dans un sens opposé à

celui des bourgeons intercalaires : du dernier bourgeon adventif vers l'œcium, l'œuf le plus âgé étant le plus près de l'œcium.



Et, dans le souci de rapprocher l'origine des œufs de celle des spermatozoïdes qui se forment aux dépens du feuillet périphérique de la région proximale du funicule, au voisinage de l'anse digestive, BRAEM considère la série des œufs cheminant de la pariétoleure vers l'œcium selon le schéma ci-contre, comme le funicule même de ce bourgeon particulier qu'est l'œcium. L'œcium représente un individu femelle (*Plumatella*).

Je dois ajouter que dans le mémoire ultérieur sur les organes génitaux de *Fredericella*, BRAEM ne reprend plus cette dernière conception d'un funicule ovariqué. Enfin, MARCUS (19) signale avec raison que si l'œcium est conditionné par l'ovaire, puisqu'on ne trouve jamais d'œcium sans ovaire, il existe de nombreux ovaires sans œcium. Ceci est vrai non seulement chez les *Lophopus*, mais aussi chez les *Plumatella*. De plus, je ne crois pas qu'il faille assimiler l'œcium à un bourgeon; leur formation et leur histologie sont différentes.

*
* *

La continuité de la réserve embryonnaire, complétée ainsi par la loi formulée précédemment, présente le bourgeonnement des Bryozoaires d'une façon ingénieuse et séduisante. Mais elle est conventionnelle, inexacte et incomplète.

1. Il n'est pas tenu compte du mode de formation du premier polypide à partir du cystide statoblastique. Les trois premiers de ces polypides se forment par *Adventivknospe*.

2. Enfin, si l'on considère un zoïde du schéma de BRAEM tel que le reproduisent KORSCHULT et HEIDER, il est tout à fait arbitraire de considérer B comme formé par *Doppelknospe* de A et B₁ par *Adventivknospe*. Ce dernier pourrait très bien être un *Doppelknospe*, comme l'est D par rapport au polypide C et C par rapport à B.

Nous reviendrons dans nos conclusions sur cette erreur de la loi de BRAEM, qui, malgré sa clarté apparente, ne permet pas une réelle compréhension de l'apparition des bourgeons chez les Phylactolémates.

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES

La vérification de la continuité de la réserve embryonnaire chez les Phylactolémates, telle que l'a conçue BRAEM, doit porter sur trois points, trois phases essentielles dans le cycle de la formation et de la transmission du massif embryonnaire.

1. L'origine éventuelle d'un massif embryonnaire détaché de ce que BRAEM a appelé la plaque germinative du statoblaste donnant le premier polypide.

2. La formation d'un bourgeon polypodial, de son bourgeon de dédoublement et du bourgeon adventif aux dépens du massif embryonnaire.

3. L'origine, aux dépens de la même masse embryonnaire, des cystigènes du funicule du bourgeon envisagé, cystigènes qui, par la suite, formeront le feuillet épidermique du statoblastes et conséquemment la plaque germinative d'où se séparera la masse embryonnaire d'une nouvelle colonie.

A. — Formation du premier bourgeon adventif dans le cystide statoblastique en développement (*Fredericella sultana*).

Nous avons mis en incubation des statoblastes de *Fredericella*, le genre de Phylactolémates le plus primitif. Nous renvoyons aux observations de BRAEM (4-7) et de MARCUS (18-19), pour ce qui concerne le développement naturel des statoblastes. Pour nos élevages, les statoblastes étaient dégagés des tubes chitineux qui subsistaient d'une colonie en hiver. Ces statoblastes simples, sans bordure pneumatique, sont disséminés sur le fond de verres de Syracuse remplis d'eau et exposés à la chaleur d'une ampoule de 110 W, à une distance de 20 cm. de celle-ci. Dans ces conditions, les statoblastes germent et se développent tout l'hiver, avec une très grande régularité, et après trois ou quatre jours de ce genre d'incubation, les premiers polypides de chacun des statoblastes sont épanouis.

Les figures 4, A, B, C donnent l'aspect des différents stades de développement. Après vingt-quatre heures d'exposition à la chaleur, les deux valves de l'enveloppe s'écartent et permettent au cystide statoblastique de se dilater et de croître. Ces valves sont ventrales et dorsales, si l'on s'en rapporte au plan sagittal du jeune cystide qui passe par le premier polypide et le premier bourgeon adventif, tous deux distincts par transparence. La position des valves est moins nette, ultérieurement, par suite des déplacements de l'organisme au cours de sa croissance. Le cystide est transparent; la cavité cystidiale, de virtuelle qu'elle était, devient réelle; les cellules mésodermiques perdent progressivement leurs inclu-

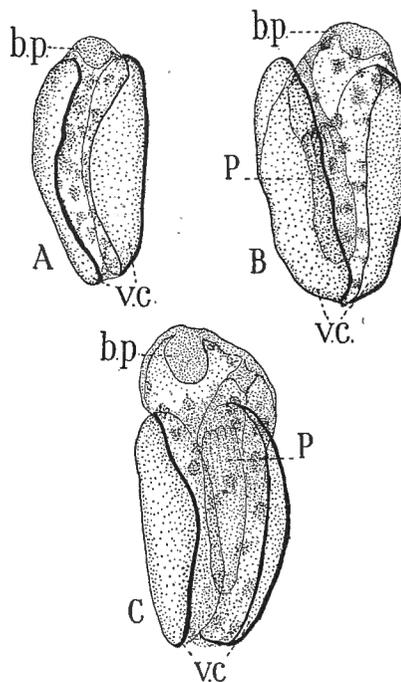


FIG. 4. — Schémas montrant trois stades de l'éclosion des statoblastes de *Fredericella sultana*. — P. = premier polypide; b.p. = bourgeon polypodial adventif; v.c. = valves chitineuses.

sions, qui se dissolvent et sont digérées. Ces cellules mésodermiques, peu à peu allégées, se disjoignent, s'étirent et se rangent insensiblement en un épithélium de plus en plus régulier le long de l'épiderme, pour former la pariétoleure, et le long du polypide, pour donner la splanchnopleure.

Le premier polypide que l'on voit par transparence est celui dont BRAEM a décrit minutieusement le développement à partir de la zone apicale de l'épiderme du cystide statoblastique, zone qu'il a appelée la plaque germinative. Nous ne

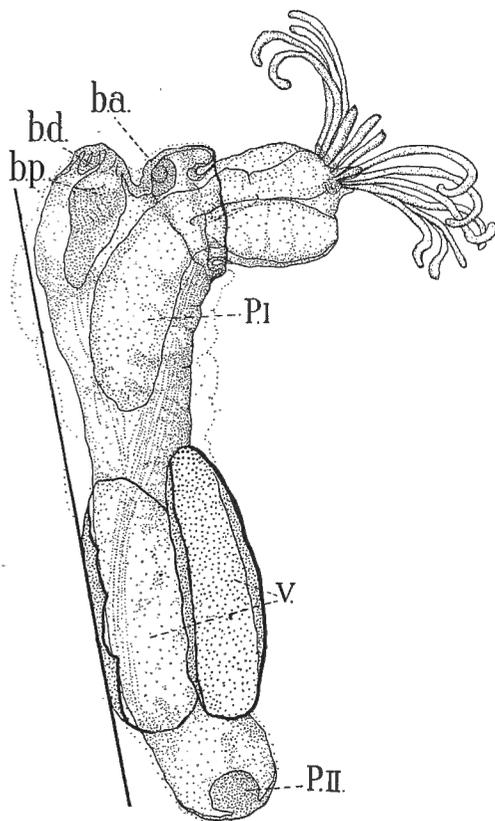


FIG. 5.

FIG. 5. — Polypide statoblastique de *Fredericella sultana*, épanoui (P.I); le deuxième polypide postérieur (P.II) très tardif; b.p. = premier bourgeon adventif; b.d. = son bourgeon de dédoublement; b.a. = deuxième bourgeon adventif; V. = les deux valves chitineuses du statoblaste.

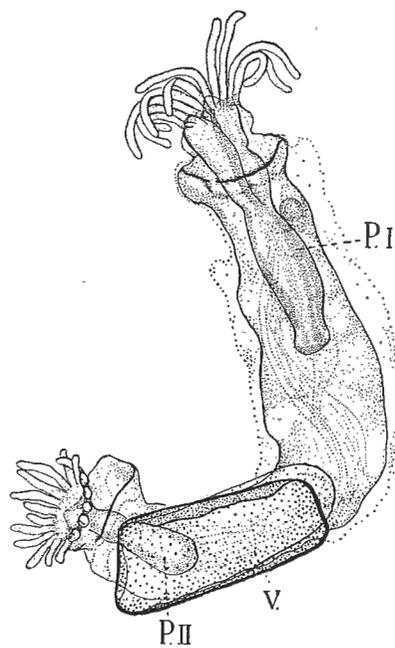


FIG. 6.

FIG. 6. — Les deux polypides statoblastiques P.I et P.II se sont développés, quoique P.II soit plus tardif.

nous occuperons pas de ce premier polypide, si ce n'est pour définir la première individualité cystidiale à laquelle il appartient.

Mais ce qui est plus important pour nous, c'est l'apparition du premier bourgeon polypodial de ce premier cystide. Il est visible très tôt, dès que s'ouvrent les deux valves, et dans la région apicale; mais sur la paroi morphologiquement

ventrale, si l'on s'en rapporte au polypide encore inclus entre les valves (fig. 4, A, B, C). Il prend progressivement sa position normale au cours de la croissance, ainsi que le montrent les figures 5, 6 et 7.

Après trois ou quatre jours d'incubation, le polypide étant bien épanoui, le premier bourgeon est très avancé; il s'est déplacé ventralement en s'écartant de la région orale du polypide. En même temps, il bourgeonne lui-même à son collet, et du côté ventral, un bourgeon de dédoublement.

A ce moment est apparu entre le premier bourgeon et la région orale du polypide un second bourgeon adventif. C'est ce que l'on peut voir dans la fig. 5. Ainsi se réalise le premier cystide, correspondant à la définition du cystide type que nous avons donné précédemment : un polypide principal fonctionnel et trois bourgeons polypodiaux sur la face ventrale: bourgeon avancé et son bourgeon de dédoublement ventral; un troisième bourgeon adventif, placé entre le premier bourgeon et la région orale du polypide.

Du statoblaste sortiront en fait deux polypides initiaux, c'est-à-dire deux individualités cystidiales, comme du cystide larvaire peuvent se former deux ou plusieurs polypides initiaux (larves de *Plumatella*, *Fredericella* = BRAEM).

Le premier polypide dont nous avons parlé se constitue antérieurement dans le cystide statoblastique; il s'en forme un second postérieurement (fig. 5, PII). Ce second polypide se développe plus tardivement que le premier, ainsi que le montre la figure 6, et très souvent il n'est encore qu'au stade de bourgeon massif quand le premier polypide est déjà épanoui (fig. 5, PII). Il faut souligner que ce second polypide apparaît et se constitue selon les mêmes processus que le premier bourgeon adventif, dont nous parlerons dans un moment. Il en résulte en dernière analyse que du cystide statoblastique se dégageront deux individualités cystidiales correspondant aux deux polypides initiaux, lesquelles, en divergeant, donneront les deux rameaux-souches de la colonie en développement, ainsi que le montre la figure 6. Je ne crois donc pas, comme le dit MARCUS (19), à propos des *Lophopus*, que les statoblastes des Phylactolémates européens ne donneraient qu'un seul polypide. Les observations de BRAEM (6) pour ce qui concerne les *Fredericella* sont démonstratives à ce sujet. Elles se confirment d'ailleurs d'une façon plus nette encore, chez les *Cristatella*.

*
**

Les figures 7, A et B représentent des portions des coupes sagittales du cystide statoblastique au moment où les deux valves s'entr'ouvrent, c'est-à-dire au stade représenté par les figures 4, A, B.

A ce stade, les parois cystidiales sont déjà nettement constituées. L'ectoderme est formé de cellules hautes, vacuolaires; la vacuole sphérique de taille variable dilatant parfois considérablement le cytoplasme, refoulant le noyau, est remplie d'une substance homogène très acidophile. Ce sont des cellules glandulaires sécrétant la cuticule, qui se dépose le long de l'ectoderme. La cuticule, à ce stade, est

encore régulière, mince et souple, présentant les mêmes réactions de coloration que les inclusions ectodermiques. Les feuilletts mésodermiques sont formés : pariétoleure et splanchnopleure. Leurs cellules présentent des restes d'inclusions deutoplasmiques en nombre réduit, mais qui les distinguent très nettement des cellules ectodermiques. Des cellules mésodermiques, encore très fortement bourrées d'inclusions, sont libres dans la cavité générale, quoiqu'elles se rapprochent soit de la périphérie, soit de l'anse digestive.

Entre la pariétoleure et l'ectoderme se différencient les futures cellules musculaires. Ce sont de petites cellules disposées en deux couches mal représentées

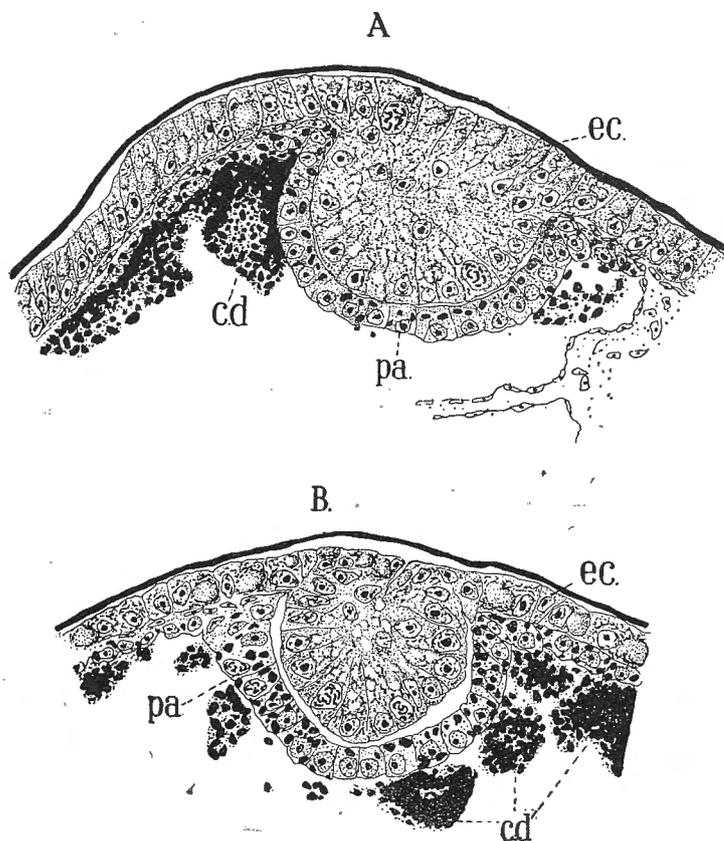


FIG. 7. — A et B. Coupes sagittales dans deux bourgeons adventifs statoblastiques correspondant aux stades (fig. 4, a.) et montrant la formation de ces bourgeons par prolifération des cellules ectodermiques; *c.d.* = cellules mésodermiques deutoplasmiques; *pa.* = pariétoleure; *ec.* = ectoderme.

dans les figures 7 A et B: la première, externe, rattachée à la base de l'ectoderme même, donnera les fibres musculaires circulaires, tandis que d'autres cellules plus visibles se disposent tangentiellement à la pariétoleure et à l'ectoderme et représentent les cellules des muscles longitudinaux.

Le premier bourgeon du cystide statoblastique est donc nettement un bourgeon adventif, puisqu'il se forme sur la paroi cystidiale. A son premier stade de

formation il est massif, mais incontestablement didermique. On suit très nettement le revêtement périphérique pariéto-pleural formant hernie dans la cavité générale. Ses cellules sont encore chargées d'inclusions deutoplasmiques et se continuent avec les cellules pariéto-pleurales, quoique plus hautes et en prolifération active (fig. 7, B, notamment). La portion interne du bourgeon, au contraire, est nettement d'origine ectodermique : elle se rattache à l'ectoderme sans solution de continuité; les couches musculaires ne s'y prolongent pas; les cellules y présentent les caractères des cellules ectodermiques; elles sont vacuolaires, notamment dans la région centrale; elles sont en division au niveau de l'ectoderme. Incontestablement, le massif interne de la première ébauche du bourgeon provient de la prolifération de l'ectoderme de la paroi cystidiale. Cependant, les cellules constituant le massif interne du bourgeon perdent progressivement les vacuoles, lesquelles persistent dans leur portion proximale, orientée vers le centre. Le cytoplasme et les noyaux se concentrent dans les portions distales périphériques de la cellule (fig. 7, B). Le cytoplasme grossit, devient basophile, il est riche en mitochondries, visibles après fixation au bichromate de potassium formolé : ces cellules reviennent à un état embryonnaire et sont en prolifération active.

A ce sujet, la fig. 7, A, représente un stade plus jeune que celui de la fig. 7, B; le massif ectodermique du bourgeon est plus étendu, moins concentré; l'ordonnance des cellules y est moins accentuée; les cellules y sont plus semblables aux cellules ectodermiques.

En résumé, le premier bourgeon adventif du cystide statoblastique ne provient pas d'un massif embryonnaire qui se serait séparé de l'ébauche du premier polypide, comme le supposait BRAEM, mais provient de la prolifération à l'endroit de bourgeonnement des cellules ectodermiques, prolifération s'accompagnant d'un retour à l'état embryonnaire. Ce massif ectodermique régénérateur refoule la pariéto-pleure en une hernie dans la cavité générale.

Les figures 8, A et B nous donnent la transformation du stade massif du bourgeon au stade de vésicule didermique. Ces figures représentent des coupes sagittales de cystides au stade 3 (fig. 4, C) ou plus avancé, le polypide n'étant pas encore épanoui.

On voit apparaître dans le massif interne du bourgeon une cavité centrale; elle s'ouvre par désintégration de la portion proximale vacuolaire des cellules du massif. Ainsi s'explique le fait que le stade didermique de la figure 8, A et le stade massif de la figure 7 ont à peu près le même volume.

Dans la figure 8, B, les cellules du feuillet interne ont pris nettement la disposition d'un épithélium régulier. Les cellules sont plus condensées, plus basophiles. La cavité interne s'est allongée, et le bourgeon prend ainsi un aspect très caractéristique en forme de cornue. Mais dans cette croissance du bourgeon, ce sont les cellules du feuillet interne d'origine ectodermique, et essentiellement régénératrices, qui sont les plus actives; les cellules du revêtement

périphérique s'amincissent, pour s'allonger jusqu'à n'être plus qu'un épithélium plat lorsque le polypide sera constitué.

Enfin, la cavité interne se prolonge par une fissure entre les cellules du collet; elle s'ouvrira bientôt à l'extérieur. Le bourgeon sera arrivé au stade où il paraît être une invagination ectodermique refoulant la pariétoleure (fig. 8, B).

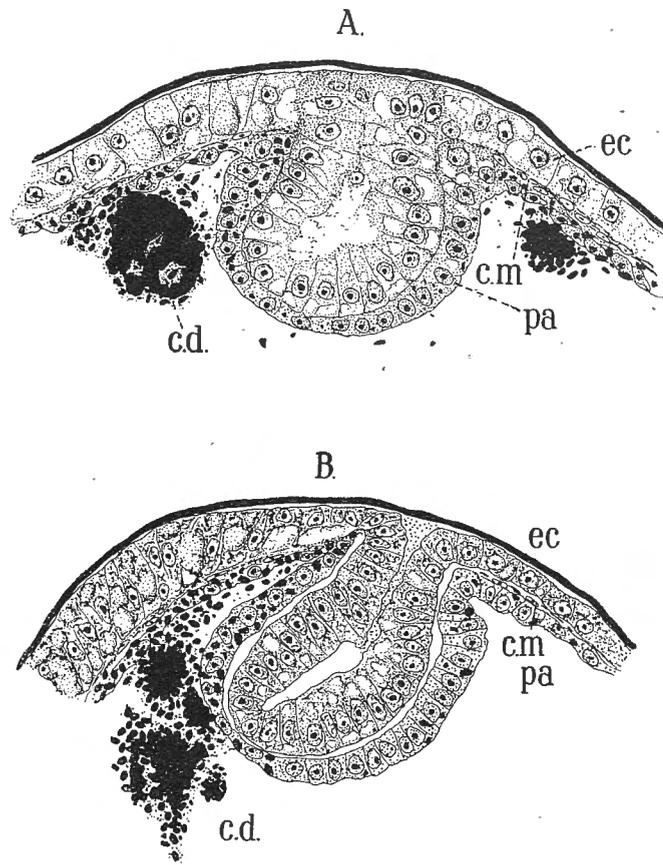


FIG. 8. — A et B. Coupes sagittales dans deux bourgeons adventifs statoblastiques correspondant aux stades (fig. 4, B et C). — A) apparition de la cavité centrale dans le massif interne ectodermique du bourgeon. — B) stade didermique du bourgeon. *c.d.* = cellules mésodermiques deutoplasmiques; *pa.* = pariétoleure; *ec.* = ectoderme.

CONCLUSIONS. — Le premier bourgeon adventif du cystide statoblastique de *Fredericella sultana* se constitue par prolifération des cellules ectodermiques au point de bourgeonnement. Le massif ectodermique refoule la pariétoleure en une hernie dont les cellules, plus hautes et plus actives, participent ainsi à la constitution didermique du bourgeon. Les cellules ectodermiques du massif interne se différencient, reprennent leur état embryonnaire et se disposent bientôt en un feuillet interne régénératoire entourant la cavité centrale, qui ne tarde pas à s'ouvrir à l'extérieur. Il n'y a donc à l'origine du bourgeon, ni amas de cellules spéciales régénératrices, ni surtout de massif embryonnaire. Le bourgeon

est né directement de la paroi cystidiale ectodermique, qui fournit directement les éléments régénérateurs essentiels du feuillet interne du bourgeon. La première conclusions de BRAEM ne se vérifie pas.

B. — Formation du bourgeon de dédoublement et deuxième bourgeon adventif.
(*Fredericella sultana*).

Le premier bourgeon adventif, dont nous venons de voir l'origine, est très avancé déjà lorsque le polypide s'épanouit, ainsi que le montrent la figure 5 et la figure 9. Le feuillet interne est en pleine organogénèse et ses cellules sont des cellules embryonnaires sans aucune différenciation; elles se sont multipliées et sont plus petites. La cavité interne communique avec l'extérieure par l'ouverture du collet. Mais l'intérêt de cette préparation est de nous montrer la première ébauche du bourgeon de dédoublement au collet du premier bourgeon.

Il se constitue ventralement sous forme d'une tumeur provenant de la prolifération des cellules du collet, tumeur qui refoule le feuillet périphérique pariétopleurale (fig. 9, A). Mais les cellules internes du collet n'appartiennent pas à un massif embryonnaire sous-ectodermique, ainsi que BRAEM le décrit chez les *Cristatella*. Le feuillet interne du bourgeon de dédoublement est simplement formé de cellules ectodermiques, ainsi que nous l'avons vu au stade précédent, cellules ectodermiques par leur origine, mais dédifférenciées et embryonnaires. La seule particularité du bourgeon de dédoublement est qu'il se produit à partir de cellules déjà dédifférenciées par le fait même qu'il ne naît pas de la paroi cystidiale, mais de la région du collet du bourgeon-souche. C'est un bourgeon accéléré par rapport au bourgeon adventif, l'accélération portant plus sur la qualité des cellules qui le constituent que sur les processus de formation, ceux-ci restant identiques.

Les figures 9, A montrent encore le deuxième bourgeon adventif du cystide adulte représenté par la figure 5.

En réalité il n'est pas dans le même plan. Entre la coupe passant par le bourgeon adventif et celle passant par le bourgeon de dédoublement, il y a un décalage de 25 μ ; autrement dit, le bourgeon adventif est placé un peu latéralement à droite du plan passant par le bourgeon avancé et son bourgeon de dédoublement. C'est ce que montre la figure 5. Dans la figure 9, A, les deux bourgeons ont été ramenés au même plan. Le bourgeon adventif est nettement distant du bourgeon avancé. Il se trouve presque à mi-distance de ce dernier et de la région orale. De plus, sa structure, dans la figure 9, A, montre qu'il provient, lui aussi, tout comme le premier bourgeon adventif, de la prolifération des cellules ectodermiques : le massif interne est en contact avec l'ectoderme, sans solution de continuité; à son niveau, la couche musculaire est interrompue : on y voit des cellules en prolifération.

Il faut reconnaître qu'en cette région ventro-orale, la paroi ectodermique

du cystide est peu différenciée. Mais, de toute façon, le massif interne du bourgeon n'en est pas moins ectodermique. La figure 9, B, correspondant au tout premier stade du bourgeon adventif que nous venons d'envisager, confirme cette

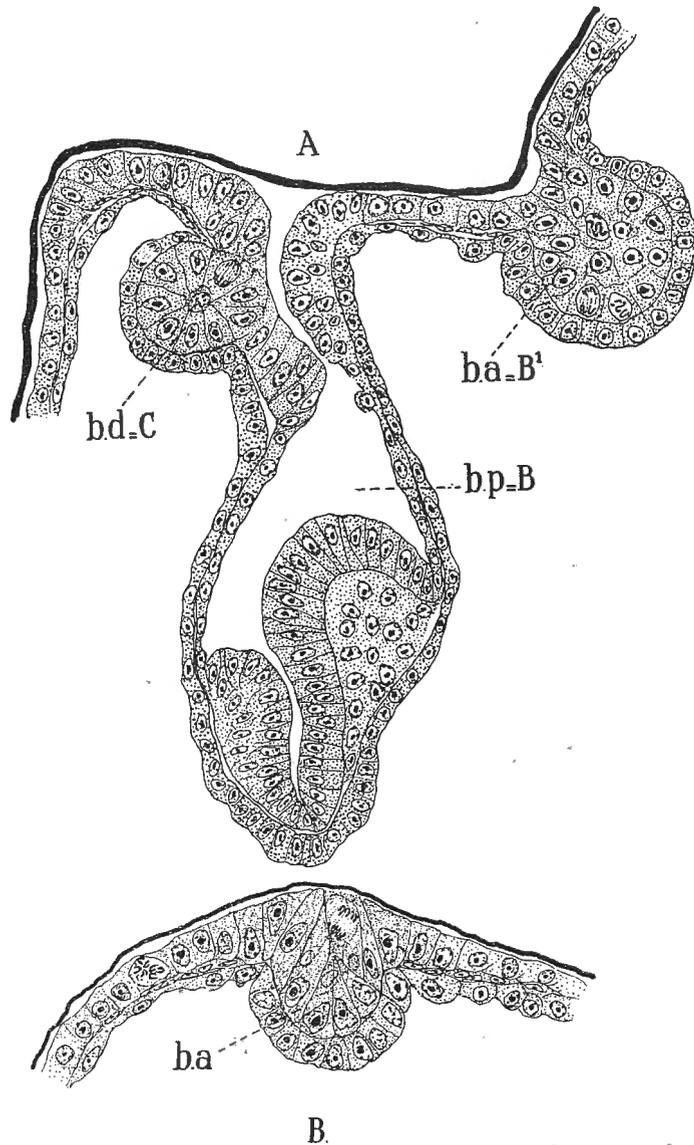


FIG. 9. — Coupes sagittales dans les trois bourgeons polypodiaux du cystide représenté figure 5 (*Fredericella sultana*). — A) bourgeon polypodial (*b.p.*), son bourgeon de dédoublement (*b.d.*), le bourgeon adventif (*b.a.*). — B) très jeune stade du deuxième bourgeon adventif (*b.a.*).

conclusion. Les cellules ectodermiques sont régulières, hautes, peu différenciées; elles prolifèrent dans une légère hernie pariétopleurale dont les cellules sont, elles aussi, plus hautes. Et la position des cellules, des fuseaux de division

montre que se sont les cellules de la paroi même qui descendent en proliférant vers la cavité générale en refoulant la pariétoleure.

Le deuxième bourgeon adventif est donc bien nettement et clairement d'origine ectodermique. Il est indépendant du bourgeon avancé.

CONCLUSIONS. — Nil le bourgeon de dédoublement, ni le bourgeon adventif ne proviennent d'un massif embryonnaire sous-ectodermique indépendant de l'ectoderme et appartenant au bourgeon principal le plus avancé. Les trois bourgeons dérivent directement ou indirectement de l'ectoderme. Il n'y a pas de réserve embryonnaire.

Il est à remarquer que le deuxième bourgeon adventif du cystide envisagé apparaît près d'une encoche correspondant à une dilatation de la paroi cystidiale; c'est le début de la formation d'un nouveau cystide, le cystide dont le bourgeon principal sera le polypide fonctionnel. La formation du cystide ne commence qu'après l'apparition du bourgeon polypodial, à un moment où celui-ci est à un état de développement déjà assez avancé et où il possède un bourgeon de dédoublement à son collet du côté ventral.

La formation du cystide nouveau résulte de l'activité des cellules ectodermiques de la paroi cystidiale de cette région ventro-orale. Nous avons d'ailleurs signalé plus haut que les cellules y sont peu différenciées; elles sont cubiques ou cylindriques et en division. La paroi cystidiale est en croissance en cette région. Cette croissance a pour effet de déplacer les bourgeons, de les écarter ventralement de la région orale du polypide, puis de les isoler dans un diverticule cystidial lorsqu'ils ont atteint une certaine distance et un stade avancé de développement.

Consécutivement à cet écartement ventral du premier bourgeon se forme le deuxième bourgeon adventif, entre le premier bourgeon et la région orale du polypide. A son tour il s'écartera ventralement, tout en présentant un bourgeon de dédoublement et en s'isolant progressivement, lui aussi, dans un cystide propre, et ainsi de suite. La définition du cystide type énoncée dans la première partie de ce travail se vérifie donc chez les *Fredericella*. Elle s'applique à la généralité des cystides de la colonie. La figure 10 montre l'achèvement du cystide fille qui était en préparation dans le cystide représenté figure 9.

C. — Formation du bourgeon de dédoublement et du bourgeon adventif chez *Plumatella fungosa*.

J'ai repris la formation des trois bourgeons cystidiaux dans les cystides normaux d'une colonie adulte de *Plumatella fungosa*, et les conclusions tirées de l'étude des *Fredericella* se confirment entièrement.

La figure 11, A, montre les trois bourgeons polypodiaux typiques d'un cystide de *Plumatella*. Nous retrouvons ici l'ectoderme formé de cellules dilatées par

une vacuole sphérique ou irrégulière, au point que la délimitation entre les cellules n'est pas toujours facile à distinguer. Leur disposition ne paraît pas régulière du fait que les noyaux sont refoulés en des points variables de la cellule

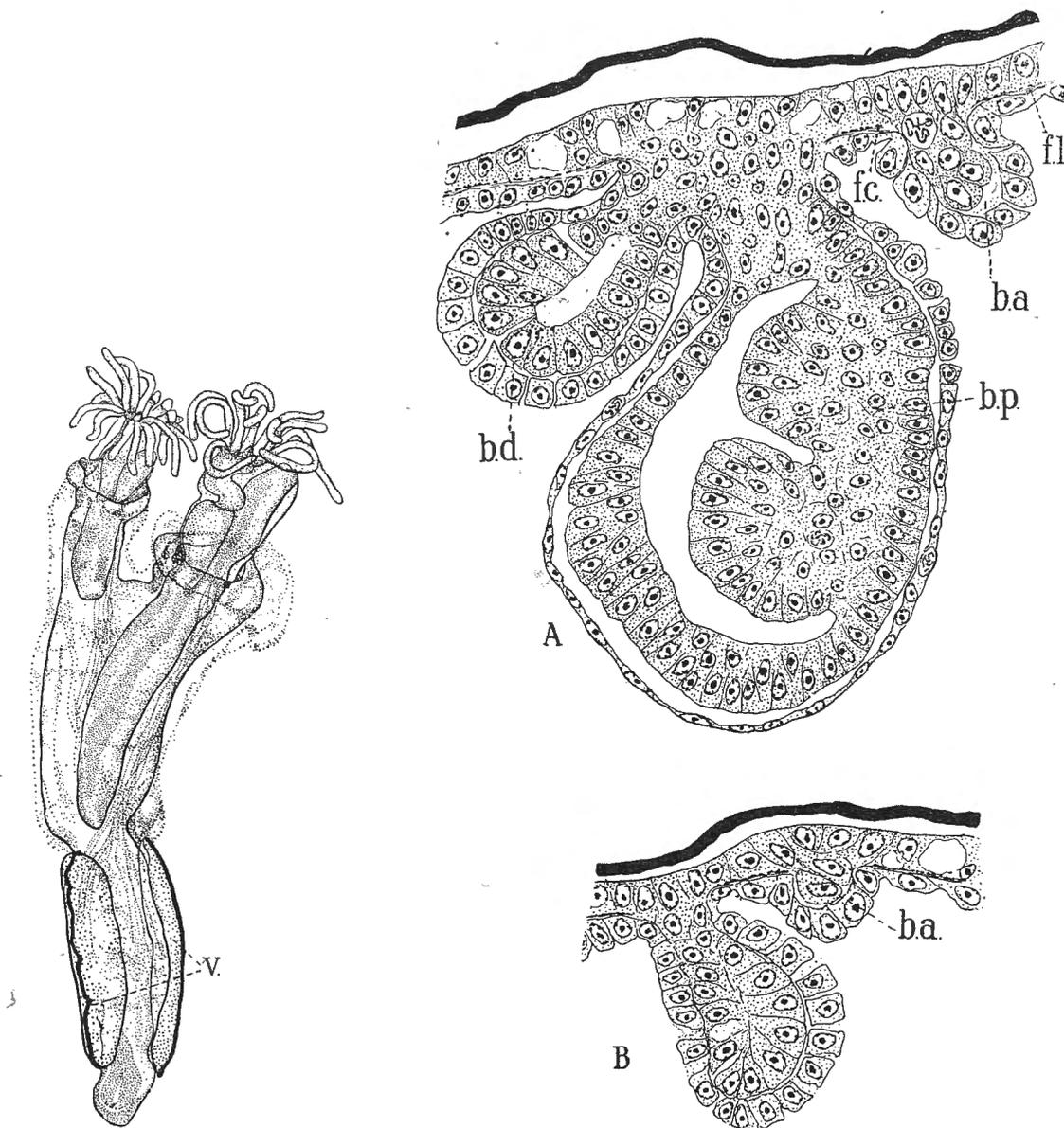


FIG. 10.

FIG. 11.

FIG. 10. — Premier cystide statoblastique. Le deuxième cystide déjà préparé (fig. 5) et correspondant au bourgeon polypodial avancé, devenu lui-même polypide adulte, s'individualise. — *v.* = valves chitineuses du statoblaste (*Fredericella sultana*).

FIG. 11. — *A* et *B*. Coupes sagittales dans les trois bourgeons polypodiaux d'un cystide de *Plumatella fungosa*. — *A*) *b.p.* = bourgeon avancé polypodial; *b.d.* = bourgeon de dédoublement; *b.a.* = bourgeon adventif. — *B*) très jeune stade du bourgeon adventif; *f.c.* = fibres circulaires musculaires; *f.l.* = fibres longitudinales musculaires.

par les vacuoles du cytoplasme. Les cellules épidermiques sécrètent la chitine. Dans les cystides adultes, elle est épaisse, irrégulière et détachée de l'ectoderme. A la base de l'ectoderme on distingue très nettement les fibres circulaires de la couche périphérique musculaire, qui, en coupes sagittales, se présentent comme une traînée de petits points basophiles, et les fibres longitudinales de la couche interne coupées selon leur longueur. Entre les fibres apparaissent, de point en point, les petits noyaux des cellules musculaires. Ainsi l'ectoderme est bien séparé de la pariétoleure par deux couches musculaires très visibles. La pariétoleure se présente sous la forme d'un épithélium de cellules peu différenciées, aplaties et portant chacune le bouquet de flagelles.

Le bourgeon principal est à un stade avancé et en pleine organogénèse; le feuillet périphérique s'étire et s'aplatit; il se différencie en cela du feuillet interne, dont les cellules sont hautes et en prolifération active.

Il est en contact direct avec l'ectoderme; ses cellules se continuent par les cellules ectodermiques, sans solution de continuité.

Le feuillet interne régénérateur n'est donc pas une émanation d'un massif embryonnaire, mais provient de cellules ectodermiques dédifférenciées, ayant repris leur état embryonnaire. La continuité parfaite entre le feuillet interne et les cellules ectodermiques s'explique par l'origine d'un bourgeon semblable chez les *Fredericella*.

Au collet du bourgeon polypodial, nous voyons le bourgeon de dédoublement. Il est plus avancé que celui que nous avons décrit précédemment chez *Fredericella*, mais il présente un stade par lequel passe tout bourgeon de dédoublement. Il apparaît bien ici aussi comme le résultat de la prolifération du feuillet interne de la région du collet du bourgeon-souche, où les cellules sont embryonnaires. Cette prolifération refoule le feuillet périphérique pariétoleural. Le bourgeon de dédoublement est donc didermique à ce stade. La pariétoleure y a pris un caractère embryonnaire. Ultérieurement ses cellules s'aplatissent.

Quoique le bourgeon de dédoublement soit au stade de vésicule didermique, sa cavité centrale ne communique pas encore avec celle du bourgeon-souche.

La communication ne s'établit pas nécessairement. Parfois le bourgeon de dédoublement s'écarte ventralement en se détachant du bourgeon-souche au stade de vésicule close. Il lui arrive même de se détacher au stade massif de telle sorte qu'on pourrait le confondre avec un bourgeon adventif si sa position ventrale dans le voisinage du collet du bourgeon-souche révélait sa vraie origine.

CONCLUSION. — Le bourgeon de dédoublement provient de la région du collet du bourgeon principal, mais nullement d'un massif embryonnaire.

La même figure 11 montre la formation du bourgeon adventif. Il est à un stade jeune. Dans une hernie pariétoleurale, les cellules ectodermiques de la paroi cystidiale prolifèrent un massif interne. Les cellules pariétoleurales sont

dilatées et le noyau, très gros, possède un nucléole très apparent. L'ectoderme, en ce point, présente une légère surélévation. Les cellules y sont hautes, embryonnaires, très actives. Les couches musculaires sont interrompues en cet endroit, et les cellules ectodermiques, grossies, basophiles, prolifèrent, remplissent progressivement la hernie pariéto-pleurale.

L'origine ectodermique du massif interne du bourgeon adventif est donc très nette. Ce dernier est constitué par les cellules ectodermiques de la paroi. C'est d'ailleurs ce qui se vérifie si l'on envisage des stades plus jeunes, tel que celui que nous représente la figure 11, B. C'est le début même de la formation du bourgeon; les cellules ectodermiques commencent à glisser dans la hernie pariéto-pleurale.

Il est difficile de savoir lequel des deux feuillets, ectodermique ou mésodermique, entre le premier en activité, provoquant celle de l'autre.

Le fait que les cellules mésodermiques et ectodermiques se trouvent dans le même état embryonnaire dès le début de la formation du bourgeon semble indiquer que les deux feuillets sont touchés en même temps par les mêmes causes locales qui amènent les somatocytes à l'état embryonnaire.

On voit en effet, au point du bourgeon, une élévation légère de l'ectoderme correspondant à l'accroissement des cellules ectodermiques, tandis que les cellules mésodermiques, elles aussi, se dilatent en devenant basophiles.

D'autre part, il est certain que l'organogénèse proprement dite résulte de l'interaction de ces deux tissus. Cependant, le feuillet interne conserve plus longtemps son activité embryonnaire, car très vite, au cours de l'organogénèse du feuillet interne, le feuillet périphérique s'amincit et s'étire pour devenir un épithélium plat.

CONCLUSION. — Il apparaît très clairement que le bourgeon adventif, pas plus chez *Plumatella* que chez *Fredericella*, ne dérive du bourgeon principal, ni d'un massif embryonnaire séparé du collet de ce dernier. Ce sont les cellules ectodermiques de la paroi cystidiale qui constituent directement le massif interne du bourgeon.

D. — Formation du funicule, des cystigènes et des statoblastes (*Plumatella fungosa*).

Ainsi qu'il fut rappelé dans les considérations générales, le funicule du jeune bourgeon, tout en étant formé par des éléments mésodermiques, se laisserait envahir par des cellules étrangères, les cystigènes. Selon BRAEM, celles-ci émigraient d'un massif embryonnaire sous-ectodermique, mais indépendant de l'ectoderme et responsable de la formation des trois types de bourgeons polypodiaux. Les études de VON BUDDENBROCK confirment cette migration, mais, selon cet auteur, les cystigènes seraient d'origine ectodermique, quoique différenciées, embryonnaires et s'agglomérant d'une façon plus ou moins accen-

tuée à la base de l'ectoderme (notamment et surtout chez *Cristatella*) avant de pénétrer dans le funicule.

Ces conceptions de l'origine des cystigènes, c'est-à-dire des cellules formant la vésicule épidermique du statoblaste, cadreraient avec celles de la formation des bourgeons polypodiaux. VON BRUDDENBROCK, reprenant l'idée de BRAEM, reconnaît explicitement que cette migration des cellules embryonnaires cystigènes dans le funicule correspond à la constitution du massif interne d'un bourgeon polypodial.

Nous avons rappelé dans les considérations générales qu'il ne peut être possible de comparer statoblaste et bourgeon; le statoblaste étant un cystide capable de bourgeonner des bourgeons polypodiaux.

D'autre part, nous n'avons pu confirmer la migration des cellules cystigènes. L'étude que nous avons entreprise sur la formation du funicule a été faite exclusivement chez *Plumatella fungosa*, pour la raison que dans cette espèce le matériel est abondant, que les rameaux sont spacieux et que la prolifération des bourgeons y est intense. Cette migration n'a pu néanmoins être observée sur de très nombreuses préparations, multipliées d'ailleurs encore par le fait que nous cherchions à retrouver les dessins si suggestifs que nous ont laissés BRAEM (4) et VON BUDDENBROCK (25) sur les processus de la migration. Les coupes ont été faites sagittalement. Les figures dont il sera question dans nos descriptions correspondent donc à des portions de coupes sagittales de cystides.

La figure 12 représente un bourgeon adventif (C). Il est au stade didermique; la vésicule interne ne communique cependant pas avec l'extérieur, mais déjà l'ébauche du bourgeon de dédoublement est apparue au niveau du collet; par contre, on y voit l'aspect du funicule au stade le plus jeune que j'ai eu l'occasion d'observer. Le funicule part de la région du collet, à la base de la zone d'attache du bourgeon à la pariétoleure cystidiale et, par conséquent, longe latéralement le bourgeon de dédoublement, qui ne peut être visible sur la coupe représentée. Il figure à la coupe suivante. Le funicule, comme l'ont admis les auteurs et notamment BRAEM (4) et VON BUDDENBROCK (25), est bien d'origine mésodermique; mais il ne dériverait pas du feuillet périphérique du bourgeon, comme ces derniers auteurs l'ont décrit. Il me paraît, au contraire, être formé par un cordon de cellules mésodermiques émigrant de la pariétoleure de la

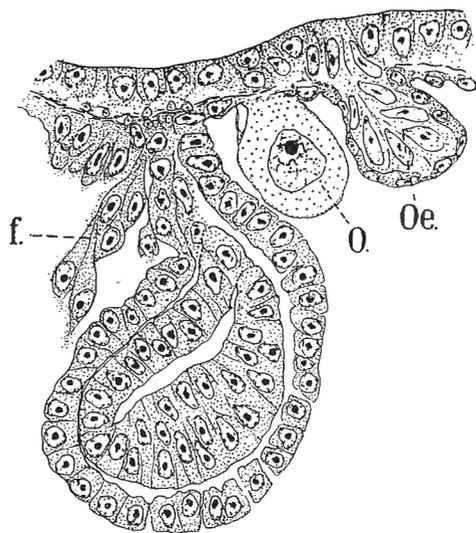


FIG. 12. — Coupe sagittale dans un bourgeon adventif de *Plumatella fungosa*, montrant le premier stade de la formation du funicule par migration des cellules pariétoleures du collet. — O. = œuf; Oe. = œcie; f. = funicule.

région du collet vers la base de la vésicule du bourgeon, qui, à ce moment, a la forme d'une cornue.

Les cellules pariétopleurales de la région du collet n'ont d'ailleurs pas l'aspect de cellules pariétopleurales ordinaires. Elles sont hautes, basophiles, c'est-à-dire embryonnaires; VON BUDDENBROCK (25) avait signalé que les cellules pariétopleurales du collet participaient à la formation du funicule en proliférant un tractus s'accroissant à la rencontre du funicule. D'après les coupes que nous avons obtenues, tout le funicule serait formé par les cellules pariétopleurales. Ces cellules sont fusiformes, embryonnaires et paraissent bien s'étirer en un cordon du collet vers le bourgeon. Le funicule, d'ailleurs, n'est pas terminé; le cordon de cellules partant de la région du collet atteint à peine le feuillet périphérique du bourgeon, sans qu'il fasse corps avec ce dernier.

Nous ne pouvons interpréter les coupes observées et correspondant à ce stade, représenté par la figure 12, que comme une migration de cellules mésodermiques, partant de la pariétopleure du collet et s'étirant en un tractus vers la base du bourgeon.

Les figures 13, A et B correspondent à deux coupes sagittales et successives d'un même bourgeon adventif, à un stade où le funicule est constitué. Le funicule forme cette fois un cordon massif sur toute sa longueur. Il part du collet,

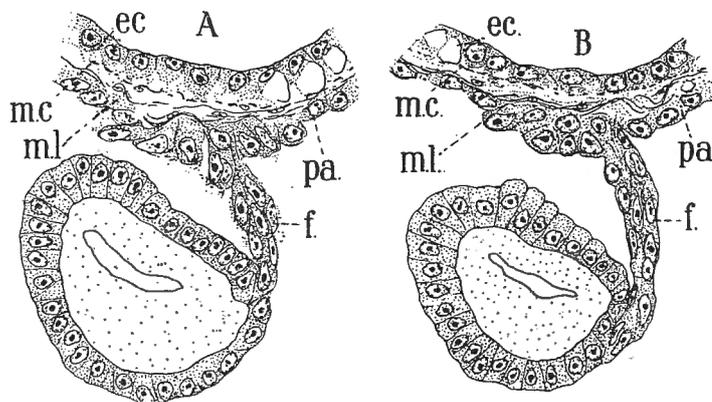


FIG. 13. — A et B. Deux coupes sagittales successives d'un même bourgeon adventif de *Plumatella fungosa*, montrant un jeune stade du funicule (f.) constitué de cellules identiques. — p.a. = pariétopleure; ec. = ectoderme; m.c. = muscles circulaires; m.l. = muscles longitudinaux.

longe le bourgeon de dédoublement et atteint la base du bourgeon principal, où il se constitue avec le feuillet périphérique. Les cellules y sont toutes semblables; elles sont étirées selon l'axe longitudinal du funicule, et quoique le funicule soit massif, on peut déjà deviner une tendance à la formation du feuillet périphérique du futur tube funiculaire.

Elles ont encore le caractère embryonnaire, qu'on retrouve d'ailleurs chez des cellules pariétopleurales de la région du collet dont elles proviennent. Si l'on envisage les rapports du funicule avec les parois cystidiales, on voit que les

coupes atteignant le funicule sur toute sa longueur, ne passent plus par le point d'attache du bourgeon au cystide; elles rasant la région du collet. L'attache funiculaire est donc déplacée ventralement par rapport au bourgeon.

D'autre part, la pariétoleure est nettement séparée de l'ectoderme, et l'on distingue les deux couches musculaires longitudinales et circulaires parfaitement continues, ne présentant aucune interruption, aucune modification au niveau de l'attache funiculaire. L'ectoderme a d'ailleurs en cette région son aspect absolument normal et caractéristique, étant formé de cellules vacuolaires qui ne présentent aucune particularité en face de la base du funicule. Ainsi, à ce stade, il ne peut être question d'une migration de cellules venant de l'ectoderme vers le funicule. Celui-ci est homogène, formé de cellules identiques et mésodermiques.

Les figures 14, A et B représentent deux coupes successives et sagittales, atteignant le funicule d'un même bourgeon adventif sur toute sa longueur. Ainsi qu'on le voit par la figure 14, *a*, la coupe rase la région du collet; le funicule s'en est écarté et se déplace ventralement par rapport à l'attache du bourgeon, au fur et à mesure que celui-ci grandit et se développe.

A ce stade la migration ectodermique des cystigènes devrait se poursuivre, si l'on se rapporte aux descriptions de BRAEM (4) et de VON BUDDENBRUCK (25). Nous ne l'avons pas observée au stade précédent. Nous ne la voyons pas davantage à ce moment. Les deux couches musculaires ne présentent aucune solution de continuité; les cellules ectodermiques n'offrent rien de particulier; elles ont leur aspect caractéristique fortement vacuolaire.

Il n'y a pas de migration de cellules venant de l'ectoderme dans aucune des deux préparations intéressant l'attache funiculaire, et typiques pour les différents cas correspondant à ce stade.

Et, cependant, le funicule n'est plus homogène. S'il présente, d'une façon plus accentuée que précédemment, la disposition des cellules périphériques en un épithélium plat qui plus tard limitera le tube funiculaire, le funicule est encore massif. Néanmoins, les cellules n'y sont plus identiques. On y voit de grosses cellules à cytoplasme dilaté, à noyau vésiculeux, possédant, parmi les grains chromatiques, un large nucléole : ce sont les cystigènes. Ainsi, quoique nous n'ayons observé aucune migration ectodermique, les cystigènes sont présents dans le funicule. Celui-ci est d'ailleurs plus mince; à son point d'attache, il est gonflé en sa région moyenne, là où apparaissent les cystigènes.

Les cystigènes occupent le centre du funicule, ce qui est bien visible dans les figures 14, A et B. Elles sont en connexion intime avec les cellules périphériques. Tout se présente donc comme si les cystigènes provenaient de la transformation des cellules initiales du funicule, cellules restées au centre, ou cellules périphériques et, dans ce cas, glissant progressivement au centre du funicule. Le funicule prend donc progressivement l'aspect définitif d'un tube mésodermique limité par un épithélium plat périphérique et contenant en sa cavité axiale un cordon de cystigènes. Les cystigènes sont des cellules du funicule.

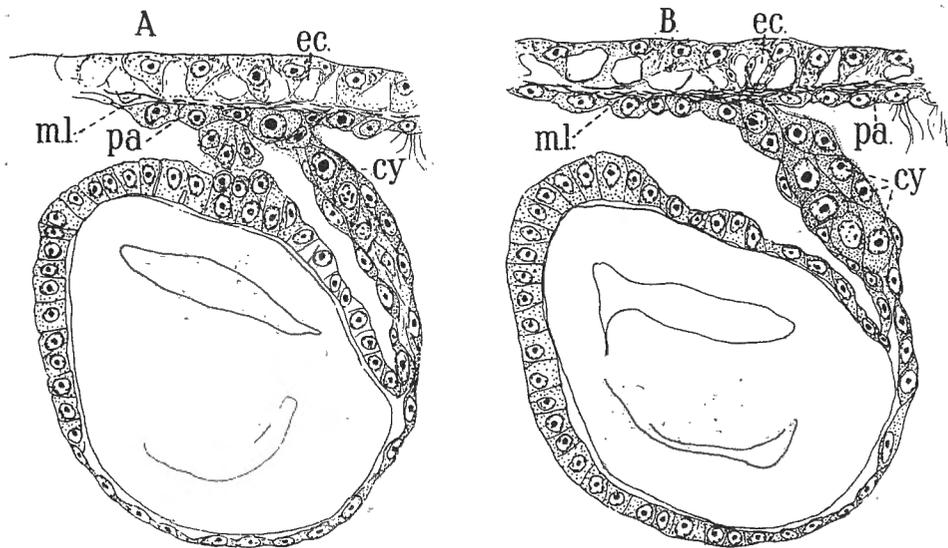


FIG. 14. — A et B. Deux coupes sagittales successives d'un même bourgeon adventif de *Plumatella fungosa*, montrant le funicule au stade où se forment les cystigènes (*cy.*). — *f.* = funicule; *ec.* = ectoderme; *ml.* = muscles longitudinaux; *pa.* = pariétoleure.

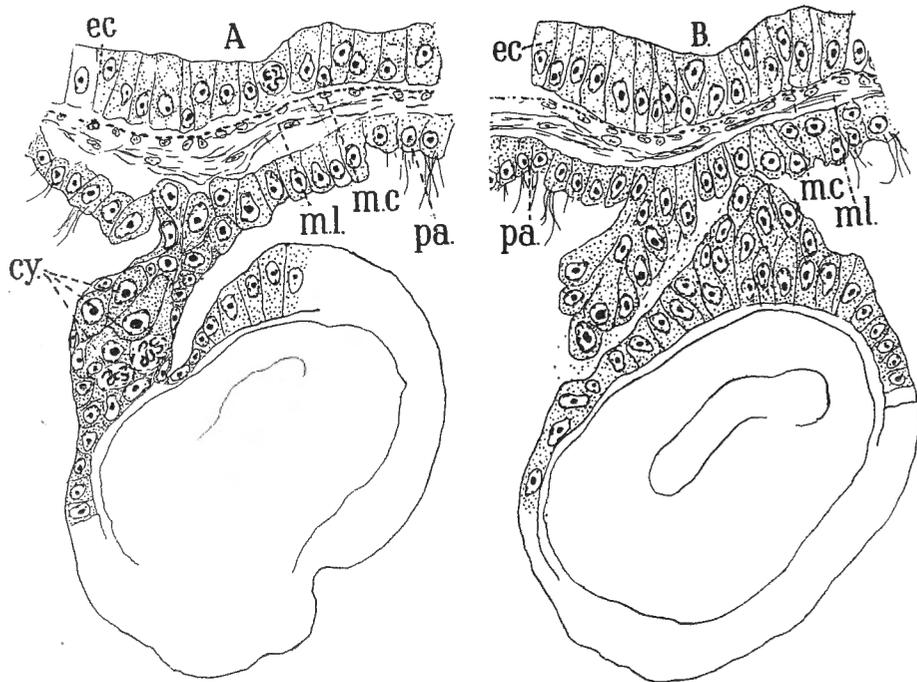


FIG. 15. — A et B. Coupes sagittales successives d'un bourgeon adventif de *Plumatella fungosa*, montrant le funicule où se forment les cystigènes et l'attache funiculaire à la pariétoleure. — *pa.* = pariétoleure; *ec.* = ectoderme; *m.c.* = muscles circulaires; *ml.* = muscles longitudinaux; *cy.* = cystigènes.

Elles réacquièrent leurs caractères embryonnaires, en subissant un accroissement cytoplasmique et nucléaire, tout comme le feraient des oogonies dans un feuillet germinal. Cette transformation par accroissement des cystigènes répond à des nécessités physiologiques locales, inconnues, mais qui s'étendent à toute cette région, car des cellules pariétopleurales de la base funiculaire peuvent, elles aussi, présenter des modifications semblables, et c'est ce que montre notamment la figure 14, A, où l'on voit une cellule identique aux cystigènes dans la pariétopleure, au point d'attache du funicule et près du collet du bourgeon. Les cystigènes se sont donc formés en place aux dépens des cellules mésodermiques funiculaires.

Les figures 15, A et B nous donnent un autre aspect que peut prendre le funicule, à ce moment particulier où apparaissent les premiers cystigènes.

Le funicule est court et large, étroit à son attache, gonflé en sa région proximale. Il est en continuité avec la pariétopleure, d'une part, et le feuillet périphérique du bourgeon. La pariétopleure est bien détachée de l'ectoderme, par les deux couches musculaires particulièrement nettes en cette préparation et sans interruption aucune. L'ectoderme ne présente aucune particularité à ce niveau. Par l'examen des deux coupes intéressant le funicule, il ne peut être question d'une migration de cellules ectodermiques dans le funicule.

Cependant, les cellules cystigènes ont fait leur apparition. Conformément à ce que nous avons dit, elles dérivent des cellules mésodermiques initiales du funicule, cellules centrales ou cellules périphériques. Elles se forment dans le funicule par accroissement nucléocytoplasmique de la périphérie vers le centre, et de la base vers le point d'attache cystidial. Les cystigènes occupent déjà le centre du funicule et y prolifèrent dans la région proximale; elles sont en voie d'accroissement dans la région voisine du point d'attache.

La figure 16 nous donne encore un autre aspect du funicule au même stade. En coupe sagittale, le funicule a la forme d'une urne. Le gros bout distal se rétrécit brusquement au contact avec la pariétopleure; la continuité des éléments musculaires, la régularité des cellules

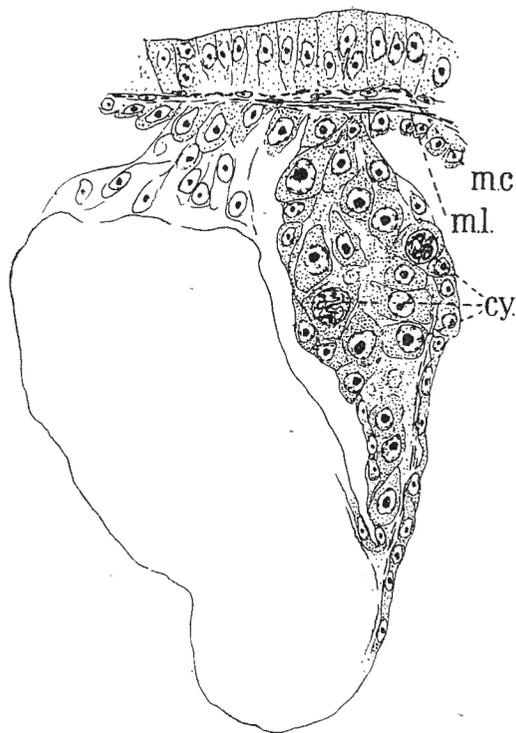


FIG. 16. — Coupes sagittales d'un bourgeon adventif montrant le funicule au même stade que les figures 14 et 15 (*Plumatella fungosa*).

ectodermiques ne permettent en aucune manière l'idée même d'une migration possible de cellules ectodermiques vers le funicule.

Par contre, on voit dans la région renflée les cellules cystigènes. Le funicule a plus nettement que précédemment l'aspect d'un tube limité extérieurement par un épithélium mince. La cavité axiale se remplit de cellules cystigènes, notamment dans la région moyenne et supérieure, où elles sont en prolifération. Dans la région basilaire distale, les cystigènes grossissent en se séparant du feuillet périphérique mésodermique dont ils dérivent.

EN RÉSUMÉ, les figures 12, 13, 14, 15 et 16 montrent l'évolution continue du funicule. Au fur et à mesure qu'il s'allonge et que son point d'attache s'écarte de la région du collet; corrélativement à la croissance du bourgeon, le funicule, d'abord massif et homogène, prend la disposition d'un tube limité périphériquement par un épithélium plat. Les cellules cystigènes dérivent des cellules initiales du funicule et notamment de son feuillet périphérique, par accroissement nucléocytoplasmique, comme le feraient des oogonies dans le feuillet germinal ou dans la cavité ovarique; ce processus se fait de la région proximale vers la région distale. Nous n'avons jamais observé, dans nos préparations, de migrations venant de l'ectoderme vers le funicule.

Les figures 17, A et B représentent les deux coupes successives intéressant le funicule d'un bourgeon plus avancé dont le bourgeon de dédoublement est au stade didermique. Le funicule s'écarte de plus en plus, ventralement, de la région

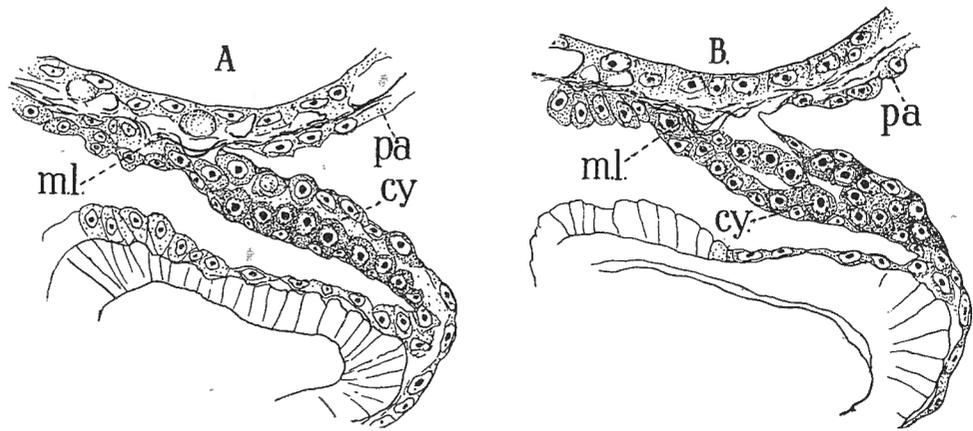


FIG. 17. — A et B. Coupes sagittales d'un même bourgeon adventif à un stade plus avancé : le funicule s'écarte de la région du collet. La face proximale du funicule devient plus active dans la formation des cystigènes. — *ml.* = muscles longitudinaux; *pa.* = pariétopleure; *ec.* = ectoderme.

du collet, qui n'est plus entamée par les coupes considérées. Il prend sa configuration définitive de tube mésodermique dont l'épithélium périphérique se continue par la pariétopleure à sa base d'attache distale, et, d'autre part, avec le feuillet périphérique du bourgeon. L'allongement de ce dernier fait que le funicule paraît

plus incliné sur la paroi cystidiale. Les cellules cystigènes se rangent dans la cavité axiale. L'épithélium funiculaire reste actif et continue à former de nouveaux cystigènes, mais il présente une différenciation, qui ira en s'accroissant, entre la face distale et la face proximale. Cette dernière qui fait face au bourgeon funiculaire est beaucoup plus active dans la formation des cystigènes. Ils y sont beaucoup plus abondants et intimement associés aux cellules aplaties du feuillet périphérique. Le feuillet distal se libère en quelque sorte de la fonction cystigène; il participera, par contre, à la constitution des muscles funiculaires. La fonction cystigène est réservée à la paroi proximale basophile. Ajoutons qu'à ce stade, pas plus que précédemment, on ne peut voir dans la région de l'attache pariétopleurale du funicule, d'émigration de cellules ectodermiques. Les couches musculaires sont continues, quoique des fibres présentent des flexions accentuées au niveau du tube funiculaire. Ces flexions sont dues aux contractions du funicule lors de la fixation et nullement à la pression de cellules ectodermiques migratrices. D'autre part, l'ectodermé ne présente rien qui puisse faire croire à une telle migration. Les cellules y sont vacuolaires et ont leur disposition et leurs caractères normaux.

La différenciation entre la région proximale et distale du funicule s'accroît dans les stades plus avancés. C'est ce que l'on peut voir dans la figure 18. L'allongement du bourgeon est plus rapide que le déplacement de l'attache

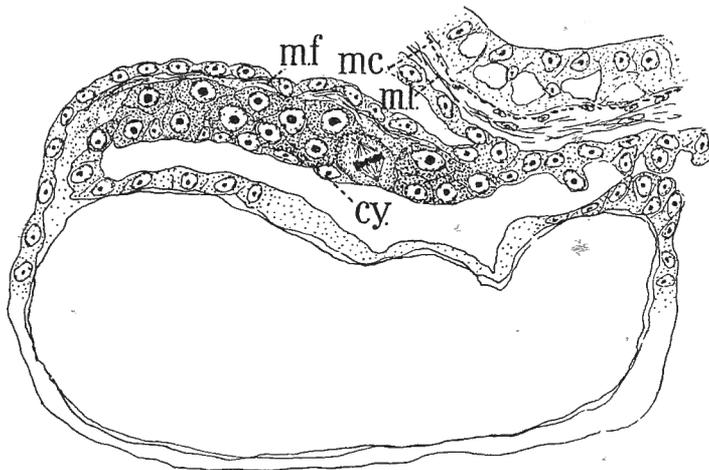


FIG. 18. — Coupes sagittales dans un funicule montrant la distinction entre la face proximale où se forment les cystigènes, et la face distale où se différencient les muscles du funicule (*m.f.*). — *m.c.* = muscles circulaires; *m.l.* = muscles longitudinaux.

funiculaire le long de la pariétopleure. Le funicule est donc très incliné vers la paroi cystidiale.

La région distale de la paroi funiculaire constitue un épithélium plat où se différencient les fibres musculaires longitudinales du funicule. Par contre, la

face proximale, correspondant à la concavité de la trajectoire funiculaire, conserve son activité de prolifération intense.

On y voit les cellules se détacher des cellules épithéliales, tout en subissant les transformations nucléoplasmiques déjà signalées, et qui viennent remplir la cavité axiale funiculaire considérablement élargie. Ici encore, point de migration ectodermique pour les raisons déjà signalées.

Cependant, au stade actuellement considéré, le funicule peut présenter encore divers aspects qui confirment cependant les conclusions précédentes.

Les figures 19, A et B nous donnent un funicule et son attache, où, sans qu'il y ait migration de cellules ectodermiques, des cystigènes apparaissent dans la cavité axiale funiculaire, en connexion étroite avec l'épithélium périphérique.

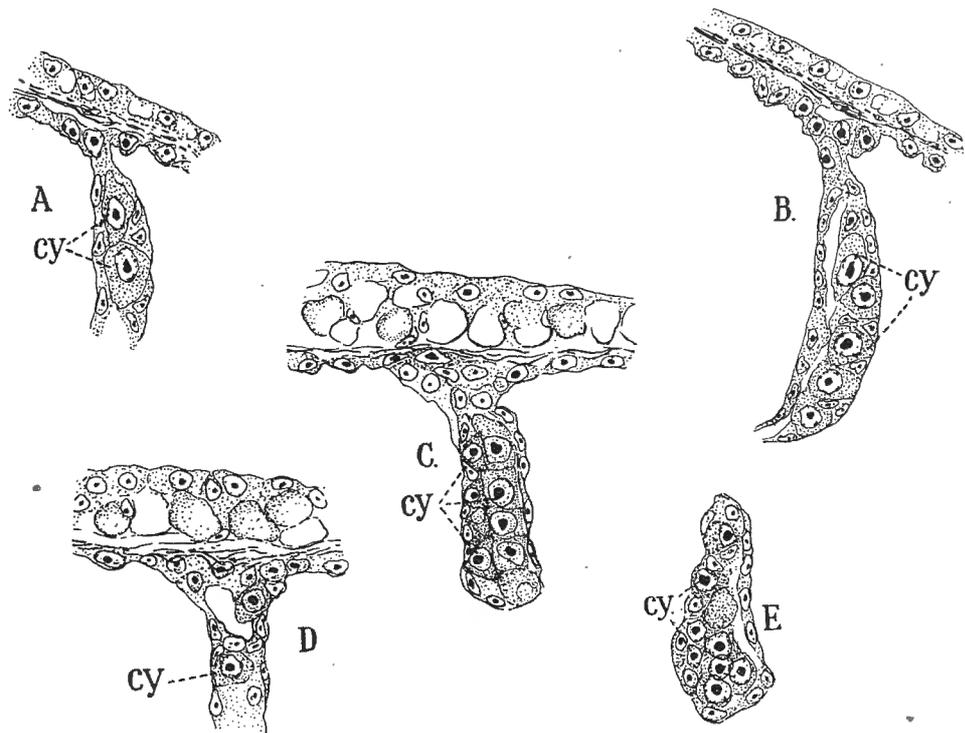


FIG. 19. — Coupes sagittales de deux funicules : A et B, montrant, d'une part, l'attache pariétopleurale, et la disposition des cystigènes du funicule; C, D, E, montrant les mêmes structures dans un autre funicule.

S'il se présente une différenciation entre la région proximale et distale du funicule d'après la topographie de la préparation, c'est la face distale, ici, qui semble participer plus activement à la formation des cystigènes.

D'autre part, ainsi que le montre la figure 9, C, D et E, les cellules cystigènes peuvent se superposer en une file régulière dans la cavité cystidiale, reproduisant ainsi certaines figures classiques de BRAEM.

Cette disposition est reprise par les cystigènes centraux les plus diffé-

renciés; mais en examinant plusieurs coupes successives intéressant le funicule sur toute son épaisseur, on constate que d'autres cystigènes se forment aux dépens du feuillet périphérique et viennent se placer le long de la première lignée. Cette disposition dépend de la dilatation de la cavité funiculaire, qui peut ne pas correspondre nécessairement à l'intensité de la formation des cystigènes.

CONCLUSIONS. — Au cours de la croissance du bourgeon et du funicule, le déplacement de ce dernier le long de la paroi ventrale se fait plus lentement que l'allongement du bourgeon. Il en résulte que le funicule s'incline sur la paroi cystidiale; il se trouve ainsi entre cette dernière et le b^ourgeon et prend la forme d'un tube.

La région proximale de l'épithélium funiculaire faisant face au bourgeon présente seule une grande activité de prolifération et produit les cystigènes, qui viennent se disposer dans la cavité funiculaire dilatée, en plusieurs rangées longitudinales et irrégulières d'ailleurs. La face distale, faisant face à la paroi cystidiale, forme un épithélium plat, où apparaissent les fibres musculaires longitudinales du funicule.

Les figures 20, A et B correspondent à deux coupes sagittales de la région médiane d'un même funicule. Le bourgeon auquel ce funicule appartient est très avancé; c'est un jeune polypide; son organogénèse est terminée et bientôt le lophophore s'épanouira du sommet d'un nouveau rameau cystidial. Corrélativement à la croissance du bourgeon, le funicule s'est fortement écarté du collet (région orale du jeune polypide); quoiqu'il ne soit pas à sa position définitive, il forme avec le bourgeon un angle de 45°. Dans le secteur que l'attache funiculaire a décrit pour occuper la position actuelle, le bourgeon de dédoublement a pris place en s'écartant lui-même du bourgeon-souche, et ce bourgeon de dédoublement ainsi individualisé présente à son tour son propre bourgeon de dédoublement et son propre funicule. Les figures 20, A et B nous montrent l'état histologique du funicule après cette période de croissance. C'est un tube mésodermique nettement délimité par un épithélium périphérique continuant la splanchnopleure du jeune polypide, d'une part, et se fixant, d'autre part, à la pariétoleure cystidiale. Au point d'attache de la paroi cystidiale, les cellules pariétoleurales sont hautes, prismatiques, constituant une sorte de disque de fixation du funicule. Dans les préparations, par suite de la contraction, ce disque de fixation funiculaire et pariétoleurale s'est quelque peu détaché de l'ectoderme et des couches musculaires.

Dans la cavité funiculaire, les cystigènes se juxtaposent en files plus ou moins régulières. Toutefois, à la base, la disposition des cystigènes est plus simple et plus primitive. C'est que la région basilaire distale du funicule est la plus jeune. Le funicule s'accroît, en effet, par sa région basilaire distale, au cours de son déplacement le long de la paroi cystidiale. Conséquemment, l'évolution des cystigènes est d'autant plus avancée que l'on se rapproche de la région proximale. C'est là d'ailleurs qu'apparaît la première ébauche du premier stato-

blaste, ainsi que nous le montrent les figures 20, A et B. Ultérieurement, ce gradient dans l'histogénèse des statoblastes se manifestera par le fait que les statoblastes seront d'autant plus jeunes qu'ils seront plus près de l'attache distale; celle-ci conserve toujours son état initial typique pendant toute la croissance du funicule. Les cystigènes ont gardé leur aspect de grosses cellules embryonnaires sans différenciation. Ils sont toujours en division active et restent adhérents au feuillet proximal, tandis que le feuillet distal recouvre le faisceau des fibres longitudinales. Dans les figures 20, A et B nous trouvons donc la première ébauche du statoblaste, dans la région la plus proximale du funicule. Des cysti-

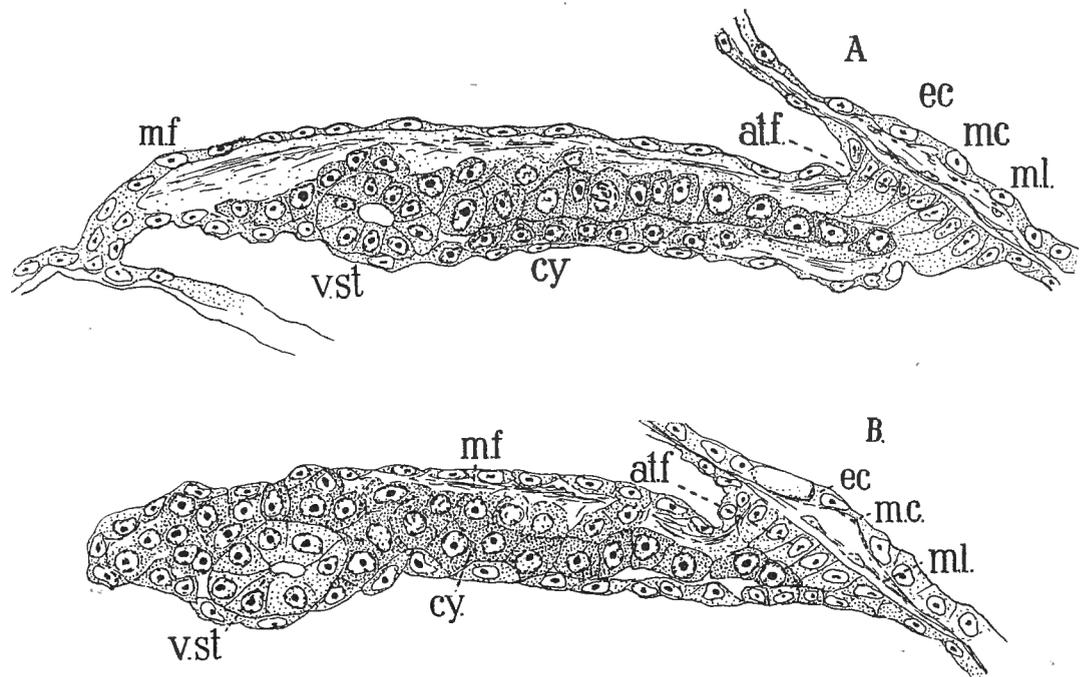


FIG. 20. — A et B. Coupes sagittales passant par deux plans d'un funicule, destinées à montrer l'attache pariétoleurale du funicule (*at.f.*); la disposition des cystigènes (*cy.*); la face distale du funicule avec ses différenciations musculaires (*m.f.*); l'apparition de la première vésicule statoblastique à l'extrémité proximale du funicule (*v.st.*). — *m.c.* = muscles circulaires; *m.l.* = muscles longitudinaux.

gènes se sont groupés en un petit massif sphérique, qui, dans l'exemple représenté, s'est déjà creusé d'une cavité, de façon à former une petite vésicule statoblastique. Celle-ci fait hernie sur la face proximale, dans la concavité de la trajectoire du funicule, en refoulant l'épithélium périphérique.

D'autres cystigènes viennent se loger sous la vésicule statoblastique. Ils sont identiques aux autres, mais deviennent les cellules deutoplasmiques du statoblaste.

En conséquence, les cellules de la vésicule statoblastique qui constitueront l'épiderme et les cellules deutoplasmiques qui donneront le mésoderme sont identiques. Elles appartiennent toutes deux aux cystigènes accumulés dans la cavité funiculaire. Ici encore, la différenciation se fait sur place, fonction de la

position que ces cellules vont occuper dans la cavité du funicule et pour des raisons inconnues encore. Il est possible d'ailleurs qu'un certain nombre de cellules deutoplasmiques dérivent du feuillet funiculaire au point de formation de la vésicule statoblastique, comme le décrivait BRAEM, et ainsi qu'on peut l'interpréter dans une certaine mesure, d'après nos dessins et préparations. C'est-à-dire que parmi les cellules cystigènes il sera fait deux parties, les unes constituant la vésicule, les autres les cellules deutoplasmiques du futur statoblaste. Plus distalement, nous retrouvons les cystigènes entassés et en voie de division, se continuant vers la base par une seule rangée dans la région tout à fait distale.

L'évolution du funicule, amorcée au stade précédent, s'intensifie à un stade plus avancé, tel que celui représenté par la figure 21. Elle correspond à une coupe sagittale qui, sans passer par l'attache proximale au polypide, entame cependant le funicule sur toute sa longueur.

Le funicule a son aspect définitif : sur sa face proximale concave il présente des hernies correspondant à chacun des statoblastes et d'autant plus importantes que ceux-ci sont plus développés, c'est-à-dire plus proximaux. Le long de l'épithélium distal se constitue le faisceau de muscles funiculaires. L'attache du funicule à la paroi cystidiale a le caractère qu'elle avait au stade précédent, étant constituée par un disque de cellules pariétopleurales cylindriques, se continuant d'ailleurs par l'épithélium funiculaire. La formation des statoblastes, qui débutait au stade précédent dans la région proximale, s'étend à tout le funicule; on peut voir, en effet, quatre ébauches statoblastiques, la quatrième étant la moins avancée, et la plus distale, la troisième, coupée très tangentiellement, la première étant la plus développée.

A la base distale du funicule, la première ébauche statoblastique est moins avancée que ne l'était celle du premier statoblaste au stade précédent : les cystigènes sont à peine groupés en massif. Par contre, le premier statoblaste a ses éléments formés. Par suite de la dilatation qu'il imprime au feuillet funiculaire, il paraît logé dans une enveloppe particulière. La vésicule s'accroît, mais, au fur et à mesure de sa croissance, elle devient ellipsoïdale, en s'aplatissant progressivement comme si elle s'écrasait entre le feuillet périphérique et la masse des cellules deutoplasmiques, qui sont nettement différenciées.

Alors que les cellules de la vésicule statoblastique, en se multipliant, diminuent progressivement de taille, les cellules deutoplasmiques, au contraire, se dilatent de plus en plus et sans se multiplier beaucoup; leur dilatation coïncide avec l'accumulation, dans leur cytoplasme, d'inclusions deutoplasmiques nombreuses.

Les cellules deutoplasmiques, au stade envisagé, sont grosses et fortement granuleuses. Elles deviennent bientôt énormes et fortement tassées; elles seront enveloppées par la vésicule, comme dans une double enveloppe, l'extérieure constituant la cuticule bivalve protectrice, l'intérieure devenant l'épiderme du cystide statoblastique dont la cavité est oblitérée par les grosses cellules deutoplasmiques.

L'épiderme du cystide est donc, en fait, la moitié de la vésicule statoblastique initiale qui, en entourant le massif deutoplasmique, s'est invaginée en quelque sorte sous la moitié externe. C'est cet épiderme qui donnera le premier polypide. En conséquence, les cellules régénératrices du cystide statoblastique, proviennent des cystigènes du funicule, lesquels dérivent par accroissement nucléoplasmatique des cellules mésodermiques initiales qui constituent le funicule. Il faut signaler qu'OKA n'a pas observé de migration de cellules ectodermiques dans le funicule. D'autre part, M^{lle} Aen den Boom (1), dans un travail récent, a montré l'origine mésodermique funiculaire des cystigènes; nos observations confirment et complètent les siennes.

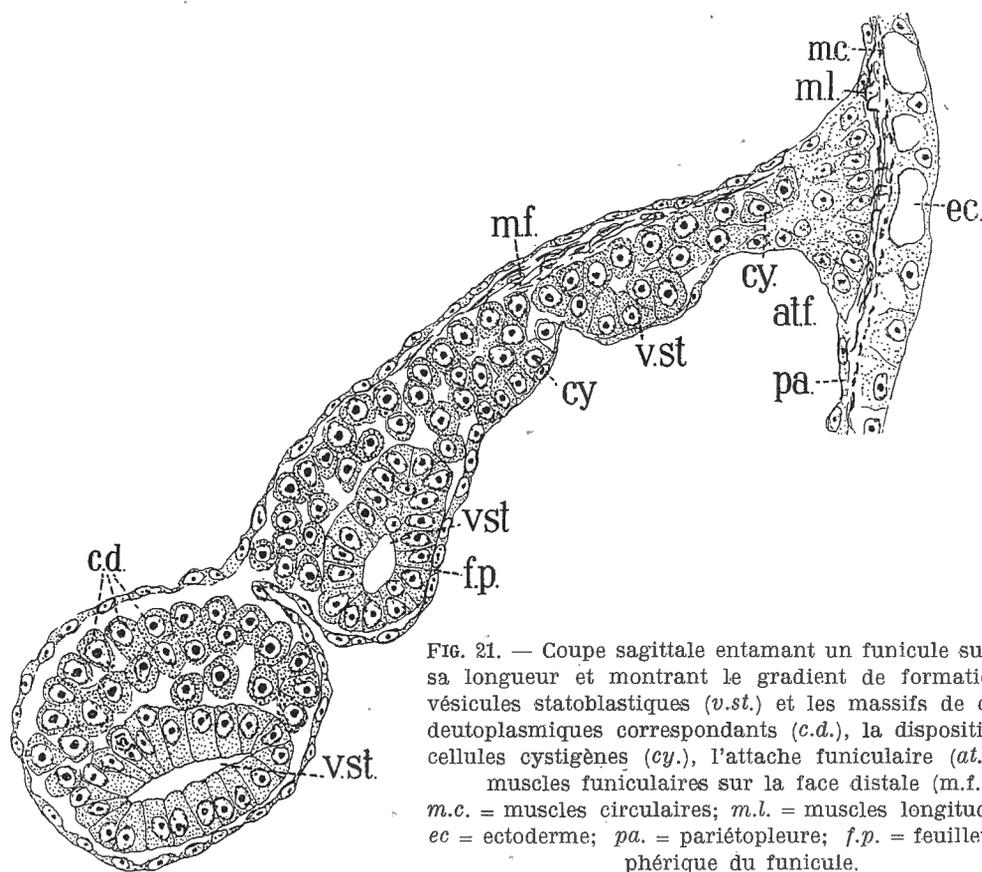


FIG. 21. — Coupe sagittale entamant un funicule sur toute sa longueur et montrant le gradient de formation des vésicules statoblastiques (*v.st.*) et les massifs de cellules deutoplasmiques correspondants (*c.d.*), la disposition des cellules cystigènes (*cy.*), l'attache funiculaire (*at.f.*), les muscles funiculaires sur la face distale (*m.f.*).
m.c. = muscles circulaires; *m.l.* = muscles longitudinaux; *ec.* = ectoderme; *pa.* = pariétoleure; *f.p.* = feuillet périphérique du funicule.

III. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES

A. — Le statoblaste des Phylactolémates : développement ontogénétique et blastogénétique.

Le statoblaste des Phylactolémates est un cystide. Comme tout cystide, il bourgeonne un ou deux polypides initiaux. Chez les *Fredericella*, deux polypides se constituent. C'est-à-dire que du cystide statoblastique initial deux cystides se formeront, point de départ des deux rameaux divergents de la colonie.

Ainsi, dans le cas du statoblaste, la formation du cystide devance l'apparition du bourgeon polypodial selon la règle générale aux Gymnolémates. Autrement dit, le statoblaste des Phylactolémates correspond à l'hibernacula des *Paludicella*. Il est inutile et impossible d'ailleurs de rapprocher d'une façon plus profonde l'hibernacula et le statoblaste.

BRAEM (8) voulait, d'autre part, ramener le statoblaste des Phylactolémates ou *Kapselknospe* des *Paludicella*. Les *Kapselknospen* sont des particularités des *Paludicella* consistant en l'apparition d'une encoche latérale de la paroi cystidiale; encoche qui s'isole en un petit cystide entouré d'une enveloppe chitineuse. Par une série de schémas, BRAEM (8) explique la formation du statoblaste comme étant celle d'un *Kapselknospe* s'édifiant, non plus en contact avec la paroi cystidiale, mais dans le funicule. Cette explication très spécieuse ne pourrait se soutenir qu'à la condition d'admettre que la vésicule de cystigènes soit homologue à l'encoche ectodermique. On sait que BRAEM (4-8) et VON BUDDENBRÖCK (25) admettaient l'origine ectodermique des cystigènes par migration de cellules de l'ectoderme dans le funicule; cette migration de cellules ectodermiques dans le funicule ne se produit pas. L'argument fondamental en faveur du rapprochement du *Kapselknospe* et du statoblaste disparaît. Le *Kapselknospe* est un cystide particulier, hivernant, des *Paludicella*. Le statoblaste en est un autre.

C'est le seul point commun à établir entre statoblastes, *Kapselknospe* et hibernacula. Ce sont trois modes différents de formation de cystides hivernant et qui n'ont aucun rapport phylogénétique. Ils dénotent simplement les potentialités multiples dont disposent ces organismes pour réaliser la même fin.

Entre ces trois cystides hivernants existe même une différence fondamentale, écartant tout rapprochement : c'est que les hibernacula, les *Kapselknospen* s'édifient en rapport étroit avec la paroi cystidiale, sous la forme de diverticule ou d'encoche, s'isolant, selon les processus essentiellement identiques à la formation de tout cystide normal de la colonie. Par contre, le statoblaste est indépendant de la paroi du cystide, puisqu'il apparaît dans le funicule. Le statoblaste est destiné à être libre. Il se rapproche plus du cystide fondateur larvaire. Il réalise la même destinée. S'il contribue à la protection de l'espèce, il en assure aussi la dissémination.

C'est-à-dire qu'indépendamment des particularités propres à chacun, le développement embryonnaire aux dépens de l'œuf et le développement blastogénétique aux dépens des cystigènes du funicule arrivent au même résultat, un cystide fondateur. Il en est de même pour tout bourgeonnement libre, de dissémination, celui des Tuniciers (9) ou des éponges (9b), par exemple.

L'organogénèse blastogénétique, l'organogénèse ontogénétique suivent des processus différents, mais arrivent au même but.

L'œuf n'est donc pas seul capable de porter les potentialités héréditaires de l'espèce; il n'est pas seul à préparer, par son évolution si caractéristique, les possibilités organogénétiques. Les cystigènes y concourent au même titre.

L'œuf d'origine mésodermique subit les accroissements prémorphogénétiques en rapport avec les nécessités et les complications de la fécondation, c'est-à-dire de la reproduction sexuée. Les cystigènes, également d'origine mésodermique, se préparent à leur destinée organogénétique en subissant une différenciation caractéristique, en reprenant leur état embryonnaire, en présentant un accroissement nucléo-plasmatique rappelant un peu celui des oogonies. Ils ne peuvent toutefois les manifester que s'ils se groupent en petits massifs, pareils à des formations morulaires, à partir desquelles s'édifie chaque cystide statoblastique. L'œuf, par contre, est une cellule énorme qui se segmente pour prendre cette structure morulaire, point de départ de l'organogénèse proprement dite.

Le développement à partir de l'œuf ne conduit pas directement à la formation du cystide; il présente des complications plus ou moins grandes chez les larves des Gymnolémates ovipares, moins prononcées chez les Gymnolémates vivipares, plus simplifiées encore chez les larves des Phylactolémates. Ces complications embryologiques, qui ont une signification phylogénétique, par la loi biogénétique des récapitulations ancestrales, sont donc propres à l'œuf. Elles n'existent pas dans la blastogénèse. C'est-à-dire que l'œuf est plus riche en potentialités organogénétiques. Son développement se complique par rapport à celui de la reproduction asexuée. Il peut offrir des particularités secondaires, des condensations ou des accélérations embryonnaires qui masquent les phénomènes essentiels de l'organogénèse, laquelle se présente avec une plus grande simplicité dans la blastogénèse. Autrement dit, les phénomènes embryogénétiques si intéressants que l'embryologie animale révèle d'une façon remarquable dans l'œuf, ne correspondent pas nécessairement à l'allure essentielle de l'organogénèse. Celle-ci se présente comme le résultat de la régulation intercellulaire, due elle-même à des influences de contacts cellulaires ou hormonales et qui seules conditionnent réellement l'édification des tissus des organes et des organismes.

Ceux-ci se manifestent plus simplement encore dans la formation des nouveaux cystides de la colonie à partir d'une certaine zone de la paroi du cystide-souche. Ainsi toute cellule somatique porte en elle les potentialités embryonnaires et héréditaires, mais elles ne peuvent les réaliser que lorsque sont réunies des conditions physiologiques encore inconnues et qui ramènent les cellules somatiques à leur état embryonnaire et à leur activité de prolifération. Les phénomènes de régulation qui en résultent assurent alors le déroulement de l'organogénèse proprement dite.

B. — Germen et Soma : réserve embryonnaire.

Les cellules somatiques peuvent donc, dans certaines circonstances, réalisées dans plusieurs groupes zoologiques, récupérer leurs potentialités embryonnaires et édifier un nouvel organisme, représentant typique de l'espèce. Dans ces groupes, la distinction entre soma et germen devient difficile. Il en est notamment ainsi chez les Bryozoaires en général, les Phylactolémates en particulier.

Chez les Phylactolémates, la reproduction sexuée se manifeste au cours des mois de mai, juin et juillet. En ces moments, dans les zoïdes de la colonie apparaissent les gamètes. Les Phylactolémates sont hermaphrodites; les gamètes des deux sexes s'y forment aux dépens des cellules mésodermiques. Les œufs apparaissent, ainsi qu'il fut rappelé dans les considérations générales, entre le bourgeon adventif et la région orale du polypide. Ils proviennent de certaines cellules pariétopleurales.

Les spermatozoïdes, par contre, se différencient à partir des cellules mésodermiques du feuillet périphérique du funicule [BRAEM (4-7)-MARCUS (19)] dans la région proximale de ce dernier, c'est-à-dire au voisinage du fond de l'anse digestive du polypide. Il en résulte que: 1° les gamètes se forment à partir de cellules peu différenciées sans doute, mais somatiques et mésodermiques; 2° que les cellules mères des gamètes se constituent en deux endroits différents du même cystide, n'ayant aucun rapport anatomique; 3° que l'apparition de ces gamètes ne se produit qu'à un moment déterminé du cycle biologique de la colonie, mais se manifeste alors dans la généralité des zoïdes.

Il ne peut donc être question chez les Phylactolémates de la continuité du germe dans le sens où l'entend la conception weismanienne de la dualité de l'organisme en soma et germe. En effet, d'après cette conception, le germe, seul dépositaire du patrimoine héréditaire et immortel, serait indépendant du soma mortel, dont il s'individualise dès le début du développement embryonnaire, en assurant seul la continuité de la vie et de l'espèce.

Il faut signaler toutefois que plusieurs biologistes ont cru reconnaître un tel processus de ségrégation précoce dans les bourgeons polypodiaux. Nous avons rappelé précédemment que MARCUS (18-19) dans son dernier travail sur *Lophopus* admettant, sans la contrôler, la théorie de BRAEM d'une réserve embryonnaire, déclare que du massif embryonnaire destiné au bourgeon, un groupe cellulaire embryonnaire du feuillet mésodermique, s'isole dans le funicule, un autre à proximité du bourgeon même, pour donner, le premier les spermatogonies, le second les oogonies. L'auteur ajoute que ces groupes germinaux ne peuvent être distingués des somatocytes du bourgeon qu'au moment de leur accroissement en oocytes ou en spermatocytes. Cette dernière réserve enlève à l'opinion de MARCUS toute base objective.

Mais FAULKNER (12b) est arrivé à des conclusions plus explicites. En effet, étudiant la formation de l'ovaire dans l'individu femelle sexué chez *Alcyonidium gelatinosum*, cet auteur tend à montrer que les cellules du germe se distinguent dès les stades de formation du bourgeon, sous la forme de néoblastes situés dans la région de prolifération. Ces néoblastes émigreraient au cours du développement entre le feuillet interne et le feuillet périphérique du bourgeon, pour venir se localiser à la base de l'anse digestive du polypide constitué, au point d'attache du funicule, toujours entre l'endoderme et la pariétopleure. Il en résulterait que lors du retour des cellules de la paroi bourgeonnante à l'état embryonnaire, une portion de cellules conservent cet état embryonnaire, restent indépendantes des somatocytes, deviennent des oocytes, réalisant dans la blastogénèse une

ségrégation précoce du germen et du soma, analogue à celle décrite dans certains cas d'ontogénèse.

Cette constatation de FAULKNER aurait un grand intérêt, si ses observations n'étaient contradictoires. Je reviendrai sur cette question dans un autre travail. Mais relevons qu'il resterait avéré que des somatocytes de la paroi du cystide seraient capables d'un retour au germen, ce qui correspond à notre point de vue.

Enfin, les dessins de l'auteur ne paraissent pas justifier les conclusions qu'il en tire.

La conception du germen continu et indépendant du soma se vérifie d'autant moins chez les Phylactolémates, que tous les zoïdes, de toute la colonie, qu'elle provienne du bourgeonnement ou de larves (c'est-à-dire des œufs fécondés), disparaîtront totalement au début de l'hiver. Seuls subsisteront les statoblastes. C'est donc sous forme de statoblastes que se manifeste la continuité de la vie chez les Phylactolémates. Ce sont les statoblastes qui assurent la pérennité de l'espèce. Or, les statoblastes proviennent de cellules régénératrices d'origine somatique.

A l'encontre des conclusions de BRAEM, nous croyons avoir montré qu'il n'y a pas de continuité de réserve embryonnaire. Il n'y a pas de réserve embryonnaire.

La conception de la continuité de la réserve embryonnaire fait pendant à la continuité du germen, sans en avoir, chez les Bryozoaires du moins, plus de réalité. Les cellules régénératrices des bourgeons polypodiaux, quels qu'ils soient, proviennent des cellules ectodermiques et des cellules pariétoleures. Les cystigènes du funicule, responsables de la formation de l'épiderme et du mésoderme bourgeonnant du cystide statoblastique, se différencient dans le funicule aux dépens des cellules mésodermiques dont ce dernier est formé.

La continuité du germen ne se vérifie pas davantage chez les Phylactolémates.

De plus, d'après ce que nous avons dit précédemment, les gamètes, d'une part, les éléments régénérateurs, d'autre part, ne proviennent pas des mêmes somatocytes, quoique les endroits de formation coïncident quelque peu. Les œufs apparaissent dans la pariétoleure, tandis que les cellules régénératrices polypodiales sont en majorité d'origine ectodermique; les spermatozoïdes sont issus du feuillet périphérique du funicule; les statoblastes sont constitués par les cystigènes axiaux.

Enfin, les statoblastes assurent seuls la formation de colonies après l'hiver. Ce sont leurs cellules d'origine somatique qui présentent les caractères que l'on voudrait réserver seulement au germen d'après la théorie de Weismann; ils sont immortels, dépositaires du patrimoine héréditaire. Ceci n'est d'ailleurs pas propre aux Phylactolémates, puisque nous avons rappelé qu'il en est ainsi pour les bourgeons d'hiver des Clavelines, des Polyclinidae et les gemmules des Spongillidae. WESENBERG-LUND (26) signale que les Phylactolémates des régions nordiques perdent même la reproduction sexuée et ne donnent plus de gamètes. MARCUS (19), interprète l'observation de WESENBERG-LUND comme un retard

apporté dans la différenciation des gamètes, par la basse température des hautes altitudes et des régions nordiques et l'impossibilité dans laquelle se trouvent les larves d'accomplir un développement complet.

Les embryologistes ont cependant défendu la théorie de la dualité de l'organisme en soma et germen, en se basant sur des faits extrêmement intéressants, mis en évidence par des méthodes rigoureuses qui font honneur à leurs auteurs.

Ces faits peuvent se résumer de la façon suivante : l'œuf présente très tôt, avant la segmentation, une zone polaire cytoplasmique spéciale qui se localise dans les blastomères, de telle sorte qu'au cours des divisions de segmentation, ce cytoplasme, s'isolant progressivement, se situe exclusivement en certaines cellules. Celles-ci deviennent par là très distinctes; ce sont les cellules mères de la lignée germinale. Ces faits, connus chez les Rotifères Chaetognathes, les Crustacés, les Insectes et les Batraciens, se multiplieront certainement au fur et à mesure que se perfectionnera la technique et que s'aiguïsera l'ingéniosité des expérimentateurs.

Ils peuvent être l'objet de deux interprétations : il faut y voir la preuve de la ségrégation précoce du germen et par conséquent de son indépendance du soma; ou bien, l'existence d'un cytoplasme à déterminant germinal est un cas de localisation de territoires présomptifs tels que nous en montrent si souvent les œufs anisotropes. La première interprétation ne peut s'appliquer à tous les organismes et notamment aux Bryozoaires, ainsi que nous l'avons vu. La seconde interprétation nous paraît, au contraire, plus vraisemblable.

BOUNOURE (3), qui s'est fait un des défenseurs les plus convaincus de la conception weismanienne et qui a révélé un des exemples les plus démonstratifs du cytoplasme à déterminant germinal chez les Batraciens, s'est élevé contre le rapprochement possible entre le déterminant cytoplasmique du germen et les territoires cytoplasmiques morphogénétiques. Il invoque surtout le caractère cytologique si particulier que présentent les cellules germinales et leur pouvoir migrateur. Il est certain que les cellules germinales se distinguent nettement des autres cellules somatiques, mais ce n'est pas là une raison suffisante pour en déduire qu'elles sont indépendantes du soma; bien d'autres cellules somatiques ont les mêmes particularités, sans cesser d'être des cellules somatiques.

Nous persistons donc à croire que l'organisme n'est pas double. Il est une unité physiologique et structurale. Le germen est une différenciation embryologique conduisant à des fonctions précises, au même titre que toute autre différenciation histogénétique. Il est incontestable que cette différenciation histologique et cette orientation physiologique du germen sont extrêmement précoces dans certaines espèces, dans certains groupes. Il est possible même qu'elles soient générales chez les animaux qui ont conservé la seule reproduction sexuée. Nous avons déjà rappelé que l'œuf, par suite des phénomènes prémorphologiques dont il était le siège, présentait des accélérations embryologiques certaines dont l'anisotropie et les localisations de territoires présomptifs sont une des manifestations caractérisées. En cela il se distingue des bourgeons en général, quoique ceux-ci peuvent avoir des structures plus ou moins compliquées, par

suite de la présence d'ébauches à destinée organogénétique bien déterminée. Mais les œufs, comme les bourgeons, toutes choses étant égales, présentent, selon les groupes zoologiques, toute l'échelle des accélérations embryologiques et prémorphogénétiques. Les différenciations histogénétiques et particulièrement celles du germen peuvent être plus ou moins tardives.

Toute organogénèse est conditionnée, comme disait Roux, et comme DALCQ (10) l'a si bien synthétisé dans ses nouveaux ouvrages, par des processus prémorphogénétiques et des processus de régulation ou de corrélations épigénétiques, sur lesquels je suis revenu plusieurs fois déjà. Leur importance est inversement proportionnelle. De toute façon, dans la constitution d'un organe ou d'un tissu, les phénomènes de corrélations épigénétiques interviennent. Ils agissent presque exclusivement dans certains cas d'ontogénèse et de blastogénèse. La constitution des tissus somatiques aussi bien que du germen en dépend. Or, tous ces phénomènes de corrélation, d'intégration, de régulation épigénétiques résultent eux-mêmes d'actions physiologiques locales. Elles sont très difficiles à déterminer et souvent inconnues. Elles peuvent, entre autres choses, relever de l'influence des contacts cellulaires ou de l'influence hormonale. C'est-à-dire que le germen, comme les autres tissus somatiques, obéit aux mêmes lois organogénétiques du mécanisme embryonnaire. Comme ceux-ci, ils présentent une différenciation plus ou moins précoce ou plus ou moins tardive, dont les causes sont liées à des actions physiologiques locales, elles-mêmes fonction de l'ensemble de l'organisme.

C. — La zone de bourgeonnement dans un cystide de *Phylactolémate*.

Cette action physiologique locale qui règle les destinées morphogénétiques des cellules au cours du développement ou dans un organisme adulte est très manifeste, non seulement pour la différenciation des œufs, mais aussi pour la prolifération blastogénétique des cystidiales. Il fut souvent rappelé que les bourgeons polypodiaux ne se forment qu'en une zone bien déterminée du cystide-souche, zone située sur la paroi ventrale, non loin de la région orale du polypide fonctionnel. On peut tenter de montrer expérimentalement l'importance de la position de cette zone dans la formation des bourgeons, par une série de petites expériences. Elles consistent à faire en sorte qu'un bourgeon soit disposé, par rapport au polypide principal, sur la face dorsale du cystide.

Ces expériences simples sont trop brutales et trop peu analytiques pour en tirer des conclusions absolument définitives. Elles me paraissent cependant de nature à relever un fait : c'est que la fonction régénératrice n'est pas due à une qualité prémorphogénétique ou prédéterminée de certaines cellules, mais à une action épigénétique locale, fonction de l'ensemble de l'organisme atteignant ces cellules.

Les cystides issus de statoblastes de *Fredericella sultana*, placés dans les conditions signalées dans la note précédente, ont été sectionnés, à l'aide de ciseaux d'iridectomie, au moment où le polypide antérieur A est complètement

constitué et épanoui et où la paroi ventrale présente un bourgeonnement avancé muni de son bourgeon de dédoublement (C-B) et d'un second bourgeon adventif B' ventral par rapport au polypide, dorsal par rapport au bourgeon avancé. La section est antérieure et vise à isoler la région lophophorale de l'anse digestive du polypide. Cependant, le niveau de la section n'est pas constant chez tous les individus qui peuvent être classés pour cette raison en deux groupes : 1° celui où le lophophore seul du polypide a été détaché; 2° celui où la grappe des trois bourgeons ventraux (C-B et B') est isolée avec la région lophophorale (fig. 22).

Pour les deux groupes il existe des résultats communs : le lophophore isolé se désagrège toujours sans aucune tendance à la régénération; la région postérieure du cystide régénère toujours au moins un polypide. Ceci étant acquis, les formes de la régénération peuvent être classées de la manière suivante :

I. — Lorsque la section n'isole que le lophophore du polypide A., deux cas peuvent se présenter :

a) Ou bien l'anse digestive du polypide A reste intacte et un nouveau lophophore se reconstitue aux

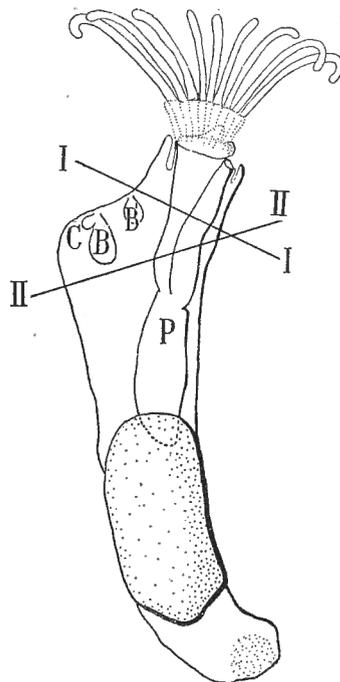


FIG. 22. — Schéma montrant les deux incisions d'un cystide statoblastique après l'épanouissement du premier polypide.

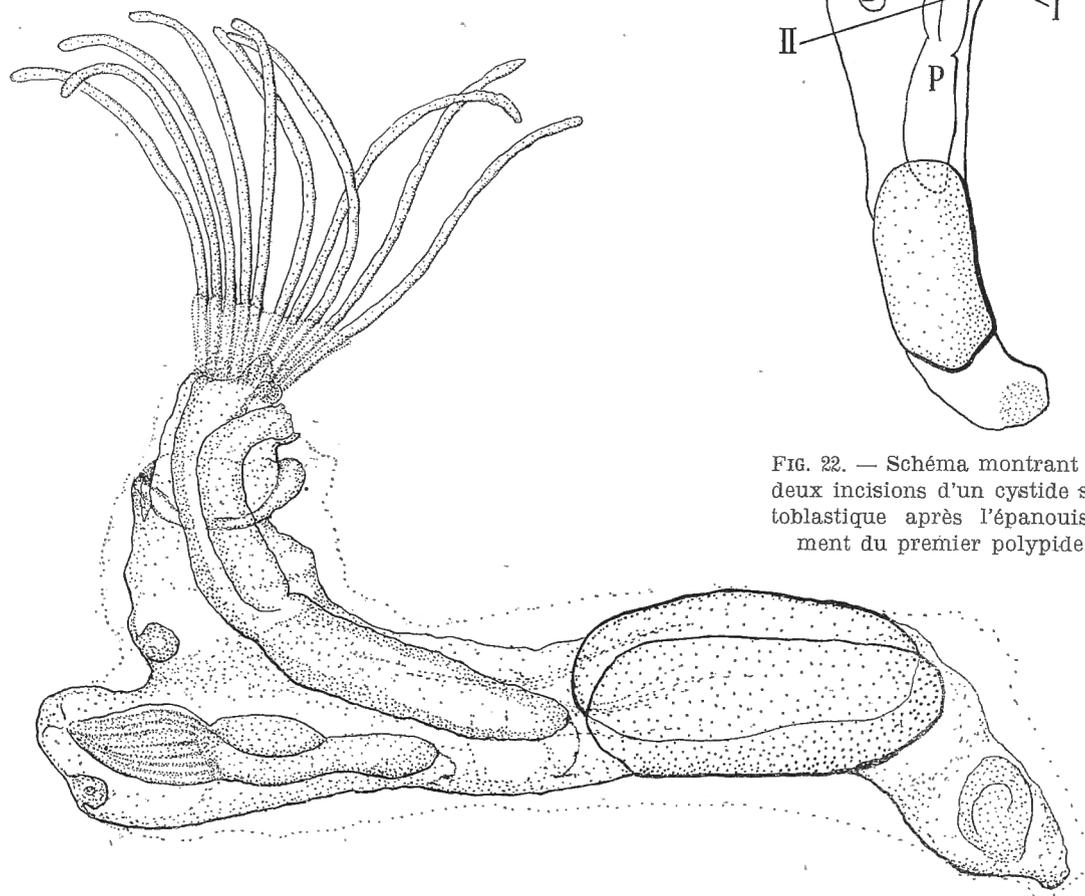


FIG. 23. — Régénération complète du systide statoblastique après section I-I.

dépens de la région orale du cystide, de telle sorte que le cystide régénéré présente exactement l'aspect du cystide initial avec polypide A épanoui, les bourgeons C-B et B'. Signalons toutefois que le bourgeon C de dédoublement s'est dégagé ventralement de B, lequel est très avancé et s'isole dans une nouvelle individualité cystidiale (fig. 23);

b) Ou bien l'anse digestive du polypide de A régresse, se détache de la région orale du cystide et tombe dans la cavité centrale. Par contre, des trois bourgeons C-B et B', B, qui est le bourgeon central le plus avancé, se développe et constitue le polypide du cystide régénéré. On constate alors que le bourgeon central C est vivant mais séparé ventralement du polypide B, tandis que le bourgeon B', devenu expérimentalement dorsal par rapport au polypide principal, régresse (fig. 24).

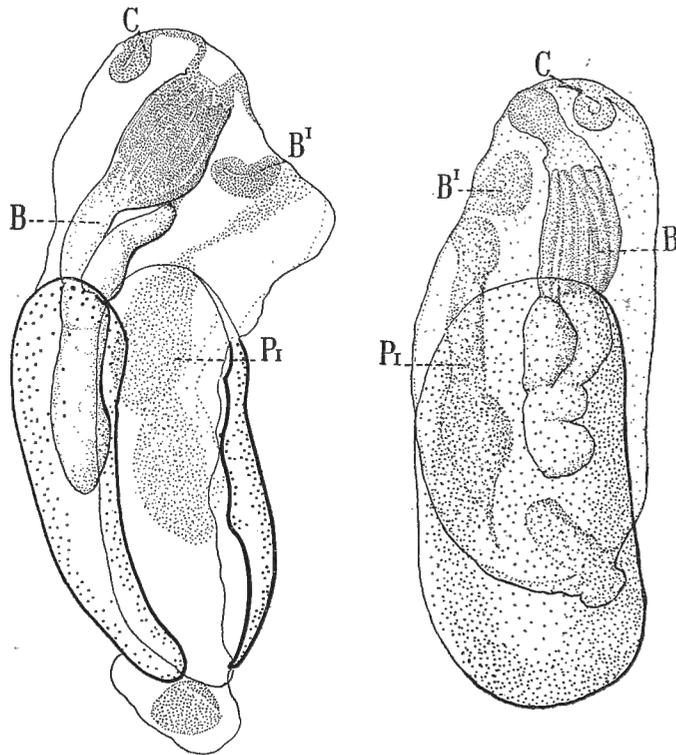


FIG. 24. — Régénération de deux cystides statoblastiques après désagrégation de l'anse digestive initiale (PI) consécutive à la section I-I. — B = bourgeon devenu polypide; C = bourgeon de dédoublement isolé; B' = Bourgeon adventif en régression.

II. — Lorsque la section plus profonde isole les trois bourgeons C-B et B' avec la région lophophorale, les deux segments du cystide ainsi séparé régénèrent généralement.

A) *Segment antérieur.* — Par suite de la régression des éléments du lophophore, le segment antérieur cicatrisé forme une vésicule close didermique ecto-mésodermique, c'est-à-dire un petit cystide possédant trois bourgeons C-B et B'.

Le bourgeon B, central, le plus avancé, se développe et très souvent constitue un polypide complet, parfaitement épanoui, mais cependant plus petit qu'un polypide normal.

Le bourgeon de dédoublement C se sépare ventralement de B, reste intact, tandis que le bourgeon adventif B', occupant la face dorsale du cystide par rapport au polypide B, régresse (fig. 25, 27, B, 28).

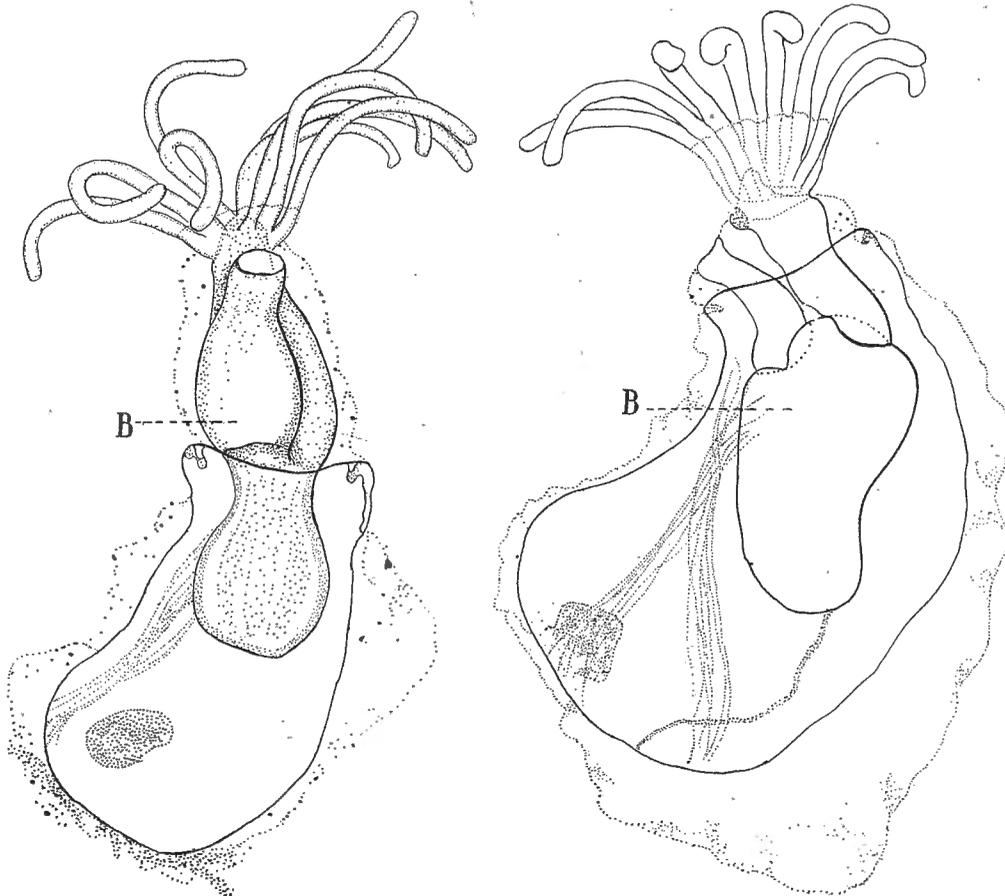


FIG. 25. — Régénération de la région antérieure de deux cystides statoblastiques, après section II-III. — B = Bourgeon devenu polypide; le bourgeon adventif visible est le bourgeon B' en régression; C n'est pas visible sur les préparations.

b) *Segment postérieur*. — Le segment postérieur ne renferme que l'anse digestive du polypide A.

1° Ou bien l'anse digestive de A subsiste; un nouveau lophophore régénère aux dépens de la région cicatrisée du cystide correspondant à l'attache de l'œsophage, et ainsi se reconstitue un polypide complet; sur la face ventrale du cystide régénéré apparaît un bourgeon adventif ventral (fig. 26).

2° Ou bien l'anse digestive de A régresse, tombe dans la cavité centrale du cystide cicatrisé, lequel n'est plus en fait qu'une vésicule didermique ectomés-

dermique. Un nouveau polypide se reconstitue complètement aux dépens de la zone cystidiale correspondant au point d'attache de l'ancien œsophage, selon un processus que BRAEM (6) a décrit.

Ce nouveau polypide est accompagné sur la paroi ventrale du cystide d'un bourgeon adventif (fig. 27, A).

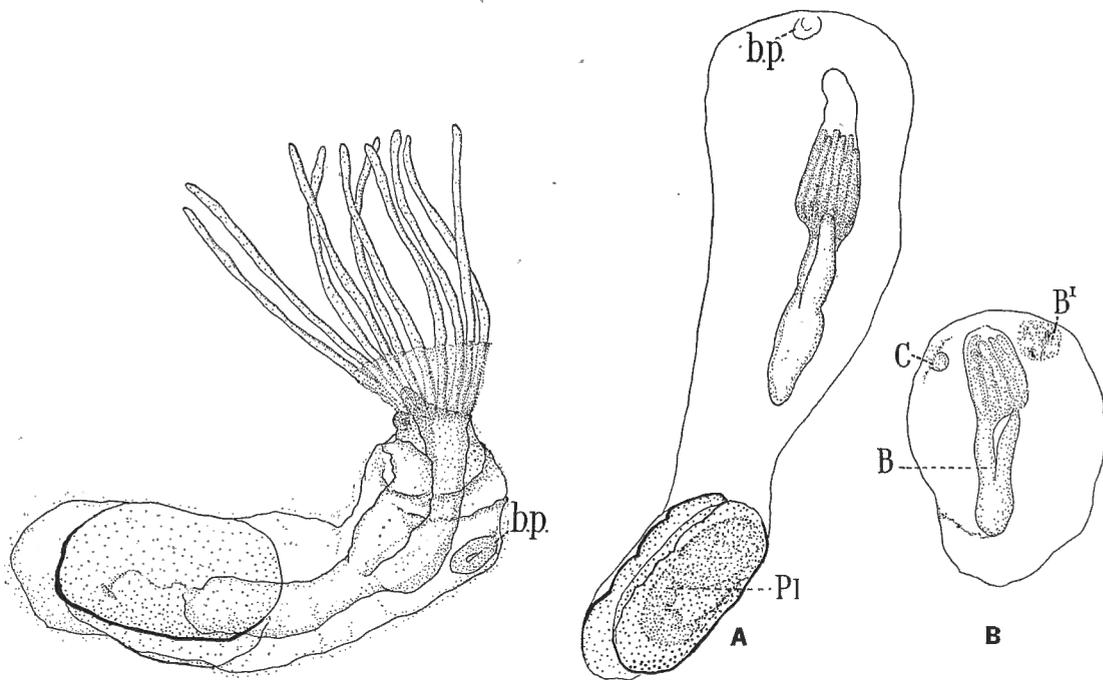


FIG. 26.

FIG. 27.

FIG. 26. — Régénération complète de la région postérieure d'un cystide statoblastique après section II-II. — *b.p.* = nouveau bourgeon polypodial, adventif.

FIG. 27. — **A.** Régénération d'un nouveau polypide dans le segment postérieur d'un cystide ayant subi la section II-II. — *Pr* = l'anse digestive initiale en régression; *b.p.* = le bourgeon polypodial adventif nouveau. — **B.** Régénération du segment antérieur. — *B* = bourgeon devenu polypide; *C* = bourgeon de dédoublement isolé; *B'* = bourgeon adventif en régression.

CONCLUSIONS. — 1° Un polypide étant amputé de son lophophore peut régénérer un nouveau lophophore.

2° Le lophophore étant sectionné et l'anse digestive se détachant en se désagrégant, un nouveau polypide peut régénérer dans le cystide cicatrisé aux dépens de la région cystidiale correspondant à l'attache de l'ancien œsophage en régression.

3° Lorsque, dans un cystide cicatrisé, un nouveau polypide se constitue, un bourgeon adventif apparaît normalement (cas II, *b*, 1, 2).

4° Les cas I, *b* et II, *a* sont les plus remarquables, car on se trouve en présence d'un cystide cicatrisé renfermant trois bourgeons (*C-B* et *B'*), où *B*, bourgeon central, reconstitue le polypide principal et où, par conséquent, *C* repré-

sente le bourgeon ventral normal, tandis que B' occupe expérimentalement la région dorsale du cystide, c'est-à-dire une position contraire à celle qu'exige la loi du bourgeonnement normal.

Dans ces cas, C reste intact et vivant; B' régresse toujours.

Ainsi se confirme expérimentalement que dans une individualité cystidiale quelconque, la paroi du cystide, ventrale par rapport au polypide principal, se trouve seule dans un état physiologique particulier, indispensable au bourgeonnement, condition qui ne se trouve jamais réalisée sur la face dorsale. Celle-ci proviendrait-elle même d'une portion ventrale d'un cystide initial, perd sa faculté de bourgeonnement dès qu'elle devient expérimentalement dorsale par rapport à un autre polypide, et le bourgeon qu'elle avait primitivement engendré ne tarde pas à mourir dans les conditions physiologiques qui lui sont imposées par suite de la disposition nouvelle. Il se confirme encore que le bourgeonnement répond à un état physiologique actuel se répétant sans cesse au cours de la croissance de la colonie et fonction de l'individualisation d'un cystide par rapport à un polypide principal donné.

D. — Le cystide et la loi d'apparition des bourgeons chez les Phylactolémates.

On ne peut donc envisager séparément le cystide et son polypide. Ils forment ensemble une unité physiologique.

Nous avons bien insisté sur le fait que la formation des bourgeons polypodiaux est due à l'activité de la paroi cystidiale. Mais celle-ci n'acquiert cette fonction ontogénétique qu'en un point déterminé, conditionné par la présence du polypide principal.

Nous avons défini précédemment le cystide adulte du Phylactolémate primitif, tel que celui des *Fredericella*. Il possède un polypide fonctionnel, un bourgeon avancé (B) muni de son bourgeon de dédoublement (C) et d'un bourgeon adventif (B').

Tout polypide, quel qu'il soit, dérive donc de la paroi cystidiale, ce qui est la règle générale à tous les Bryozoaires. Mais chez les Gymnolémates, ainsi que nous l'avons rappelé plus haut, le bourgeonnement débute en fait par la formation d'un cystide nouveau sous l'aspect d'un diverticule apico-dorsal du cystide-souche. C'est au cours de l'individualisation de ce diverticule cystidial que le bourgeon polypodial apparaît sur la face latérale. Chaque cystide individualisé, au cours de son accroissement, forme son polypide. Chez les Phylactolémates, exception faite des cystides statoblastiques et larvaires, un nouveau cystide ne s'individualise à la façon d'un diverticule du cystide-souche qu'après la formation du bourgeon polypodial.

C'est là une première forme de l'accélération du bourgeonnement polypodial chez les Phylactolémates. Il en est d'autres. Le cystide-souche, en effet, bourgeonne un second bourgeon polypodial (B') avant que le premier ne soit déjà logé

dans son cystide propre. Enfin, lorsque le cystide nouveau se délimitera autour du premier bourgeon, celui-ci ne s'y logera pas seul, mais accompagné d'un bourgeon de dédoublement fixé à son collet. Ce bourgeonnement de dédoublement s'intensifie chez les *Plumatella* et les *Cristatella*. Il en résulte que le bourgeonnement de dédoublement n'est pas la forme typique du bourgeonnement des Phylactolémates, mais une particularité, importante sans doute, par l'intensité de prolifération des polypides qu'elle provoque : le bourgeonnement phylogénétique typique des Phylactolémates est le bourgeon adventif. Cette première conclusion enlève à la loi de BRAEM un de ses éléments importants.

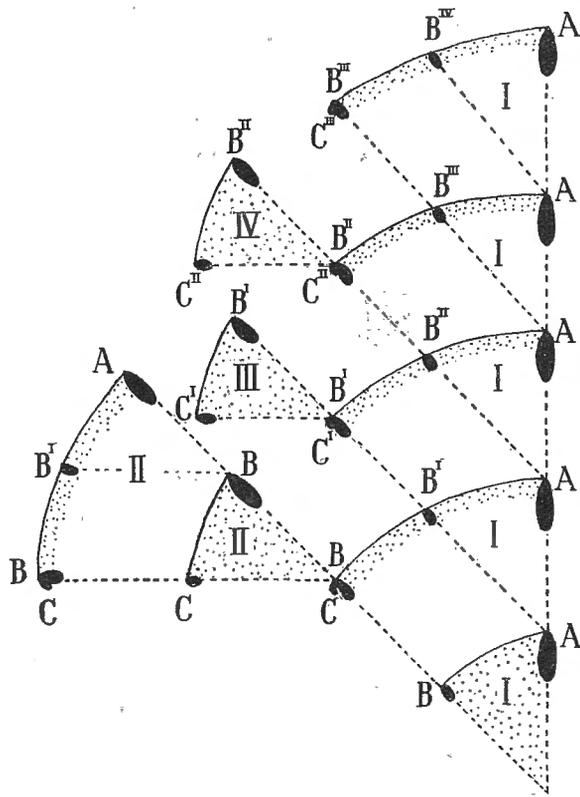


FIG. 28. — Schéma concrétisant le mode d'apparition des bourgeons polypodiaux et la formation des cystides (voir texte).

Il importe de signaler, en outre, qu'il n'y a pas chez les Phylactolémates un bourgeonnement centripète s'opposant à un bourgeonnement centrifuge. D'après BRAEM, les bourgeons de dédoublement ventraux sont centrifuges par rapport au bourgeon principal, tandis que les bourgeons adventifs sont centripètes, comme l'exprime le schéma représenté à la page 579. Mais ainsi qu'il résulte des faits décrits précédemment, les bourgeons adventifs sont centrifuges au même titre que les bourgeons de dédoublement. L'ensemble des bourgeons se déplace ventralement, par suite de la croissance de la paroi cystidiale, et si C s'écarte de B, B et B' se sont déplacés aussi ventralement.

Si bien que lorsque B et C se seront logés en leur nouveau cystide, B', continuant à s'éloigner de la région orale du polypide, un nouveau bourgeon adventif (B'') apparaîtra là où se trouvait initialement B'. Ainsi les bourgeons subissent progressivement une descente ventrale au cours de laquelle ils acquièrent leurs bourgeons de dédoublement, puis se logent successivement dans un diverticule cystidial propre, tandis qu'un nouveau bourgeon adventif apparaît pour prendre la place du précédent.

Il n'y a point de distinctions à établir entre les bourgeons principaux et les bourgeons intercalaires dans la formation de la colonie. Car tout bourgeon, quelle que soit son origine, aura la même destinée : il s'individualise, soit du collet d'un bourgeon-souche (s'il s'agit du bourgeon de dédoublement), soit de la paroi cystidiale (s'il s'agit d'un bourgeon adventif); il acquiert ensuite un bourgeon de dédoublement, puis se place dans un diverticule cystidial (son cystide propre) et constitue ainsi un rameau nouveau de la colonie.

La loi schématisée par BRAEM n'exprime pas le phénomène réel du bourgeonnement polypodial. De plus, elle ne tient pas compte du début de la formation de la colonie à partir du statoblaste ou de la larve et, par conséquent, elle est incomplète.

Nous avons vu précédemment que du statoblaste naissent deux polypides opposés, l'un antérieur, l'autre postérieur, celui-ci plus tardif que le premier. Morphologiquement et physiologiquement, le cystide initial statoblastique, en s'accroissant, forme donc deux cystides correspondant à chacun des deux premiers polypides formés. Ils représentent la souche de deux rameaux initiaux divergents de la colonie.

Il nous suffira de suivre le cystide antérieur pour nous rendre compte de l'ordre d'apparition des bourgeons.

Pendant que le polypide A se développe, un bourgeon B adventif apparaît. Lorsque le cystide s'est accru, B, entrant en organogénèse, émet un bourgeon de dédoublement C, tandis que, entre B et la région orale de A, à une distance déterminée, le bourgeon adventif B' apparaît.

Alors on voit B et C se loger dans un diverticule cystidial, qui devient le cystide propre de B. C s'écarte de B, acquiert son bourgeon de dédoublement, tandis qu'un bourgeon adventif apparaît entre C et la région orale de B; le cystide de B a atteint alors son développement complet.

Le phénomène recommencera pour C et son bourgeon de dédoublement (fig. 28).

Revenons au cystide initial de A, d'où le cystide de B s'est individualisé. Le bourgeon adventif B' s'est déplacé ventralement, a acquis son bourgeon de dédoublement; un troisième bourgeon adventif se forme entre B' et la région orale de A, (B''). Alors B' et son bourgeon de dédoublement s'individualisent dans un cystide propre, qui acquerra à son tour son complet développement

avec son polypide principal B' et les trois bourgeons polypodiaux. Le processus continuera. Enfin B'' suivra le destin de B', et ainsi de suite.

Cet ordre de formation des bourgeons peut donc se schématiser, comme l'indique la figure 28.

En résumé : 1. Un cystide s'individualise autour d'un bourgeon avancé et de son bourgeon de dédoublement, devient adulte lorsque le bourgeon de dédoublement se sera écarté du bourgeon avancé et lorsqu'un bourgeon adventif apparaîtra entre le bourgeon avancé et la région orale du polypide.

2. Tous les bourgeons nés de la paroi ventrale du premier polypide statoblastique sont tous des bourgeons adventifs. Nous avons admis arbitrairement qu'il y en avait quatre : B', B'', B''', B''', sans que nous en ayons la preuve. Il est possible que le cystide-souche A ne vive pas aussi longtemps et ne puisse produire quatre bourgeons adventifs. La colonie, en effet, ne vit que par l'extrémité de ses rameaux; elle est morte à la base, laquelle n'est constituée que par des tubes de chitine remplis de statoblastes.

3. Mais les cystides qui se formeront ultérieurement seront des cystides correspondant à des bourgeons adventifs, typiques, aussi bien qu'à des bourgeons de dédoublement. On peut dire que chez *Fredericella*, l'apparition de ces cystides alterne. Chez les *Plumatella* et les *Cristatella*, le bourgeon de dédoublement prend une importance plus grande et domine le bourgeon typique adventif.

Ainsi, dans chaque cystide individualisé, la paroi ventrale présente une zone spéciale voisine de la région orale du polypide, dans un état physiologique particulier, ainsi que les expériences signalées précédemment l'ont mis en évidence, et favorable au bourgeonnement et à la croissance indéfinie.

Toute la colonie d'un Phylactolémate représente morphologiquement la région ventrale du cystide initial énormément accrue, mais dont la croissance s'accompagne sans cesse de bourgeonnements polypodiaux et de répartition d'individualités cystidiales, selon l'ordre et les processus signalés précédemment et que schématise la figure 28.

*Laboratoire de Biologie animale, Faculté des Sciences,
Université libre de Bruxelles.*

LISTE DES AUTEURS CITÉS

1. AEN DEN BOOM, M., 1933, Contribution à l'étude de la reproduction asexuelle chez les Bryozoaires d'eau douce. (*Recueil de l'Institut zoologique Torley-Rousseau*, t. IV, fasc. 2.)
2. ALLMAN, L., 1856, A Monograph of the Fresh-water-Polyzoa. London Roy. Society.
3. BOÛNOURE, L., 1934, Recherche sur la lignée germinale chez la Grenouille rousse aux premiers stades de développement. (*Ann. des Sciences naturelles. Zool.*, 10^e série, XVII. Paris [Masson].)

4. BRAEM, F., 1890, Untersuchungen über die Bryozoen des süßen Wassers. (*Bibliotheca Zoologica*, Heft VI. — Cassel.)
5. — 1897, Die geschlechtliche Entwicklung von *Plumatella fungosa*. (*Zoologica*, Heft 23. — Stuttgart.)
6. — 1908, Die geschlechtliche Entwicklung von *Fredericella sultana*. (*Zoologica*, Heft 52. — Stuttgart.)
7. — 1912, Die Knospung der statoblasten von *Pectinatella* und *Cristatella*. (*Zoologica*, Heft 67.)
8. — 1914, Die Knospung von *Paludicella*. (*Arch. für Hydrobiologie und Planktonkunde*, Bd. IX, Taf. XIV-XVI.)
9. BRIEN, P., 1930, Contribution à l'étude de la régénération naturelle et expérimentale chez les *Clavelinidae*. (*Annales de la Société royale zoologique de Belgique*, t. LXI.)
— 1932, Contribution à l'étude de la régénération naturelle chez les *Spongillidae*. (*Arch. Zool. expér. génér.*, LXXIX. Paris.)
10. DALCQ, 1935, L'organisation de l'œuf chez les Chordés. Gauthier-Villars. Paris.
— 1935, La régulation dans le germe et son interprétation. (*C. R. Société de Biologie*, juin 1935.)
11. DAVENPORT, 1891, Observations on Budding in *Paludicella* and some other Bryozoa. (*Bulletin of the Mus. of Comp. Zool. a Harvard College*, Bd. XXII.)
12. DELAGE et HEROUARD, Zoologie concrète. — Les Vermidiens.
13. HATSCHKE, B., 1877, Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*. (*Zeitschr. f. wiss. Zool. Leipzig*, Bd. XXIX.)
14. KAFKA, J., 1887, Die Süßwasserbryozoen Böhmen. (*Arch. f. naturwissenschaftl. Landesdurchforschung v. Böhmen*, Bd. VI.)
15. KORSCHULT et HEIDER, 1902-1910, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. (*Ungeschlechtliche Fortpflanzung und Regeneration*.)
16. KRAEPELIN, K., 1887, Die Deutschen Süßwasserbryozoen. I. (*Anatom. Systemat. Theil. Abhandl. des Naturwiss. Vereins. Hambourg*, Bd. X.)
— 1892, Dergl. II. Entwicklungsgeschichte Theil. Ebenda, Bd. XII.
17. LAMEERE, AUG., 1931, Précis de Zoologie, vol. II. (*Institut zoologique Torley-Rousseau, Université libre de Bruxelles*.)
18. MARCUS, 1925, Bryozoa, in : SCHULZE, P., Biologie der Tiere Deutschlands. Lieferung 14. Berlin.
19. — 1934, Ueber *Lophopus cristallinus* (Pall). (*Zoologische Jahrbücher Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, Bd. 58, Heft 4.)
20. METSCHNIKOFF, K., 1867, Zur Entwicklungsgeschichte einiger niederen Thiere. VI. (*Bulletin de l'Acad. des Sc. de Saint-Petersbourg*, Bd. XV.)
21. NITSCHKE, H., 1868, Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. (*Arch. f. Anal. und Physiol.*)
22. OKA, A., 1891, Observations on Fresh-water Polyzoa. (*Journ. of the Coll. of Sc. Ing. Univ. Tokio*, Bd. IV.)
23. REINHARD, W., 1880, Zur Kenntnis der Süßwasserbryozoen. (*Zool. Anzeiger*, Bd. III.)
24. SEILIGER, 1890, Bemerkungen zur Knospentwicklung der Bryozoen. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. L.)
25. VON BUDDENBROCK, W., 1910, Beiträge zur Entwicklung der statoblasten der Bryozoen. (*Zeitschr. f. wiss. Zool. Leipzig*, Bd. XCVI.)
26. WESENBERG-LUND, C., 1897, Biologiske studier over Ferskvandsbryozoen in Vid. Medd. Naturhist. Foren (5), VIII. Kopenhagen.

