MÉMOIRE

SUR LA

MÉTAMORPHOSE DES BRYOZOAIRES

Par le Dr J. BARROIS.

PREMIÈRE PARTIE. — MÉTAMORPHOSE DES ESCHARINES.

Mes précédentes recherches sur les Bryozoaires ont eu pour but l'étude de leurs formes larvaires : on n'avait que des connaissances partielles fort incomplètes sur ce sujet, et l'on ignorait le plan général de structure qu'on doit attribuer aux larves de ce groupe.

Le résultat de mon premier mémoire (1) fut de reconnaître les grands traits de structure formant le fond de l'organisation des larves de Bryozoaires, et d'indiquer en outre leurs variations dans les différentes familles de cette classe.

Les deux formes essentielles de l'organisme Bryozoaire (larve adulte) sont depuis cette époque également connues ; il restait à les raccorder l'une à l'autre, et à retracer organe par organe les relations complètes de la larve à l'adulte. L'importance capitale de cette question m'a décidé à reprendre mes études sur les Bryozoaires; et malgré la période de dégénérescence presque totale qui trace entre les deux formes (larve et adulte) une barrière que les vues théoriques seules avaient pu franchir jusqu'ici, comme on le verra dans l'historique suivant, je me suis efforcé, en m'appuyant sur les nouveaux moyens d'investigation dont nous disposons aujourd'hui, de recon-

(1) Jules Barrois, *Recherches sur l'embryogénie des Bryozoaires*, in-4°, avec 16 planches, publié aux frais de l'auteur, chez Six Horemans, libraire-éditeur, à Lille, 1877.

naître et de suivre toutes les modifications des larves pendant leur métamorphose. C'est le résultat de ces recherches qui formera la deuxième partie de mon mémoire sur le développement des Bryozoaires. Je commence ici par la description de la métamorphose des Escharines, choisies comme type; je l'étudierai successivement dans les autres familles (1). Toutes mes préparations ont été conservées.

Historique.

Toute métamorphose se ramène au passage pur et simple d'un stade de développement à un stade plus avancé de l'échelle embryonnaire. Entre le développement direct et continu et le développement par métamorphoses, il n'y a pas en somme de différence essentielle; le second est le produit de causes perturbatrices qui sont venues modifier et obscurcir plus ou moins la suite régulière du développement.

Ainsi donc, chaque fois que l'on aura affaire à une métamorphose, on devra chercher à ramener les faits au passage direct des deux formes l'une à l'autre, en tâchant à retrouver entre eux concordance complète, comme si ces deux formes étaient deux stades successifs d'un seul développement régulier et continu.

Lorsque nous rencontrons, comme chez les Bryozoaires, des cas où ce passage se trouve difficilement, où de jour en jour se découvrent de nouveaux faits, qui, loin de rapprocher les deux états l'un de l'autre, ne font au contraire qu'en augmenter la distance, il faut considérer comme acquisitions positives tout ce qui tend à atténuer la distance qui les sépare, et négatives tout ce qui tend au contraire à l'accentuer.

Chez les Bryozoaires, nous rencontrons ces deux tendances. Des auteurs, plus dominés par l'esprit philosophique, ont fait leur possible pour chercher à confirmer l'idée d'un passage réel entre l'organisme larvaire et l'organisme adulte : ce sont

(1) Le résumé de mes recherches sur les autres grandes familles a déjà paru dans les *Comptes rendus de l Académie des sciences.*

les champions de la solution positive. D'autres, plus scrupuleux, ont mieux aimé s'en tenir à la simple expression des faits observés, et en restent à l'idée de *développement rétrograde*, suivi d'une période de néoformation. Ces derniers représentent la solution négative.

Nous allons maintenant retracer brièvement l'historique de la question, en nous plaçant surtout au point de vue expliqué dans les lignes qui précèdent.

I. — Du passage réel de la larve à l'adulte.

§ 1er.

a. En 1827, dans son remarquable mémoire sur la génération des Flustres, *Grant* faisait connaître un cycle de développement de Bryozoaires auquel les travaux suivants, même les plus modernes, n'ont encore pu apporter de changements notables.

Grant vit une larve ciliée infusoriforme se fixer et se transformer en un simple sac contenant dans son intérieur une masse opaque; le rudiment de polypide apparaissait ensuite dans l'intérieur de ce sac, sous forme d'une petite masse de forme ovale.

Tous les auteurs suivants n'adoptèrent pas cette description :

b. Nordmann (1840); Hincks et Redfern (1851). — Leurs travaux ne portent guère l'indication que d'une différenciation des tissus de la larve conduisant à la formation des tissus de l'adulte; leur description ne comporte rien d'autre, ni en plus ni en moins.

c. Van Beneden (1845) et *Smitt* (1865) considèrent l'adulte comme issu directement d'une transformation de la larve. D'après le premier, la larve se fixe par la face orale, tandis que la face aborale développe des tentacules. D'après le second, la peau de la larve prend la forme de lobe, tandis que son sac interne devient le rudiment de polypide.

Malgré ces quelques voix discordantes, le plus grand nombre se rallie à l'assertion de Grant.

Farre (1837) revoit les mêmes faits, mais en les complétant. Il donne une bonne description de la larve d'*Halodactylus*, qu'il décrit et figure déjà comme un organisme d'une grande complexité. C'est dans son travail qu'on trouve pour la première fois le fait de la complexité de l'organisme larvaire rapproché de la simplicité du premier état qui suit la fixation; de ce rapprochement devait sortir l'idée de l'existence d'une période de développement rétrograde.

Dalyell (1847) reconnaît les mêmes phénomènes, mais sans rien ajouter aux idées de Grant.

Gosse (1853) figure bien la larve de *Lepralia coccinea*, ainsi que les stades de sac renfermant une masse interne de granules opaques. La description de Grant, de même que celle de Farre, nous conduit à l'idée d'un développement rétrograde.

Ce ne fut cependant qu'à partir du travail classique de *Schneider* (1863) sur la métamorphose du *Cyphonautes*, que cette idée prit définitivement racine dans la science. Depuis longtemps on connaissait cette larve si complexe. Schneider démontra qu'elle n'était qu'une larve de Bryozoaire, qu'elle perdait toute son organisation pour se réduire à une masse sans structure, d'où se formait l'adulte par développement ultérieur.

§ 2.

Le travail de Schneider avait l'immense mérite d'établir nettement l'état de la question : il y définissait clairement le cycle embryonnaire, tel qu'il résultait des découvertes de Grant, Farre, Dalyell, Gosse; mais il était fort loin d'avancer la question capitale des rapports de la larve avec la forme adulte.

Tout en reconnaissant que la larve se réduit à un sac rempli de globules graisseux, on refusa d'admettre sa destruction complète. Quelques auteurs se laissèrent même aller à la tendance déjà représentée par Van Beneden et Smitt; ils cherchèrent à rapprocher les deux formes successives.

Nitsche (1869) considère la larve comme formée d'une couche périphérique avec une masse interne; la seconde reste au centre, tandis que la première perd ses divisions et se renfle en un sac.

Le polypide est d'apparition ultérieure et se forme aux dépens de la peau du sac.

Claparède (1871) reproduit une description analogue; pour lui, comme pour l'auteur qui précède, toute la dégénérescence se réduit en somme à la perte des cils et des différentes divisions de la peau.

Salensky (1874) considère la larve comme formée : 1° de la peau; 2° d'une couche de globules graisseux; 3° d'un sac intérieur qui serait le rudiment de polypide. Après la fixation, la peau perd ses cils et se réduit à un sac, mais la couche graisseuse et le sac interne demeurent à leur place, où l'on peut les retrouver. Sa description n'est pas sans analogie avec celle de Smitt.

Ces essais constituaient de très louables tentatives de tendance excellente et d'une grande portée. Ils étaient d'ailleurs bien mieux adaptés aux faits que les premiers essais tentés dans la même voie par Van Beneden et Smitt. Malheureusement, ils ne reposaient pas sur des données suffisantes; ils furent, comme la première fois, également détrônés par les observations plus exactes et plus précises.

§ 3.

Au nombre des auteurs qui avaient combattu la destruction complète de l'organisme larvaire, il en est un, *Metschnikoff* (1869-71), qui avait suivi une tout autre voie. Tout en se refusant à admettre l'histolyse et la généralité des rétrogradations, il ne chercha cependant pas à en réduire l'étendue; il admit sans répugnance que la dégénérescence affectait aussi les organes internes, et que c'était aux dépens de la destruction de ces derniers que se formait la masse de globules opaques visibles dans e stade simple qui suit la fixation.

Son élève *Repiachoff* soutint les mêmes idées. Dans deux travaux importants sur ce sujet (1875-1876), il admet que la larve se réduit à un sac rempli d'une masse de globules graisseux, le premier issu de la peau de la larve, le second provenant de ses organes internes : la peau de la larve perd toutes ses divisions pour se réduire à un simple sac, tandis que les organes internes entrent en dégénérescence. Repiachoff reste muet sur l'origine du polypide, mais il fait connaître le fait intéressant que la masse graisseuse peut venir s'y souder et concourir dans une certaine part à son achèvement.

Enfin, dans mon travail de 1877, j'avais été conduit aux mêmes opinions, et cette solution me paraissait définitive (1).

Aussi n'hésitai-je pas, de guerre lasse, à déclarer que le cycle de développement rétrograde suivi d'une période de néo-formation pouvait constituer la dernière expression des phénomènes qu'il fût donné d'observer; qu'il était dû à une abréviation de la métamorphose, et que par conséquent il était inutile de s'acharner davantage à chercher un passage qui, selon toute vraisemblance, ne devait pas exister.

Je me mis donc à l'œuvre pour chercher à établir la concordance entre les deux formes par une autre voie; je tâchai de déterminer toutes les homologies entre la larve et l'adulte, de façon à établir un passage supposé qui pût suppléer à l'absence du passage réel. Les travaux de Hatscheck sur le *Pedicellina* doivent être placés dans le même genre d'essais. Ces tentatives conscientes avaient été précédées d'une autre tentative plus prématurée, connue sous le nom de *théorie du cystide*.

(1) Tous mes efforts dans le but de trouver un passage plus graduel n'avaient en effet, jusque-là, réussi qu'à me confirmer dans cette opinion. On peut encore voir figuré dans mon travail un stade de fixation de l'*Alcyonidium* (pl. 6, fig. 24) qui montre la peau déjà renflée en sac, mais laissant entrevoir des restes d'organes internes : ce stade était bien de nature à confirmer dans l'idée qu'il ne pouvait réellement y avoir d'autre phénomène qu'un renflement de la peau en un sac uniforme, avec dégénérescence des organes internes.

ARTICLE N° 7.

II. — Tentatives pour trouver un passage supposé.

1re : *Nitsche (théorie du cystide)*. — Au milieu de la diversité qui règne dans l'embryogénie de ce groupe d'animaux, on remarque qu'il y a une forme très constante : celle d'un simple sac. Cet état se produit d'une manière directe (Alcyonelle) ou à la suite du développement rétrograde. Nitsche admet que c'est la forme fondamentale dont dérivent toutes les formes du groupe.

L'embryogénie normale consisterait dans la formation directe d'un cystide qui éclôt et devient une larve ciliée; puis ce cystide se fixe et développe en dedans un bourgeon qui devient le futur polypide.

Mais cette larve primitive, en forme de cystide, peut se différencier pendant sa vie larvaire, et acquérir ainsi, par simple adaptation, une organisation plus ou moins compliquée. Ce sont là seulement des perturbations dues à un développement adaptatif intercalé dans le cycle normal de l'embryogénie; toute cette organisation est destinée à disparaître lors de la reprise du développement régulier, héréditaire, et c'est ce qui explique la période embarrassante du développement rétrograde qui ramène toutes les larves à l'état de cystide, à partir duquel recommence la marche normale des phénomènes (bourgeonnement du polypide dans l'intérieur).

2e : *Théorie de l'évolution directe*. — Nitsche s'était appuyé, pour opérer la distinction entre les caractères adaptatifs et héréditaires, sur l'existence d'un stade général, commun au groupe entier des Bryozoaires. On pouvait aussi, pour arriver à atteindre le but, prendre une autre voie plus longue, mais plus sûre, celle de la comparaison de toutes les formes larvaires, en acceptant comme adaptatifs les caractères variables, et comme héréditaires les caractères constants qu'on retrouve chez toutes les larves de ce groupe.

Cette étude, tentée par moi en 1877, a conduit à des résultats complètement opposés à ceux auxquels était arrivé mon

prédécesseur, et m'a fait obtenir comme forme primitive un organisme déjà aussi compliqué que l'adulte, composé comme lui de trois feuillets embryonnaires et à exoderme séparé par une couronne en deux parties distinctes : la face orale, susceptible de se rétracter en vestibule (Entoproctes, *Alcyonidium*, *Cyphonautes*) ; la face aborale, susceptible de se refermer au-dessus, de manière à former une enveloppe générale (1). C'est la forme théorique obtenue de cette façon que j'ai essayé de comparer à l'adulte, en cherchant à retrouver les grandes homologies. Le retrait de la face orale en forme de vestibule et l'occlusion de l'aborale en une enveloppe générale m'ont paru, plus que tous les autres faits, être propres à fournir une base assez solide pour la comparaison, et j'ai conclu en indiquant d'une manière générale l'homologie entre la face aborale et la peau de la loge, entre la face orale et la gaîne tentaculaire; entre l'intestin et les muscles de la larve, et l'intestin et les muscles de l'adulte.

3°. *Hatscheck* a profité de la ressemblance toute spéciale que présentent la larve et l'adulte du *Pedicellina* pour pousser plus loin les homologies. Voici sa manière d'envisager ces rapports :

1° La fixation se fait par l'extrémité de la face aborale, dont l'organe terminal est une glande pédieuse.

2° Toute la partie postérieure de cette même face, jusqu'à l'organe tactile antérieur inclusivement, s'amincit pour se transformer en pédoncule; sa portion antérieure se trouve distendue par les organes internes refoulés à son intérieur, et forme le calice.

3° Les différentes parties de l'animal adulte sont, d'après Hatscheck, respectivement homologues des parties suivantes de l'organisme larvaire.

(1) C'est surtout la propriété des larves de Chilostomes, de pouvoir rétracter toute leur face orale (voyez mes *Recherches sur l'embryogénie des Bryozoaires*, pl. 6, fig. 23), qui m'avait semblé instructive sous ce rapport, en permettant d'étendre au groupe tout entier ce qui n'est ordinairement visible que chez les Entoproctes.

Espace intra-tentaculaire.....	Vestibule.
Sa saillie médiane.....	Organe bilobé.
Cloaque et poche incubatrice.....	Fente interlobaire.
Canal cilié débouchant dans le cloaque.....	Canal cilié débouchant dans la fente.

4° C'est surtout dans le rôle de l'organe tactile antérieur que les vues de Hatscheck sont dignes de remarque : cet organe représente un bourgeon endodermique dérivé en droite ligne de l'endoderme primitif et destiné à fournir la partie endodermique de tous les bourgeons; l'accroissement de la colonie se ramenant ainsi, comme pour les Hydraires, à un accroissement simultané des deux feuillets primitifs. On constate de plus de frappantes ressemblances entre l'évolution du bourgeon à deux feuillets et celui qui dérive du premier stade *gastrula :* chez l'un comme chez l'autre, l'endoderme ne fournit que l'estomac, avec la division ciliée de l'intestin; le vestibule, l'œsophage et le rectum dérivent d'invaginations ultérieures de l'exoderme. Chez la larve, comme dans le bourgeon, le mésoderme ne consiste dans le début qu'en deux cellules situées au devant de l'endoderme.

Un fait ressort, au point de vue théorique, du travail de Hatscheck : c'est la conception entièrement nouvelle des larves de Bryozoaires comme organismes doubles, contenant, outre l'animal de première génération, le germe d'un animal de seconde génération. C'est ce qui ressort de l'interprétation de l'organe tactile antérieur de la larve de *Pedicellina* comme bourgeon endodermique, ainsi que de l'homologie qu'on a voulu trouver entre ce bourgeon et la masse cellulaire qui correspond à la fente ciliée des *Cyphonautes* et des autres larves. Cette masse, bien qu'appartenant en réalité à une face de la larve tout à fait différente, occupe à peu près la même place dans le corps que le bourgeon endodermique du *Pedicellina*. Repiachoff a dernièrement adopté cette opinion, et a même été jusqu'à comparer la partie antérieure d'une larve de Chilostome à un second individu en voie de formation (1).

(1) La masse cellulaire représenterait le bourgeon endodermique, et la fente ciliée même une ventouse rudimentaire ?. (Repiachoff.)

L'auteur russe fait pourtant de prudentes réserves, et va même jusqu'à dire, dans son dernier travail, qu'on ne peut reconnaître après la fixation rien qui autorise à regarder le cystide comme composé de deux êtres distincts; à un certain stade, on ne trouve même plus dans son intérieur qu'une masse graisseuse qui remplit le tout, sans seulement montrer de traces du bourgeon endodermique.

III. — Nouvelle tentative vers le passage réel.

Dans le courant de l'année 1878, je résolus de faire une dernière tentative dans le but de chercher le passage réel. Mes observations se sont faites en Bretagne, au laboratoire de Concarneau, et furent poursuivies de mai jusqu'en septembre; elles eurent lieu sur une espèce de *Lepralia* très abondante aux environs du vivier, ensuite sur le *Serialaria lendigera*, qu'on récolte en quantité à l'embouchure de la rivière.

Cette fois le succès dépassa mes espérances; au bout de quelques mois d'un travail assidu, j'eus la satisfaction de me voir arriver à une solution qui me parut satisfaisante.

Nous avons vu, et cela à deux reprises différentes, le fait brutal aux prises avec la tendance philosophique, et celle-ci, représentée par l'hypothèse du passage, être terrassée deux fois successives par la raison majeure apportée par l'observation : la première fois, dans les personnes de Van Beneden et Smitt, battus par Grant, Farre, Dalyell, Gosse et Schneider; la seconde, dans celles de Nitsche, Claparède, Salensky, battus par Metschnikoff et par Repiachoff.

Jusqu'ici c'est toujours la solution négative qui a constamment réuni l'assentiment des faits; c'est là ce qui explique ses nombreux triomphes. J'espère démontrer dans ce qui va suivre que cet accord n'était lui-même dû qu'à l'état incomplet des observations; que celles-ci, reprises avec plus de détail, détruisent au contraire la solution négative et viennent confirmer la solution positive, en nous révélant le passage direct de toute l'organisation larvaire à l'adulte. C'est donc cette fois au nom

du fait observé que je viens soutenir la solution positive, et condamner au contraire la solution négative, à laquelle nous pourrons renvoyer à notre tour le reproche mérité d'inexactitude. Mon travail ne constitue qu'une première contribution à la somme des recherches qui seront nécessaires pour déterminer à l'aide de cette méthode le mode de passage de toutes les formes larvaires, recherches destinées à venir, dans un temps donné, se substituer d'une manière complète aux résultats théoriques mentionnés plus haut.

Avant d'aborder directement notre sujet, il est nécessaire de revenir un peu sur le développement de la larve des Escharines.

I. — Développement de la larve.

Quelques-unes des dénominations que j'avais, dans mon travail de 1877, cru pouvoir donner aux parties de la larve, en me basant surtout sur les ressemblances qui existent à cet état entre les différents types, ne peuvent se conserver sans inconvénients dans une étude du genre de celle que nous allons entreprendre. De ce nombre sont celles de *pharynx* et *estomac* (*ventouse* de Repiachoff) que je remplacerai par des noms sans portée, tels que ceux d'*organe piriforme* et *sac interne*, ou encore l'organe que Nitsche appelle *ventouse*, et que je désignerai désormais sous le nom de *calotte*, me ralliant ainsi au nom de Repiachoff (*Kappe*).

En revanche, je maintiens les noms de *faces orale* et *aborale* déjà employés dans mes travaux précédents et que je trouve préférables à ceux de *ventrale* et de *dorsale*, adoptés de préférence par Repiachoff : les larves de Bryozoaires sont construites suivant un type qui nécessite plutôt l'emploi des premiers mots.

L'espèce sur laquelle ont porté mes observations se rapporte surtout au *Lepralia unicornis*, déjà rencontré par moi à Saint-Waast la Hougue en 1876. Sa larve porte, comme celle que j'ai décrite à cette époque, deux taches d'un rouge carmin situées à la partie postérieure de la calotte et appartenant au bord des

cellules de la couronne. Elles sont d'une couleur un peu plus orangée que celles obtenues à Saint-Waast la Hougue. Les jeunes loges primitives sont complètement lisses et semblables à celles figurées dans mon mémoire (pl. 8, fig. 37); elles possèdent quatre paires d'épines allongées, et de plus une courte et large épine impaire située en avant de la plaque operculaire. Le bourgeonnement est apical et ne produit d'abord qu'une seule loge (et non trois, comme je l'avais cru d'après des états mal développés), comme dans le bourgeonnement du *Lepralia Pallasiana*. Cette loge ne ressemble en rien à la primitive, mais est dépourvue d'épines et possède de grosses ponctuations irrégulières, absolument comme dans la forme n° 2 (sans épines et fortement ponctuée) du *Lepralia spinifera* de Busk.

Moyen d'étude. — J'ai pu me procurer aisément des embryons de tous les stades, en faisant sauter avec la pointe d'une aiguille la paroi de l'ovicelle à différents états : on arrive sans peine, au bout de peu de temps, à acquérir une habileté suffisamment grande dans cet exercice, auquel se prêtent très bien les gros ovicelles sessiles bien fixés sur la pierre qui porte les colonies du *Lepralia unicornis*. Il est ainsi facile d'obtenir de nombreux œufs bien intacts, et c'est ce qui m'a permis d'étudier avec soin une embryogénie du type des Escharines, que je n'avais pu jusqu'ici tenter avec méthode.

Je me suis surtout servi, dans cette étude, de la méthode de coloration à l'acide osmique et au carmin, suivie d'un traitement par l'essence de girofle pour obtenir la transparence. Les œufs recueillis au sortir de l'ovicelle étaient d'abord plongés dans un mélange à proportions égales d'acide acétique et azotique avec un peu de carmin : ce mélange produit une transparence immédiate qui permet déjà une première étude ; mais cette transparence n'est que passagère. Au sortir du mélange, l'embryon est placé pendant quelques secondes dans le bichromate de potasse, auquel j'ajoutais un peu d'acide osmique, puis laissé dans le carmin pendant cinq ou six minutes, puis placé dans l'alcool pendant quelques secondes, et enfin éclairci par l'essence de girofle. Les embryons traités par ce procédé

sont bons non seulement à étudier par transparence, mais peuvent parfaitement être coupés en fines tranches. Dans ces dernières, on voit les parties cellulaires formées par l'exoderme colorées en rouge, et les parties formées par la masse endodermique colorées en noir brun par l'acide osmique. Le même moyen m'a servi pour l'étude des larves et les métamorphoses.

J'ai aussi essayé divers autres réactifs : l'éosine, substituée à l'acide osmique et au carmin, peut également donner de bons résultats ; j'ai également obtenu des imprégnations au nitrate d'argent. Ces dernières réussissent très bien et presque à coup sûr pour certains éléments : par exemple les grandes cellules allongées de la couronne des larves libres de Sérialaire. Elles échouent au contraire pour d'autres éléments : il ne m'a, par exemple, que rarement été possible d'imprégner la couronne de la larve de *Lepralia*.

1er Stade : blastula. — J'ai déjà, dans mes *Recherches sur l'embryogénie des Bryozoaires*, donné la description des principaux phénomènes de la segmentation chez les Chilostomes :

« Les deux premiers plans de segmentation sont des plans méridiens qui produisent un stade formé de quatre cellules égales (pl. 12, fig. 1), ce qui montre que les deux pôles primitifs de l'œuf répondent aux milieux des faces orale et aborale.

» Ensuite apparaît un plan équatorial qui donne naissance à un stade 8 (pl. 12, fig. 2) formé de deux moitiés de 4 superposées.

» Dans chacune de ces moitiés de quatre cellules apparaissent ensuite deux plans de segmentation parallèles au premier plan méridien ; c'est ce qui donne naissance au stade 16 (pl. 12, fig. 3).

» Le stade 32 se produit à son tour par l'apparition de deux plans analogues parallèles au second plan méridien.

» L'œuf se compose alors de deux moitiés superposées, formées chacune de seize cellules ayant à peu près toutes la forme quadrangulaire. Dans la partie aborale, il n'y a rien de

remarquable; dans la partie orale, on peut remarquer que les quatre cellules centrales sont plus grosses que celles du tour. »

Depuis, Repiachoff a confirmé tous ces faits : la description qu'il retrace dans son travail sur le développement du *Tendra zostericola* est d'accord avec celle que j'en avais donnée ; mais il y ajoute une découverte importante.

D'après lui, les quatre grosses cellules du centre de la face orale s'enfoncent graduellement pour former l'endoderme, et sont recouvertes, comme dans l'épibolie, par le rapprochement des cellules environnantes : c'est un fait qui concorde avec mes nouvelles recherches et dont j'ai pu vérifier maintes fois l'exactitude sur l'espèce qui nous occupe.

Mais il est un autre fait également important dans la structure de ce stade et dont on ne trouve mention ni dans mon travail, ni dans celui de l'auteur russe : c'est une légère différence qui existe entre l'arrangement des cellules dans les deux hémisphères.

Si nous nous représentons l'embryon constitué par huit rangées de quatre cellules disposées toutes les huit dans le sens du grand axe *pp* (fig. 1), nous remarquerons que dans l'hémisphère oral les quatre rangées aboutissent jusqu'aux pôles *p*,*p*, tandis qu'au contraire dans l'hémisphère aboral les deux inférieures seules se prolongent jusqu'aux pôles ; là elles se rejoignent, passant ainsi au-dessus de deux rangées centrales qu'elles séparent du pôle. On trouvera dans mes recherches de 1877, ainsi que dans le travail de Repiachoff, de bonnes figures de l'hémisphère oral. L'aboral n'a jamais été aussi exactement représenté ; c'est pourquoi j'en ai donné une représentation dans la figure 1 A : la figure 1 montre la disposition de l'ensemble dans une vue de profil.

Cette différence, en apparence de peu de valeur, a une grande importance dans la suite du développement. Le rejoignement précoce des deux rangées inférieures de l'hémisphère aboral constitue le premier indice de formation de la couronne : dans le stade représenté dans la figure 1, on peut déjà regarder

la rangée de cellules *c* comme représentant la couronne ciliaire; les huit cellules qui les surmontent représentent la face aborale; les seize qui viennent au-dessous, l'hémisphère oral, dont les quatre grosses cellules du centre vont rentrer à l'intérieur pour former l'endoderme, tandis que le cercle des douze cellules périphériques va se segmenter pour former la face orale. Ainsi, dès le stade 32, il est déjà possible de distinguer très nettement toutes les principales divisions de la larve.

2e STADE : GASTRULA. — Repiachoff a suivi d'une manière très détaillée l'enfoncement graduel des quatre cellules centrales pour constituer l'endoderme de l'embryon; mais il ne nous fournit que fort peu d'éléments en ce qui concerne la marche ultérieure de la segmentation; il se borne à étudier sur des coupes optiques l'accroissement graduel de la portion de l'exoderme qui s'incurve au-dessus des cellules centrales, et qu'il paraît attribuer à l'apparition d'une nouvelle cellule entre la centrale et la polaire et née probablement aux dépens de la polaire.

J'avais cru aussi, lors de mes premières recherches, que la segmentation ne pouvait plus se suivre avec régularité au delà du stade 32; il n'est cependant pas autrement difficile de prolonger les observations jusqu'au stade 60. On voit les cellules de la couronne éprouver une segmentation dans le sens radiaire, ce qui porte à seize le nombre de ses éléments; tandis qu'au contraire les huit cellules de la face aborale et les douze cellules de la face orale se segmentent toutes dans le sens tangentiel et concentriquement au centre de la face. Les figures 2, 2 A, 2 B, représentent le stade qui résulte de cette nouvelle segmentation. On remarquera que dans la face orale, les huit cellules polaires et latérales sont surtout celles qui ont contribué par leur allongement à produire le recouvrement des cellules endodermiques; après la fermeture de l'ouverture d'invagination, elles constituent huit cellules très longues, qui viennent se rencontrer au centre de la face orale en formant une figure en croix caractéristique (fig. 2 et 2 A). Les cellules

intercalaires demeurent, comme précédemment, situées entre les bras de cette espèce de croix, mais se sont maintenant élevées au nombre de deux. La face aborale se montre constituée de deux rangées concentriques de huit cellules.

J'ai pu suivre d'une manière excessivement graduelle tous les états de passage du stade 1 au stade 2. Je n'ai représenté ce dernier qu'à son terme, pour économiser le nombre de figures : à cet état, la fermeture du blastopore est complète; cependant le nombre des cellules endodermiques n'est encore que de quatre. Je dois déclarer n'avoir pu reconnaître leur scission régulière en un nombre double, comme le représente Repiachoff.

3e STADE : FORME ARRONDIE (fig. 3 et 4). — La forme générale de l'embryon est variable. Dans les premiers états qui suivent la gastrula, elle conserve dans les vues de profil un aspect plus ou moins régulièrement arrondi, mais fort allongé dans le sens de la largeur (fig. 1 A, 2 A et 2 B). La forme ovale produite par cet allongement n'est du reste pas spéciale au groupe des Escharines; elle existe aussi chez les *Cyphonautes*, les Cténostomes et les Cyclostomes.

Les divers phénomènes de cette période ont surtout rapport à l'arrangement des feuillets, et sont par conséquent de la plus grande importance.

Dans son travail déjà cité sur les premiers phénomènes de développement du *Tendra zostericola*, Repiachoff a donné sur les premiers phénomènes qui suivent la gastrula une description très circonstanciée qui diffère beaucoup, en plusieurs points importants, des faits que j'ai constatés chez le *Lepralia*.

On peut ramener à trois stades principaux les différents états distingués par l'auteur russe :

Gastrula épibolique fermée. — On se rappelle que les quatre cellules endodermiques ont éprouvé, même avant d'être entièrement pénétrées à l'intérieur, une division régulière en huit cellules superposées.

Ces dernières se multiplient et finissent, à l'époque de la fer-

meture du blastopore, par circonscrire une cavité digestive qui ne communique plus avec l'extérieur; à cet état, les cellules des deux feuillets primitifs adhèrent les unes aux autres au milieu de la face orale par des extrémités amincies en forme de coin.

Fausse archigastrula. — Cet état, qui correspond suivant Repiachoff à mon stade à masse aborale et face évasée, dérive directement du stade précédent par une soudure plus intime des cellules vers le point où les deux feuillets primitifs adhèrent l'un à l'autre; tous deux s'épaississent en ce point de passage, et il se reforme (vraisemblablement au même point où se trouvait naguère l'ouverture primitive) une ouverture secondaire qui établit la communication de la cavité digestive avec l'extérieur et donne naissance à un stade qui ne diffère en rien d'une *archigastrula*, sauf en ce qui se rapporte au mode de formation.

Archigastrula fermée. — Quoi qu'il en soit, la saillie de la face aborale ne possède ici qu'une faible durée; elle s'efface en même temps que la bouche secondaire se rétrécit de nouveau pour se réduire à un canal étroit qui bientôt disparaît; l'embryon se trouve alors bientôt réduit à un sac uniforme et contenant dans son intérieur une masse qui paraît isolée de l'exoderme.

Bien qu'il faille se garder d'ajouter trop d'importance à des divergences qui peut-être ne sont dues qu'à la différence de l'espèce observée, je n'en ai cependant pas moins cru indispensable de caractériser avec précision les points de dissidence entre les deux descriptions. Les lignes qui suivent montrent jusqu'à quel point le développement du *Lepralia* me paraît différent de celui du *Tendra;* pour faciliter la comparaison, j'ai réduit les divers phénomènes à trois stades qu'on pourra comparer avec ceux du *Tendra*.

Endoderme morulaire adhérent à l'exoderme. — Dans les stades qui, parmi mes nombreuses préparations, m'ont paru succéder au stade *gastrula* de la manière la plus générale et la plus régulière, les cellules endodermiques, au nombre de

neuf ou dix, formaient une masse en forme de pyramide dans laquelle on pouvait déjà distinguer une partie centrale *end* formée de trois ou quatre cellules et plus élevée, entourée à sa base par une partie périphérique représentée figure 3 par les lettres *mes*. A ce stade, cette masse de cellules endodermiques est encore adhérente à la face orale, où se voient toujours les cellules en croix qui indiquent le lieu de fermeture du blastopore.

Endoderme et mésoderme libres et séparés. — Au stade suivant, toute trace d'adhérence ou de blastopore a disparu ; la partie centrale *end* a augmenté en volume, et les parties latérales *mes* se sont séparées : elles figurent maintenant (voy. fig. 4 B) deux cordons cellulaires qui se rejoignent l'un l'autre du côté postérieur et entourent en partie la masse *end;* l'endoderme primitif s'est donc séparé en une partie centrale, l'endoderme proprement dit, et en bandes périphériques qui figurent le mésoderme et qui sans aucun doute correspondent au *Keimstreifen*. Les figures 4-4A et 4B nous représentent ce stade très caractéristique et dont j'ai conservé plusieurs préparations.

Endoderme et mésoderme réunis en une masse unique. — Ces bandes germinatives sont peu de temps visibles et n'existent que pendant le stade de la figure 4 ; peu après, à mesure que l'endoderme central augmente en volume, on ne les distingue que beaucoup plus difficilement, et bientôt il n'est plus possible d'en apercevoir que les deux extrémités antérieures (fig. 5A), qui semblent sortir de la masse endodermique et se rejoignent presque du côté antérieur. Je crois qu'elles s'étalent sur la masse endodermiqne et se soudent avec elle, comme le montrent du reste mes dessins des figures 5 et 5 A : l'aspect de la figure 5 A se présente souvent. Ainsi s'effectue une espèce de réunion des bandes germinatives avec la masse endodermique; bientôt les deux parties antérieures de ces bandes se soudent à leur tour (fig. 5A) avec la masse centrale, et ainsi prend naissance une masse volumineuse libre dans la cavité générale de l'embryon, qu'elle remplit bientôt d'une manière

complète (fig. 6), et qui représente, suivant moi, un vitellus nutritif issu de la fusion du mésoderme et de l'endoderme. En effet, les cellules de cette masse vitelline deviennent graduellement de moins en moins nettes; leurs limites disparaissent d'une manière complète, et la masse se résout en un amas de globules qui remplit, chez la larve, la cavité générale.

4e STADE : EMBRYON CYLINDRIQUE. — 1. *Forme générale.* — A l'époque du développement où nous voici arrivés, s'effectuerait, s'il faut en croire la description que j'ai donnée dans l'embryogénie de l'*Alcyonidium*, un changement important dans la forme générale. L'embryon perdrait sa forme arrondie, séparée par la couronne en deux faces opposées, pour passer à un état plus ou moins aplati, divisé par un sillon en deux parties distinctes : une *face évasée* qui comprend la face orale bordée par la couronne, et une face aborale fortement renflée et plus ou moins enfoncée en dedans de la première.

Cet état, ainsi que je l'avais très bien expliqué dans mon précédent mémoire, avant que Repiachoff en fît l'observation (1), ne représente pas un stade général s'étendant au groupe entier des Chilostomes, mais appartient en propre à la forme dérivée qui comprend l'*Alcyonidium* et le *Cyphonautes*. Les larves d'Escharines, que j'ai considérées comme constituant une forme ancestrale, ne présentent pas cette *forme aplatie;* leur caractère spécial étant tout au contraire de conserver sans altération la division primitive.

Le stade que je désigne sous le nom de cylindrique est ce qui se produit dans ce dernier cas, c'est-à-dire lorsque aucun phé-

(1) Repiachoff a cherché quel stade du développement pouvait bien correspondre chez le *Tendra* au stade aplati de l'*Alcyonidium* : il désigne comme représentant ce stade son état de pseudo-archigastrula ; mais les traces plus ou moins distinctes de sillon qu'on rencontre à la base de la face aborale ne sont pas suffisantes, si je comprends bien cet auteur, pour faire de la chose un caractère général. Ces idées s'accordent très bien avec les faits publiés un peu auparavant dans mon mémoire complet. Repiachoff a été trompé sur ma manière de voir par l'extrême concision imposée par les *Comptes rendus* dans la publication de ma note préliminaire.

nomène nouveau bien essentiel ne modifie la marche de l'embryogénie.

Nous avons vu plus haut que dès la blastula, il était aisé de reconnaître la couronne; mais cela ne peut encore se faire pendant cette époque qu'à l'aide d'une analyse détaillée de la disposition de l'ensemble des cellules. Dans le stade *gastrula*, la chose devient plus visible à cause de la disposition radiaire qui commence déjà à se manifester; néanmoins ses cellules ne diffèrent pas encore sensiblement de celles qui constituent les deux faces de l'embryon. Ce n'est guère qu'à partir du stade (fig. 3) qu'elles commencent à montrer des caractères plus tranchés; mais alors elles le font d'une manière rapide, qui ne tarde pas à changer du tout au tout l'aspect et la structure de l'embryon tout entier. Tandis que la multiplication des cellules des deux faces commence à s'établir d'une manière rapide (fig. 3 et 4), qui ne tarde pas à donner à ces faces les véritables caractères d'un épithélium, celle de la couronne s'arrête tout à coup, ou du moins se ralentit d'une manière très frappante; en même temps ses cellules commencent à s'accroître et se changent rapidement (fig. 3, 4, 5) en de longues côtes qui occupent presque toute la surface de l'embryon (fig. 6). Ce dernier a alors perdu la forme plus ou moins arrondie qu'il possédait d'abord, pour en prendre une presque *exactement cylindrique*, dans laquelle la couronne constitue une espèce de manchon bouché de chaque côté par les lames épithéliales légèrement convexes qui forment les deux faces orale et aborale (1).

Ce grand accroissement des cellules de la couronne ne se fait pas partout d'une manière uniforme, mais a lieu principalement dans la partie inférieure, orale, de ces cellules; aussi

(1) Par suite de la largeur plus grande de l'embryon par devant et par derrière que sur les faces latérales, les vues de profil que je donne dans mes figures 3, 4, 5 pourront paraître d'une hauteur un peu trop grande, surtout si on les compare aux dessins de Repiachoff. Il n'en sera plus de même si l'on examine une vue de côté, comme la figure 6 A : la largeur de l'embryon étant plus grande de ce côté, sa forme tout entière paraît plus aplatie.

ARTICLE N° 7.

le renflement de leur partie médiane, de même que le noyau qui accompagne ce renflement, ne tarde-t-il pas à être refoulé vers le haut, près de l'extrémité aborale des cellules (fig. 3). A peine le noyau a-t-il atteint cette place qu'on le voit éprouver une division transverse; cette division donne bientôt naissance à une petite cellule qui vient couronner chacune des longues côtes qui constituent la couronne.

Telle est l'origine du cercle de cellules visible surtout chez les Cellularines, et qui termine vers le haut les cellules de la couronne. Ces cellules, omises à dessein sur mes figures pour ne pas obscurcir les phénomènes de la fixation, s'appliquent directement contre le bord de la calotte et bordent l'entrée de la cavité palléale.

Cet accroissement des cellules de la couronne, qui détermine le changement de forme de l'embryon et le fait passer de l'aspect arrondi des figures 3, 4 à l'aspect cylindrique des figures 5, 6, est accompagné d'un changement correspondant dans sa forme examinée dans les vues de face. Cette dernière, allongée dans le sens transversal (fig. 2 B), comme cela existe aussi chez les *Cyphonautes*, l'*Alcyonidium*, les Cténostomes et même les Cyclostomes, passe graduellement à la forme arrondie (fig. 4 B, 5 A, 6 B), qu'elle possède tout à fait à l'époque où l'aspect cylindrique de l'embryon se trouve arrivé à sa plus haute expression.

2. *Changement des faces.* — Pendant que s'effectue ce passage important de la forme arrondie à la forme cylindrique, les deux faces de l'embryon éprouvent, outre la multiplication cellulaire, des changements notables et d'une grande importance.

A. *Face aborale.* — Les changements qui se produisent sur la face aborale sont intimement liés à l'apparition de l'organe signalé d'abord par Nitsche sous le nom de *ventouse*, et que Repiachoff a désigné depuis par un terme plus vague (*Kappe*), que je traduis ici sous le nom de *calotte*.

Aucun observateur n'a fourni de données sur la formation de cet organe important. Repiachoff signale bien dans son

stade de pseudo-archigastrula fermée un aplatissement de la face aborale, mais ce fait, qu'il paraît ne citer qu'avec réserve, ne peut pour le moment servir d'indication.

Les premières notions qu'on possède sur ce sujet remontent à mon travail de 1877. A cette époque, j'ai décrit l'ensemble des phénomènes comme dépendant de la production d'un mince sillon (*si*, fig. 6) bien distinct de celui de l'*Alcyonidium*, et qui produit une division de la face aborale en deux parties distinctes : l'une, centrale, qui n'est autre que la ventouse; l'autre, périphérique, qui se rétracte pour tapisser en dedans la cavité palléale.

Aujourd'hui je considère cette division en deux parties comme liée à un autre phénomène plus important.

Au nombre des traits de structure les plus énigmatiques que nous présentent les larves, se trouvent certainement les longues cellules radiaires qui entourent la cavité en fer à cheval, au centre de la calotte, et que j'ai si souvent décrites et figurées chez divers types du groupe des Chilostomes. Repiachoff est le seul qui ait jamais tenté de donner une explication de ces singuliers éléments. Il admet que chacun d'eux se trouve formé par un rang de cellules épithéliales disposées en ligne, mais je n'ai jamais pu, pour ma part, découvrir d'indice d'une semblable structure composée, et je persiste à croire comme en 1877 que chacune de ces cellules représente un élément unique. D'après les nouvelles recherches que j'ai faites sur ce sujet, le cercle complet des cellules radiaires n'est point situé à la surface de l'embryon, mais se trouve recouvert par l'épithélium de la face aborale. On réussit très bien par le nitrate d'argent à faire apparaître chez différentes larves, tantôt le cercle des cellules radiaires, tantôt l'épiderme qui les recouvre en dessus. D'ailleurs chez les larves de Cellularines traitées à l'acide osmique et au picrocarminate, on voit distinctement les cellules radiaires recouvertes par la peau de la face aborale.

Le cercle complet des cellules radiaires ne représente donc pas une simple disposition des cellules de la peau de la face

aborale, mais est au contraire un appareil interne qui constitue pour moi la *partie essentielle* de l'organe désigné sous le nom de calotte.

Le point capital du développement en ce qui concerne la face aborale consiste dans la formation de cet appareil à cellules radiaires. Je n'ai malheureusement que de faibles données sur ce point important de l'embryogénie; peut-être y a-t-il là une invagination? Dans tous les cas, notons que c'est au stade figure 5, avant la formation du mince sillon *si*, que l'on voit apparaître pour la première fois les cellules radiaires au centre de la face; c'est donc de ce stade que date, d'après moi, l'existence réelle de la calotte et qu'on peut distinguer dans la face aborale une portion centrale indiquée par la rosette *v*, et une périphérique: la première munie des cellules radiaires et qui mérite déjà le nom de calotte; la seconde formée par l'épithélium et qui sera le revêtement de la cavité palléale.

Le reste du développement se trouve limité à l'invagination de cette portion périphérique pour constituer la cavité palléale. Cette invagination commence sur le pourtour des cellules radiaires qui forment la calotte, et s'étend ensuite dans le sens centrifuge jusqu'au bord supérieur des cellules de la couronne (fig. 5-8). C'est à la première apparition de cet affaissement de la portion périphérique sur tout le pourtour des cellules radiaires qu'est due la formation du sillon *si*; en réalité, on voit que ce sillon n'est lui-même que la suite d'un processus plus important: celui de la formation de l'appareil à cellules radiaires, qui seul constitue la véritable origine de la division de la face aborale en calotte et en revêtement de la cavité palléale.

B. *Face orale.* — Tandis que s'effectue sur la face aborale cette division en deux parties distinctes, on voit apparaître sur la face orale deux organes qui préludent à une division du même genre, mais qui se manifeste seulement dans la suite.

1° *Du sac.* — Malgré les changements qui viennent d'être décrits, la face aborale conserve une épaisseur à peu près uniforme sur toute son étendue, et qui, bien que plus faible que dans les premiers stades, ne diminue jamais d'une manière

trop sensible; chez la larve libre, elle est encore formée de longues cellules cylindriques étroitement pressées.

Tout au contraire on voit, à partir des stades 5, 6, la face orale éprouver dans toute son étendue des changements d'épaisseur; elle s'amincit en avant et en arrière, surtout en avant, tandis qu'il se forme un peu derrière son milieu un point d'épaisseur maximum; bientôt ce point plus épais prend la forme d'une dépression qui s'accentue à mesure que ses cellules deviennent plus hautes. Cette dépression se change en une poche en forme de cuvette comme dans la figure 6; c'est le premier indice de l'organe que j'avais désigné sous le nom d'estomac, et que j'appelle ici simplement le sac. Le fait de la naissance du sac aux dépens de l'exoderme a été annoncé pour la première fois dans la communication préliminaire qui a précédé ce travail; depuis, Repiachoff a reconnu le même fait dans le développement du *Tendra zostericola :* c'est donc là un point solidement établi.

2° *De l'organe glandulaire.* — Tandis que la peau se renfle vers la partie postérieure, on voit apparaître dans la portion antérieure au-dessous de la peau amincie de l'exoderme un organe solide, de forme arrondie, qui tranche par sa couleur plus pâle sur le fond obscur de la masse vitelline. Cet organe, qu'on retrouve chez la larve libre sous forme d'une masse à longues cellules radiaires qui débouche au milieu de la fente ciliée, est destiné plus tard à faire partie de l'organe que j'ai désigné sous le nom de *pharynx*. Je n'ai pu malheureusement en suivre la naissance; mais il ne se forme pas, d'après moi, de l'exoderme; on le voit apparaître à l'intérieur de l'embryon, entre les deux stades figures 5 et 6, et il ne vient qu'ensuite se souder avec la peau. Ces idées sont d'accord avec celles de Repiachoff, d'après lequel cette masse qu'il tente de rapprocher du *bourgeon endodermique* du *Pedicellina* (Hatscheck) dériverait de la masse vitelline (1).

(1) Malgré les nombreuses différences qui existent dans les trois premiers stades de nos deux descriptions, toutes deux s'accordent à reconnaître que l'embryon se réduit après les premiers phénomènes à un sac de structure assez

5e EMBRYON OBLIQUE. — 1. *Forme générale.* — Le caractère essentiel de la forme cylindrique est la conservation des rapports anciens; il y a dans l'aspect un changement important, mais ce changement n'est que la suite naturelle, que le développement normal et régulier des processus déjà en œuvre dans les différents stades qui ont précédé.

Pour produire le stade oblique, on voit intervenir un processus nouveau d'une importance capitale et qui amène bientôt un changement important dans la symétrie radiaire de l'embryon tout entier; c'est le déplacement du pôle oral dû à un mouvement apparent de translation de la face tout entière en avant et vers le haut.

Dans ce mouvement, une partie abandonne la position horizontale, c'est-à-dire parallèle à la face aborale qu'elle possédait jusqu'alors pour prendre une position tout à fait verticale (Sérialaire, *Bugula*), ou tout au moins oblique (*Lepralia*, fig. 7 et 8). Cette portion coïncide avec celle au niveau de laquelle

uniforme, contenant dans son intérieur une masse unique : ma *masse vitelline* : mais à partir de cet état recommence le désaccord. Tandis que je regarde la masse vitelline comme se résolvant en une masse de globules qui remplit chez la larve la cavité générale, Repiachoff la considère dans l'embryogénie du *Tendra* comme devant former le tube digestif: d'après lui, elle commence, à mesure que le sac se forme par une invagination de l'exoderme, à s'infléchir peu à peu autour de cet organe jusqu'à ce qu'elle ait pris la forme d'un fer à cheval; les deux extrémités de ce fer à cheval contractent ensuite soudure avec la peau de l'endoderme pour donner naissance à la bouche et à l'anus. Quant à la partie que j'appelle organe glandulaire, et qui, d'après Repiachoff, serait peut-être l'homologue du *bourgeon endodermique* du *Pedicellina* (Hatscheck), il provient simplement de la portion prébuccale de la même masse qui se détache, tandis que la portion postérieure se façonne pour former le tube digestif.

Je n'ai rien à dire contre cette description, sinon que j'hésite fort à admettre la présence d'un tube digestif chez la larve de *Tendra*. Ce fait se trouverait en désaccord complet avec mes conclusions basées sur l'étude de plus de quarante types larvaires de tous les groupes, et qui m'ont amené à conclure à l'absence de tube digestif chez toutes les larves d'Ectoproctes.

Il est certes difficile d'admettre que le *Tendra* fasse ainsi exception à la règle générale; tout au moins faudrait-il de nouvelles observations plus complètes que celles fournies jusqu'à ce jour : les figures publiées jusqu'ici par Repiachoff sont certainement loin d'être suffisantes pour décider d'un fait d'une aussi grande portée et en contradiction avec le reste du groupe.

nous avons vu apparaître l'organe glandulaire; elle modifie sa structure, se déprime et se rétrécit à mesure qu'elle se porte en avant et vers le haut. En même temps les cellules de la couronne ciliaire, auxquelles en réalité est dû ce mouvement, subissent, sans changer leur direction primitive, un allongement qui, à partir du point *gn*, où commence à cesser la position horizontale, décroît régulièrement d'arrière en avant, causant ainsi dans les côtes antérieures de la couronne une inégalité de longueur exprimée par les figures (fig. 6, 7, 8). Les fig. 6, 7, 8 — 6 B, 7 A, 8 A, montrent en même temps les changements qui s'effectuent sur cette portion de la face orale et sur la disposition de la couronne ciliaire. A la fin, la première, aplatie (fig. 8), rétrécie (fig. 8 A), et placée obliquement par rapport aux côtes de la couronne (fig. 8), paraît comme enclavée à l'intérieur de cette dernière, qui fait en un point (*gn*) un léger coude qu'on peut considérer comme servant de limite entre la portion oblique (enclavée) et la portion postérieure (horizontale).

La portion de face orale restée horizontale et qui porte l'organe que j'appelle le *sac*, continue à elle seule à servir de centre à toutes les cellules de la couronne ciliaire, et mérite pour cette raison d'être appelée *centrale*, tandis que la portion oblique, enclavée pour ainsi dire en dedans de la couronne, serait justement nommée *portion périphérique*. La portion centrale de la face orale joue le rôle d'antagoniste de la face aborale; son milieu répond au nouveau pôle oral; elle continue à faire une épaisse saillie en dessous du bord inférieur de la couronne. Quant à sa structure, elle s'est aussi modifiée, mais dans un sens tout autre de ce qui s'est produit pour la portion périphérique.

A mesure que la portion périphérique se porte de plus en plus en avant et vers le haut, on voit la forme arrondie que possédait l'embryon (fig. 6 B) passer graduellement à la forme allongée (fig. 7 A et 8 A). L'embryon passe donc successivement par les formes élargie (fig. 1 A), arrondie (6 B) et allongée (fig. 8 A), qui correspondent aux formes désignées dans les vues de profil par les noms d'arrondie, cylindrique et oblique.

ARTICLE N° 7.

2. *Changements des faces.* — A. *Face aborale.* — La face aborale ne présente d'autre changement que celui de l'invagination de la cavité palléale, qui, apparue d'abord, comme nous l'avons vu, sous forme d'un mince sillon (*si*, fig. 6), au bord de la calotte, s'étend graduellement (fig. 7, 8) jusqu'au bord de la couronne. Chez la larve libre représentée figure 8, toute la portion périphérique de la face aborale se trouve ainsi invaginée à l'intérieur, concourant de la sorte pour une certaine part à l'aplatissement général de l'embryon (1), tandis que les cellules du bord de la couronne viennent se juxtaposer au bord de la calotte.

B. *Face orale.* — Reprenons maintenant les modifications qui s'opèrent dans chacune des deux divisions, centrale et périphérique, de la face orale, tandis que s'effectue le passage si complexe de la forme cylindrique à la forme oblique.

Dans la partie centrale, il y a peu de changements : le sac s'approfondit, ses parois s'épaississent; enfin on constate dans les vues de face que sa cavité devient triangulaire (fig. 7 A et 8 A), d'arrondie qu'elle était dans le commencement (6 B). Ce changement est dû à la formation de chaque côté de la ligne médiane d'un repli *rs* qui comble en partie la cavité du sac. Quant à l'ouverture d'invagination, elle ne se ferme pas d'une manière complète et ne fait que subir un rétrécissement; on la retrouve encore chez la larve libre un peu en avant du centre de cette portion de la face orale. Ainsi la cavité intérieure du sac ne cesse jamais de communiquer avec l'extérieur.

Quant aux cellules qui forment le revêtement externe de la portion centrale de la face orale, on les voit s'étaler de manière à former des cellules de grande taille très larges et aplaties; ces cellules, qui s'imprègnent très bien chez la larve par le nitrate d'argent, adoptent souvent, au pourtour de l'ouverture du sac à l'extérieur, une disposition radiaire régulière, ainsi

(1) Notons que le passage à la forme oblique concourt également à cet aplatissement, de sorte que la forme discoïde de la larve est en somme un produit de ces deux facteurs.

qu'on le voit dans la figure 8 A. J'avais déjà signalé dans mon premier mémoire (1) cette apparence radiaire sur la face orale, mais sans pouvoir me rendre compte de sa nature; aujourd'hui je peux dire d'une manière positive qu'elle est due aux cellules qui recouvrent cette portion.

Tout au contraire de ce qui se passe pour la région centrale, les cellules de la région périphérique ne cessent, à partir du stade figure 5, de se multiplier d'une manière rapide; à la fin, elles forment un épithélium à petits éléments pressés et cylindriques, qui, tout à l'opposé des grandes cellules plates de la partie centrale, ne s'imprègnent jamais par le nitrate d'argent : c'est cette différence dans la structure intime qui seule rend apparente dans les vues de face (fig. 8 A) la distinction tranchée des deux divisions centrale et périphérique de la face orale.

En même temps qu'on voit la région périphérique éprouver tout l'ensemble des modifications longuement énumérées plus haut, on voit la masse arrondie que j'ai désignée précédemment sous le nom d'*organe glandulaire* prendre une forme concave dans sa partie inférieure et se rapprocher de plus en plus de l'exoderme. Ce dernier se déprime sur la ligne médiane et se porte à la rencontre de l'organe glandulaire, constituant ainsi un sillon allongé connu sous le nom de *fente ciliée* (*Mundfürche* des Allemands), et au fond de laquelle vient bientôt s'ouvrir l'organe glandulaire qui s'est porté à sa rencontre. Cette fente ciliée, qui occupe le milieu de toute la région périphérique de la face orale, se trouve constituée comme le reste de la face par un épithélium à cellules cylindriques; mais les cellules qui la composent sont ici plus élevées et vont en décroissant régulièrement jusqu'aux bords.

En même temps que se forme cette fente ciliée, on voit l'exoderme de la région périphérique s'épaissir dans la portion tout à fait antérieure; cet épaississement se creuse d'une cavité en forme de fer à cheval, renflée aux deux bouts, comme

1) Voyez mes *Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires* (pl. 8, fig. 33).

je l'ai figuré dans la figure 8 A,*r*, et autour de laquelle on voit apparaître une rangée de longues cellules radiaires qui viennent toutes converger en un point unique *pl*, qui est le point d'attache du plumet vibratile. Cet épaississement à cellules radiaires vient remplir le vide compris en avant entre l'organe glandulaire et la fente ciliée (fig. 7, 8), et il se forme ainsi par la réunion de ces trois parties une masse allongée de nature énigmatique et que je désigne sous le nom d'*organe piriforme*. Ce n'est autre chose que le pharynx de mon premier mémoire; mais il ne présente, ainsi que Salensky l'a le premier reconnu chez le *Bugula*, aucune trace de communication avec le sac *s*.

Enfin, il me reste, pour terminer cette étude, à faire mention d'un petit organe pair qui termine en dessous la région périphérique et qui a échappé jusqu'ici à l'attention. La fente ciliée ne se prolonge pas, comme on pourrait le croire, jusqu'à l'extrémité inférieure de cette région; mais, très peu avant d'y parvenir, on la voit s'étaler et se perdre sur le pourtour de la portion centrale qu'elle paraît embrasser. La figure 8 A donnera une idée de ce mode de terminaison de la fente ciliée.

En s'étalant ainsi, la fente ciliée isole du reste de la région périphérique deux petits lobes *pm*, qui, sont aussi formés d'une rangée de longues cellules cylindriques. Ces deux lobes, qui peuvent être considérés comme les extrémités de la région périphérique légèrement épaissies, représentent en réalité deux organes importants qui jouent un grand rôle dans la suite du développement, et sont destinés à fournir le feuillet externe, musculaire, du futur polypide.

II. — Métamorphose.

Nous arrivons maintenant à la partie essentielle de notre travail, qui est l'étude des phénomènes de la métamorphose.

Moyen d'obtenir les stades. — La grande difficulté consiste essentiellement à obtenir les stades qui suivent la fixation. Les changements éprouvés par la larve à cette époque sont telle-

ment rapides, qu'on n'arrive le plus souvent à recueillir l'embryon qu'à l'époque où tous les stades intéressants sont déjà passés d'une manière complète. C'est ce qui était toujours arrivé jusqu'à ce jour, et c'est ce qui explique l'insuccès des auteurs à trouver un mode de passage graduel.

J'ai d'abord employé dans mes observations les moyens le plus généralement en usage : j'ai essayé, soit d'isoler des embryons dans des verres de montre, soit de placer dans des vases pleins d'embryons des lamelles de verre, des plaques de mica, ou de minces paillettes de mica en poudre; aucun de ces moyens ne m'a donné de résultats. J'ai dû reconnaître, après de nombreux essais, que la présence de corps étrangers pour permettre la fixation était inutile et même nuisible. Les larves qui se fixent à la surface du liquide sans point d'appui, ou sur le premier grain de poussière venu, se développent en général d'une manière très normale, et l'on ne peut mieux faire que de recourir à elles; il est du reste presque toujours possible de détacher sans trop de dégâts avec une fine pipette les larves qui se fixent aux parois du vase. Il importe d'ailleurs, pour l'étude de ces stades, de pouvoir retourner l'embryon en tous sens ou de le préparer afin de faire des coupes; ce qui ne peut se faire, s'il adhère à un objet.

Laissant donc de côté cette difficulté purement imaginaire de se mettre en quête d'un point de fixation, nous nous préoccuperons d'une difficulté bien autrement sérieuse, c'est celle qu'on éprouve à recueillir les larves presque immédiatement après la fixation. Voici quelle était ma façon de procéder :

La première chose à faire est de s'occuper d'obtenir une *production régulière* de larves en *grande quantité*. Souvent, lorsqu'on place au milieu d'un liquide des colonies qui viennent d'être pêchées, on obtient tout d'abord une grande production de larves; mais cette production se ralentit aussitôt, et dès le lendemain les larves deviennent rares. On obtient un résultat beaucoup plus satisfaisant en triant avec soin les colonies les plus saines, les mieux pourvues d'ovicelles à maturité, et en les plaçant en quantité convenable dans un volume

approprié d'eau de mer : il s'écoule alors assez souvent quelques jours pendant lesquels on n'obtient pas ou peu de larves; mais à la suite de ce temps d'acclimatation, leur éclosion commence d'une manière régulière, et continue sans interruption pendant plusieurs semaines.

Ce n'est que lorsqu'on est arrivé à obtenir la production régulière d'un nombreux essaim de larves se rassemblant chaque matin à la surface de l'eau, que peuvent commencer les observations. La cuvette transparente, à parois bien nettes, soigneusement débarrassées, ainsi que la surface du liquide, de toute poussière ou de tout corpuscule étranger, est placée dans un endroit bien éclairé et sur un fond approprié à la couleur des larves; puis examinée à intervalles inégaux. Souvent, dans les cas mêmes les plus favorables, on doit attendre une partie de la journée avant d'assister à une seule fixation; mais dès que la première s'est effectuée, il importe de redoubler d'attention et ne plus quitter la cuvette des yeux. Presque toujours, en effet, la première fixation indique le moment où toutes les larves vont se fixer en masse; aussi suffit-il d'observer à ce moment le bocal toutes les cinq minutes, pour remarquer chaque fois quelques points immobiles qu'on recueille avec soin.

Il arrive presque toujours que le moment de la fixation se reproduise à la même heure plusieurs jours de suite; aussi ne doit-on jamais manquer, une fois cette heure déterminée par une première observation, de revenir à la même heure le lendemain et les jours qui suivent. Il importe avant tout, si l'on veut réussir, d'entretenir les bords dans une exacte propreté, de façon à permettre d'apercevoir tout de suite les nouvelles larves fixées qui viennent s'y déposer. Il faut chaque soir enlever avec soin les jeunes loges trop âgées qui se seraient formées.

Moyen d'étude.— Avant même d'étudier les nouveaux stades obtenus, il est nécessaire, dans une période dont les changements sont si rapides, d'entraver immédiatement le développement. Il faut fixer aussitôt l'embryon à l'état où il est au moment précis où l'on vient de le recueillir; le mélange d'acides

acétique et azotique en proportions égales remplit très bien ce but, et tue les embryons instantanément sans les déformer et sans altérer en rien la structure de leurs éléments histologiques. On obtient ainsi des embryons très aptes à être traités par les réactifs et à être coupés en tranches fines, excellents en un mot pour les études ultérieures; et il est facile, avant d'en faire l'étude, d'en obtenir une série à tous les stades successifs : ils se conservent très bien dans le mélange acide. Mon principal moyen d'observation a été, comme pour les stades antérieurs, la coloration à l'acide osmique et au carmin, suivie d'un traitement par l'alcool et par l'essence de girofle.

Conditions de la fixation. — Je n'ai pas fixé mon attention d'une manière spéciale sur l'étude des conditions de la fixation; néanmoins, comme les observations même les plus fragmentaires peuvent à un moment donné être mises à profit, je donnerai ici, malgré leur état incomplet, les quelques remarques que j'ai pu faire sur ce sujet.

Les larves libres nagent, comme on sait, le plus généralement à la surface de l'eau et du côté de la lumière, néanmoins la chose est loin d'être absolue; les larves demeurent aussi souvent au fond du vase, où elles nagent séparément sur toute l'étendue, ou se groupent en essaims du côté opposé à la lumière. Ces essaims de larves peuvent du reste plusieurs fois par jour changer de place et se transporter de la surface au fond, ou du côté de la lumière au côté opposé. L'irrégularité ordinaire de l'éclairage rend d'ailleurs assez difficile l'interprétation de ces faits.

J'ai trouvé, en ce qui concerne le mode de fixation, un manque de régularité tout aussi évident. Ces larves peuvent se fixer à la surface ou au fond, en avant et du côté de la lumière, tout aussi bien que du côté opposé et même sur les faces latérales du vase. Quelquefois la fixation a lieu d'une manière disséminée, c'est-à-dire qu'elle paraît se faire indifféremment sur toute l'étendue du vase; d'autres fois les larves se fixent en masse sur certains points. La même espèce peut à différentes époques présenter les variations les plus diverses, mais différents

bocaux préparés en même temps et placés dans les mêmes conditions présentent, autant que me le rappellent mes souvenirs, des phénomènes identiques.

Le fait le plus étrange que l'on ait à enregistrer consiste dans l'impossibilité quelquefois absolue, et qui peut se prolonger pendant plusieurs semaines, d'obtenir dans certains types une seule fixation, alors même que l'espèce est en pleine reproduction, que les larves abondent et que les conditions sont aussi favorables que possible en apparence; tandis qu'au contraire, dans d'autres circonstances qui ne paraissent pas différentes des premières, on obtient des fixations en grande quantité. On rencontre des exemples de cet étrange phénomène chez toutes les espèces; mais il n'en est point où il se présente d'une manière plus frappante que chez la Pédicelline. La larve, dont la fixation était restée inconnue, et que personne n'avait jusqu'ici pu observer, se fixe cependant parfois avec la plus grande abondance, comme j'ai pu l'observer cette année même, en septembre. Les *Cyphonautes* peuvent aussi être cités comme constituant un exemple du même fait. J'ai gardé à Roscoff pendant plusieurs semaines, un bocal de *Flustrella hispida* dont les larves, bien qu'abondantes, n'ont jamais réussi à se fixer une seule fois; d'autre part Allmann, étudiant le *Cyphonautes compressus*, a rencontré le même fait d'une manière si frappante, qu'il en est arrivé à émettre des doutes sur le fait, pourtant bien établi, de la nature attribuée à ces larves remarquables.

Cette incapacité des larves à se fixer peut rester persistante, ou cesser plus ou moins vite : peut-être les changements dans l'état de l'atmosphère influent-ils directement sur ce phénomène; mais je ne possède pas d'observations bien précises qui puissent porter la lumière dans ce sujet délicat.

Un autre fait également intéressant à mentionner consiste dans la constance de l'heure à laquelle les larves se fixent. Cette heure m'a paru indépendante de la situation que le vase qui renferme les embryons occupe dans l'appartement : elle est très variable et peut se présenter la nuit comme le jour;

mais elle se maintient en général constante pendant une durée de temps plus ou moins longue. Ici encore on peut noter l'influence des conditions extérieures sur ce phénomène ; car deux bocaux préparés en même temps présentent la fixation à la même heure.

Quant aux variations qu'éprouve cette heure, on les observe souvent et sans grande difficulté, mais mes études ne sont malheureusement pas suffisantes pour dire si elles paraissent coïncider quelquefois avec un changement quelconque dans l'atmosphère. Une fois, néanmoins, j'ai tenté une expérience dans le but de m'assurer si un abaissement dans la température n'aurait pas pour résultat de retarder la fixation. Cette expérience fut faite avec M. Pouchet au laboratoire de Concarneau et par une température extérieure élevée. Une cuvette pleine d'embryons de Sérialaires, qui se fixaient invariablement pendant la nuit depuis plusieurs jours, fut placée un soir dans la glace et maintenue toute la nuit à une température voisine de zéro. Malgré cela, la fixation se fit comme d'habitude; le résultat fut donc entièrement négatif.

Difficultés du sujet. — Deux points principaux devront surtout nous occuper dans l'étude que nous allons faire ci-dessous du passage des organes de la larve aux différents organes de la forme adulte.

Le premier qui d'abord attire toute l'attention consiste à supprimer toute espèce de lacune entre la larve libre et l'état de cystide si souvent décrit; il s'agit de relier ces deux formes l'une à l'autre par une série d'états jusqu'ici inconnus. Cette première partie, bien que la plus décisive, ne présente pas néanmoins les plus grandes difficultés.

Il est un second point qui attire moins l'attention, mais dont la solution exige cependant bien plus de temps et de peines : il s'agit de franchir, sans perdre de vue les organes de la larve, le stade difficile de la dégénérescence, celui pendant lequel la structure se réduit, d'après les dernières études sur ce sujet, à *un sac rempli par une masse de globules*. Bien que je n'aie pas encore résolu cette question pour tous les cas dont

j'ai entrepris l'étude, j'ai cependant poussé mes observations assez loin pour lever tous les doutes sur la persistance des organes larvaires à travers ce stade de dégénérescence. Le stade théorique composé d'un simple sac contenant dans son intérieur une masse de globules est une simple fiction; il n'existe nulle part. Toujours il est possible d'y retrouver les principaux organes de l'organisme larvaire; le tout est de savoir les retrouver au milieu de la masse de globules opaques qui les cache quelquefois d'une manière complète.

Pour la commodité de la description, nous diviserons ce qui va suivre en trois parties: la première a rapport aux transformations de la larve, la seconde à la période de dégénérescence, la troisième aux changements qu'éprouve la jeune loge.

1re Période. — 1er Stade : larve libre. — A l'époque du développement où nous voici arrivés, l'ancienne division du corps de l'embryon vient de disparaître pour faire place à une nouvelle qui caractérise l'état de larve libre. A ces trois parties : 1° couronne, 2° face orale, 3° face aborale, se sont substituées : 1° une zone moyenne formée par la couronne, plus la partie périphérique de la face orale; 2° la partie centrale de la face orale qui remplace maintenant la face orale entière; 3° la face aborale, chez laquelle les anciennes relations n'ont pas été changées.

Il me reste à résumer, avant d'aller plus loin, les caractères histologiques de ce stade important.

Toute la face aborale, aussi bien la partie qui revêt la calotte que celle qui tapisse la cavité palléale, est formée d'un épithélium à longues cellules radiaires étroitement pressées, d'une grande épaisseur et qui peuvent présenter deux ou trois noyaux superposés. Sous les cellules qui revêtent la partie centrale se trouvent les grandes cellules radiaires de la calotte. Les cellules de la couronne, dont on retrouve toujours le noyau rejeté vers la partie supérieure, ont éprouvé pendant la durée du développement un certain nombre de différenciations histologiques qu'il est bon de signaler. Chez la larve, elles se composent d'une mince zone périphérique anhiste qui sert d'attache

aux cils, et d'une zone interne beaucoup plus épaisse, dans laquelle le protoplasme se trouve divisé en nombreux petits éléments cylindriques en forme de bâtonnets disposés les uns à côté des autres. C'est la réunion et la fusion de ces petits éléments les uns avec les autres qui donne naissance aux globules de dégénérescence qui rempliront plus tard la cavité de la jeune loge.

La partie périphérique de la face orale possède une structure qui se rapproche un peu de celle de la face aborale : elle se compose de même de petites cellules cylindriques étroitement serrées; mais ces cellules sont beaucoup moins hautes et ne contiennent jamais qu'une seule rangée de noyaux; elles vont en décroissant vers la périphérie et augmentent en hauteur à mesure qu'on s'approche de la fente ciliée dont elles forment la paroi. Les deux organes internes qui correspondent à cette partie, c'est-à-dire l'organe glandulaire et les cellules radiaires, se montrent composés de longues cellules rayonnantes qui ne m'ont présenté comme caractère particulier que de se colorer moins fortement au carmin que les cellules environnantes.

Le petit organe pair placé sous cette région est comme elle formé de cellules cylindriques, mais plus petites et plus élevées que sur le reste de la face.

La partie centrale de la face orale possède une structure absolument différente : elle se trouve formée de très grandes cellules extrêmement aplaties, qui s'imprègnent très bien au nitrate d'argent; ces cellules sont disposées avec une régularité qui, très grande autour de l'ouverture du sac, diminue généralement jusqu'au bord de la couronne. Ce sont elles qui constituent les éléments radiaires que j'ai déjà figurés chez la même espèce, mais sans m'en rendre compte, dans la planche 8, fig. 33, de mon premier mémoire. Enfin le sac se compose de longues cellules cylindriques encore plus élevées que sur la face aborale et qui présentent toujours plusieurs rangées de noyaux.

Quant aux globules qui proviennent de la masse vitelline et

qui remplissent irrégulièrement la cavité générale, il est douteux qu'on puisse les envisager comme possédant la signification de cellules ; cependant le carmin permet d'apercevoir les noyaux disséminés au milieu de la masse.

2e Stade : larve entr'ouverte (fig. 9). — Le premier phénomène que produit la fixation est la dévagination du sac à travers l'ouverture de la face orale ; ce dernier se retourne d'une manière complète et se change en une plaque de forme quadrangulaire, formée de deux feuillets, et par laquelle s'effectue la fixation de la larve. Les deux replis saillants *rs* de l'intérieur du sac sont les derniers à se dévaginer, et ils constituent, comme on le voit dans les figures 9, 10 et 11, les deux extrémités de la plaque quadrangulaire.

En même temps que cette dévagination du sac, la partie périphérique de la face orale, qui déjà de convexe (fig. 6, 7) était devenue aplatie (fig. 8), continue de plus en plus à se déprimer vers l'intérieur, et finit, à l'époque où commence la fixation, par s'enfoncer complètement en dedans de la couronne dont les deux extrémités latérales viennent se rejoindre et se referment au-dessus, ne laissant plus subsister qu'une fente allongée (fig. 10 A, *op*) à la place précédemment occupée par cette portion. Ainsi se trouve complétée de la manière la plus frappante la nouvelle disposition déjà bien exprimée chez la larve d'une zone moyenne, qui, outre la couronne, comprend toute une portion de la face orale.

Tout ce qui appartient à la portion périphérique est alors recouvert par les cellules de la couronne, qui viennent ainsi former autour de la portion centrale une limite bien tranchée, qui est le bord inférieur de la nouvelle couronne. Les deux organes *pm*, font exception à la règle ; ils ne sont pas recouverts par les cellules de la couronne, et demeurent, ainsi que la région centrale, situés en dedans de la limite formée par le bord inférieur de la nouvelle couronne (fig 9 et 10 A).

Ces deux premiers processus sont aussi accompagnés par l'ouverture de la cavité palléale (fig. 9) et par l'extension de la nouvelle couronne ; cette dernière s'étale dans sa partie supé-

rieure, agrandissant ainsi de la manière a plus rapide la fente circulaire qui constituait l'ouverture en dehors de la cavité palléale ; en même temps toute la peau de la face aborale augmente en étendue pour suivre la couronne, mais elle s'amincit dans la même proportion, comme on le voit du reste en comparant les figures 8 et 9. Seule, la partie qui correspond à la calotte paraît conserver la même épaisseur, à cause du cercle de cellules radiaires qui occupe cette région.

3e STADE : ÉTALÉ (fig. 10). — Dans ce stade, il y a simple continuation des différents processus commencés pendant l'état qui précède. La dévagination du sac se termine, et la portion centrale de la face orale, n'étant plus distendue par aucun organe interne, commence à s'affaisser sur elle-même; en même temps la couronne, continuant à s'étaler, finit par se retourner d'une manière complète en prenant pour point fixe le bord inférieur de la nouvelle couronne.

Dans ce retournement, la couronne ciliaire continue à entraîner toute la face aborale. La cavité palléale, qui, d'une fente profonde (fig. 8), était devenne une cavité largement ouverte (fig. 9), disparaît alors d'une manière complète, et toute la portion de la peau qui la tapissait arrive maintenant à faire saillie à l'extérieur (fig. 10) ; les cellules qui la composent ont continué à s'étaler en largeur en se multipliant, de sorte que la peau de la face aborale se trouve de plus en plus étalée et amincie. A cette époque, l'embryon a à peu près la forme d'un parapluie qui serait constitué par la face aborale et doublé à l'intérieur par les cellules de la couronne.

4e STADE : LOSANGE (fig. 11). — Dans ce stade, la couronne, déjà complètement retournée au stade précédent, commence à se recourber du côté opposé en convergeant vers le pôle oral, de manière à venir se refermer peu à peu tout autour de la plaque formée par le sac dévaginé ; lorsque cette fermeture se trouve effectuée, toute la partie centrale de la face orale est affaissée au point de ne plus constituer qu'un court boyau tubulaire qui réunit le bord oral de la nouvelle couronne à la face supérieure de la plaque quadrangulaire. Quant à la peau qui forme la face

aborale, elle atteint ses dernières limites d'extension et d'amincissement; elle se trouve alors constituer un épithélium régulier à cellules polygonales arrondies, étroitement pressées les unes contre les autres.

Le stade obtenu à la suite de ces changements avait déjà été figuré et vu par moi dans mes premières recherches à propos de l'embryogénie du *Lepralia ciliata*. On pourra voir dans mon mémoire (pl. 7, fig. 15) une figure dans laquelle il est possible de reconnaître le stade que je décris aujourd'hui plus en détail. Les lettres *s*, *c*, *vt*, y indiquent la place de la calotte, de la face aborale et de la plaque quadrangulaire; cette dernière, que j'ai même vue se dévaginer sous le microscope, y est représentée d'une manière assez correcte avec les globules opaques qui la remplissent.

Malheureusement, je n'avais pas, à cette époque, interprété la structure d'une manière correcte, et l'organisation interne m'était inconnue. Je n'accordais du reste qu'une demi-confiance à ce stade obtenu une seule fois par la fixation accidentelle d'une larve sous le microscope et au moment même où je l'observais. Toute mon attention était alors concentrée sur un stade de l'embryogénie de l'*Alcyonidium*, obtenu dans des conditions propres à inspirer plus de confiance (fig. 24, pl. 6 de mes *Recherches*) et qui me paraissent être tout à l'appui du cycle hypothétique admis par les auteurs, d'une disparition immédiate des divisions de la peau avec dégénérescence des organes internes.

Aujourd'hui, nous voyons que c'est ce dernier stade qui doit être regardé comme étant anormal, tandis que le premier (pl. 7, fig. 15), obtenu par l'étude du *Lepralia ciliata* et qui semblait indiquer des phénomènes plus complexes, se trouve au contraire être très normal et absolument d'accord avec mes nouvelles recherches.

En résumé, pendant cette première période, la larve n'a encore éprouvé de modifications qu'en ce qui a rapport à la disposition des différentes parties qui composent son organisme. Rien n'est encore changé d'essentiel dans sa structure.

Néanmoins son aspect diffère du tout au tout de ce qu'il était quelque temps auparavant : la couronne est passée en dedans de l'embryon et ne constitue plus qu'un organe interne, tandis qu'au contraire la face aborale s'est étalée de manière à former la peau de l'embryon tout entier.

Dans son ensemble, l'embryon figure une espèce de sac formé en entier par la face aborale, dans laquelle on distingue encore très bien la calotte. Ce sac est bouché par la plaque quadrangulaire et tapissé en dedans par la couronne ciliaire, dont le bord supérieur, c'est-à-dire oral, donne naissance au boyau qui vient aboutir au feuillet supérieur de la plaque quadrangulaire.

L'appareil de cellules rayonnantes de la calotte n'a pas encore subi de changement apparent; les cils locomoteurs mêmes se retrouvent aisément, ainsi que l'organe pair *pm* situé au devant du point d'implantation du boyau tubulaire; tous deux font saillie à l'intérieur de la cavité circonscrite par la couronne.

Enfin, la structure de la plaque quadrangulaire ne s'est pas encore sensiblement modifiée, et consiste toujours, comme anciennement le sac, en longues cellules cylindriques étroitement serrées.

Quant à la forme générale de l'embryon vu de face, elle représente plus ou moins exactement la forme d'un losange (fig. 11 A) dont les deux extrémités proviennent directement de l'ancien repli *rs* du sac dévaginé; on remarque en avant, parfois même en arrière, une légère échancrure, mais celle de l'avant est la seule constante, comme je l'ai indiqué dans les figures 10 et 11 A.

2e Période. — Stades pentagonal-arrondi (fig. 2), ovale-rectangle (fig. 13), carré (fig. 14). — A partir du stade de la figure 11, les modifications deviennent plus profondes et commencent à porter atteinte à l'organisation. Nous décrirons d'abord les changements de forme; puis viendront les principaux changements internes et l'évolution des différents organes.

Changements de forme. — La première période est occupée

tout entière par les transformations de la larve en une espèce de sac qui renferme les organes internes de l'embryon (fig. 11). Maintenant nous allons voir ce sac prendre peu à peu une forme qui se rapproche de celle de la loge.

La première chose à noter est le changement de direction que l'on constate à cette époque. La partie appelée postérieure chez la larve devient la partie antérieure de l'adulte, et réciproquement.

Nous avons déjà dit (fig 10 A) que le sac dévaginé présentait en arrière une profonde échancrure; dans le stade suivant (fig. 11), toute la portion correspondante du sac (postérieure de la larve, antérieure de l'adulte) se trouve échancrée de la même façon. A cette époque, qui marque la fin de la première période, l'embryon, qui déjà représente la jeune loge, porte donc une échancrure à sa partie antérieure (fig. 11 A). Sa forme générale est celle d'un losange dont les deux extrémités sont formées par les deux lobes *r*, *s*, du sac dévaginé. Bientôt après, la forme générale s'égalise; les deux extrémités *r*, *s* du losange paraissent s'atténuer en remontant vers le haut, et l'on obtient un stade plus ou moins pentagonal, dont les angles, s'émoussant d'une manière rapide, donnent bientôt naissance à un stade *pentagonal arrondi* très caractéristique, et que j'ai représenté dans la figure 12 A. A son tour, ce stade pentagonal arrondi ne tarde pas à s'allonger dans le sens transversal, de manière à adopter une forme régulièrement ovale qui ne tarde pas, en prononçant ces quatre angles, à passer à une forme plus ou moins rectangulaire. Cette forme *ovale passant au rectangle* (fig. 13 A) est également une des plus caractéristiques; elle constitue le dernier état qui rappelle celui de l'embryon produit (fig. 11) par la transformation directe de la larve.

Bientôt, en effet, on voit la peau de l'embryon s'écarter fortement des organes internes, en même temps que les angles du stade rectangulaire se prononcent rapidement d'une manière considérable. On obtient ainsi un stade tout différent, de *forme carrée*, renflée vers le bas, et dans lequel les cellules de la face

aborale commencent à s'écarter rapidement les unes des autres, en même temps qu'elles sécrètent l'enveloppe cuticulaire (ectocyste).

Les différents changements dans le sens de la hauteur son non moins importants que ceux que nous venons de voir se passer dans les autres dimensions. L'embryon s'amincit sur toute son étendue ; sa région antérieure devient aplatie, tandis que la postérieure demeure encore bombée ; enfin, sa forme générale, examinée de profil, subit des changements d'aspect correspondant aux différents stades que nous venons de signaler (voy. fig. 12, 13 et 14). La base de l'embryon de la figure 11 s'arrondit, comme on le voit dans la figure 12, de manière à ne plus présenter la saillie *rs* que d'une manière indistincte ; cet aspect arrondi disparaît ensuite par la formation de nouvelles parties saillantes qui apparaissent graduellement, comme on le voit dans la figure 13, pour donner naissance aux deux angles antérieur et postérieur de la figure 14. Les autres modifications différentes de celles que nous montrent les vues de face, et dont nous venons de parler, sont intimement liées avec les phénomènes de formation du polypide ; nous renverrons pour les plus amples détails à ce qui sera dit sur ce dernier sujet.

Changements internes. — Pendant que s'effectue le passage de l'embryon de la forme losange (fig. 11) à la forme pentagonale arrondie (fig. 12), les parties de la larve que nous avons vues rentrer graduellement à l'intérieur de l'embryon éprouvent des changements d'une très grande importance. Nous avons vu l'extrémité de la face aborale, au point où elle s'unit avec la couronne, venir s'appliquer (stade fig. 11) à la périphérie de la plaque quadrangulaire ; bientôt elle y contracte une soudure intime ; puis une scission se fait, à la suite de laquelle la face inférieure de la plaque quadrangulaire se trouve réunie à la face aborale, tandis que la supérieure demeure adhérente au bord de la couronne (fig. 12). La première vient compléter la paroi de la loge déjà formée en majeure partie par la face aborale ; la seconde constitue, réunie

à la couronne et aux diverses parties de la face orale, un anneau creux, un tore, sur la paroi duquel on peut encore distinguer en dehors un organe en voie de régression (fig. 12, *b*), qui n'est autre que l'organe piriforme, et en dedans un organe en voie d'accroissement, *pm*, qui est l'organe pair dont nous avons parlé. Toutes les cavités comprises entre l'anneau creux et la peau de l'embryon dérivent directement de la cavité générale ; elles sont toujours remplies par les globules disséminés, issus de la dégénérescence de la masse vitelline.

Déjà, dans le stade de la figure 12, toute la partie interne de l'anneau creux formée par le boyau tubulaire réuni au feuillet supérieur de la plaque quadrangulaire, présente de nombreux plissements irréguliers : c'est cette partie que l'on voit entrer la première en dégénérescence. Dès le stade fig. 13, elle se désagrège, de sorte que l'anneau creux ne consiste bientôt plus qu'en sa partie externe ; cette dernière, formée par les cellules de la couronne, résiste un peu plus longtemps à la destruction. On la voit d'abord s'amincir et se couper au niveau de l'échancrure de la partie antérieure, ce qui lui donne la forme d'un fer à cheval (fig. 12 A, 13 A). Un peu plus tard (fig. 13), on y voit apparaître des caractères non douteux de dégénérescence : les limites des cellules s'effacent de plus en plus ; en même temps les éléments en forme de bâtonnets que nous avons décrits comme formant ces cellules viennent se réunir les uns aux autres de manière à former des masses plus volumineuses, qui ne sont autre chose que les globules opaques qui bientôt rempliront les cellules de la couronne. La figure 13 nous montre le début de ce processus, qui ne se trouve exprimé d'une manière définitive que dans la figure 14, où il est presque achevé.

Ainsi, dans le stade de la figure 14, il ne subsiste plus de l'ancien anneau creux qu'une lame recourbée en forme de fer à cheval, déjà en voie complète de dégénérescence. Le feuillet inférieur de la plaque quadrangulaire, dont les éléments avaient d'abord conservé une hauteur plus grande que dans la face aborale, s'est graduellement aminci (fig. 13), de manière

à présenter dans la figure 14 la même épaisseur que dans le reste de la peau. C'est, comme nous l'avons vu, l'époque où cette dernière, qui possède enfin une structure uniforme, commence à se renfler de manière à prendre un aspect qui rappelle celui de la loge, tandis que ses cellules s'écartent les unes des autres en sécrétant l'enveloppe chitineuse générale.

Polypide. — La formation du polypide est intimement liée avec la destinée future de la calotte, et c'est à cette dernière que nous devons remonter pour trouver l'origine de cet organe important. Il m'a semblé d'abord que les cellules radiaires avaient une part à prendre dans sa formation. On les voit persister jusqu'au stade fig. 11; puis elles se détachent de la peau superficielle, et viennent former au milieu de l'embryon (fig. 11, 12 A) un cercle mieux circonscrit de cellules bien apparentes. L'époque où ce cercle de cellules radiaires paraît se détacher de la peau superficielle coïncide à peu près avec le moment où l'on voit toute la face supérieure de la calotte s'épaissir et s'enfoncer à l'intérieur (fig. 12), pour former une dépression de forme circulaire qui n'est peut-être due qu'à une hypertrophie des cellules radiaires précédemment mentionnées.

Quelle que soit du reste son origine exacte, soit indépendante, soit intimement liée au cercle de cellules rayonnantes de la calotte, il est de fait que cet épaississement occupe au stade fig. 12, 12 A, toute la face supérieure de cet organe. C'est l'époque où il commence à se déprimer et à pénétrer à l'intérieur; on le voit revêtir la forme d'une cuvette qui s'enfonce en dedans, d'avant en arrière, de manière à venir rapidement se placer au milieu de l'espace laissé libre par l'anneau creux (fig. 12 A et 13 A). En s'enfonçant ainsi à l'intérieur de l'embryon, cet épaississement s'enroule sur lui-même de manière à passer graduellement de la forme hémisphérique à la forme de vésicule; en même temps il entraîne à sa suite une portion de la peau, qui constitue bientôt une espèce de pédoncule par lequel il se trouve suspendu à l'intérieur (fig. 13

et 13 A), tandis que l'ouverture d'invagination, d'abord largement ouverte, se rétrécit de plus en plus.

Cette invagination de la calotte entraîne immédiatement d'importantes différences dans la forme générale de l'embryon tout entier. La peau, jusqu'ici divisée en deux parties (fig. 11 et 12), commence à présenter un aspect uniforme (fig. 13) ; de plus, l'enfoncement de cet organe en dedans amène une dépression extrêmement rapide de toute la région antérieure (fig. 12, et 13). Cette dernière devient très aplatie, tandis que la postérieure demeure fortement bombée. Les figures 11 à 14 montrent combien ces deux processus aident à faire passer l'embryon de l'aspect d'un simple sac arrondi (fig. 11) à une forme voisine de celle de la jeune loge.

Un dernier processus qu'il nous reste à mentionner consiste dans la rencontre qui ne tarde pas à se produire entre l'échancrure déjà signalée dans la partie antérieure de l'embryon et l'ouverture d'invagination du rudiment du polypide. D'abord absolument distinctes l'une de l'autre, ces deux dépressions se rapprochent ensuite d'une manière rapide, à la suite du processus général d'aplatissement et de retrait en dedans de toute la région antérieure. Dès le stade fig. 13, on les voit se rapprocher ; au stade fig. 14, ils se trouvent réunis, et l'ouverture d'invagination du polypide paraît n'être plus que la continuation du sillon qui occupe l'extrémité antérieure. Ainsi se produit la forme spéciale que la jeune loge possède au début de sa formation (fig. 14, 15 et 16), et dans laquelle sa portion antérieure se trouve divisée en deux lobes bien distincts dont les sommets correspondent aux deux angles antérieurs et qui se trouvent séparés l'un de l'autre par l'échancrure médiane au fond de laquelle se trouve l'ouverture du polypide au dehors.

De l'organe piriforme et de l'organe pair. — Nous avons déjà dit que l'organe piriforme n'était pas exempt du processus général de dégénérescence qui affecte la couronne et la face orale. Jusqu'au stade fig. 10, on le voit persister sans subir de notables modifications ; mais au stade fig. 11 il se

rétracte en boule, et bientôt après (fig. 12) ne consiste plus que dans une masse oblongue assez mal délimitée. Enfin, à l'époque où l'on voit apparaître les amas granuleux dans les cellules de la couronne, il est presque entièrement tombé en dégénérescence. On n'en retrouve plus de traces dans les stades qui suivent.

L'organe pair *pm* est beaucoup plus important; il constitue la seule partie de la face orale qui échappe au processus de dégénérescence, et cette exception au milieu d'une période de destruction si générale constitue certainement un des traits les plus saillants et les plus instructifs que nous ayons à enregistrer. Les deux organes en question sont, comme nous l'avons dit, à partir du stade fig. 9, situés à la limite extrême de la portion centrale de la force orale, immédiatement en arrière du bord de la couronne refermée au-dessus de l'organe piriforme; aux stades 10 et 11, ils demeurent situés à l'angle qui sépare le boyau tubulaire de la partie antérieure de la couronne ciliaire; ils font partie intégrante de la paroi de l'anneau creux, mais appartiennent alors d'une manière complète à sa paroi inférieure, interne, faisant ainsi saillie dans l'intérieur de la cavité circulaire circonscrite par cet anneau.

A partir du stade fig. 11, on voit les choses changer : les organes augmentent rapidement en volume et se mettent à s'accroître vers la partie supérieure, de manière à passer graduellement tout entiers de la face inférieure de la paroi vers la face supérieure, où ils viennent se rencontrer en passant au-dessus de l'ancien organe piriforme. La figure 11 nous montre le début de ce processus; les figures 12, 12 A, représentent le moment où les deux organes, passés sur la paroi supérieure, sont venus se rejoindre sur la ligne médiane. Il se forme ainsi au-dessus de l'anneau creux un épaississement impair formé par la soudure des deux organes *pm*, et qui s'accroît ensuite rapidement en volume, augmenté par la jonction des deux parties latérales *pm*, qui viennent peu à peu se rétracter en lui. Cet épaississement, qui dès le stade fig. 13 A peut se constater même sans aucun réactif, apparaît dans l'embryon vivant sous forme

d'une tache rose, placée juste au-dessous de l'espace clair formé par le rudiment du feuillet intérieur du polypide *pe*, à la formation duquel nous avons assisté. Cette masse *pm*, qui demeure située assez longtemps au fond et au milieu du fer à cheval granuleux formé par l'anneau creux en dégénérescence (fig. 13 A, 14 A), est destinée à former le feuillet externe musculaire du futur polypide; nous la voyons en effet, dès le stade fig. 14, commencer à atteindre le rudiment *pe*, qu'elle va bientôt envelopper d'une manière complète.

3e Période. — Les trois stades principaux de cette période, qui n'a rapport qu'aux phénomènes moins importants d'achèvement de la jeune loge, se distinguent par les modifications que subit le premier rudiment de polypide. Dans le premier stade (fig. 15), le rudiment postérieur *pm* a complètement recouvert dans son accroissement le rudiment *pe*; tous deux ne figurent plus maintenant qu'une seule partie, de forme triangulaire, composée de deux feuillets concentriques et qui s'étend depuis l'ouverture d'invagination, où elle adhère encore par son feuillet interne, jusqu'au fer à cheval constitué par la couronne, où elle adhère encore par son feuillet externe.

En somme, le polypide constitue à cette époque une masse formée de deux feuillets concentriques, qui demeure encore suspendue à la peau de la loge par une portion plus grêle qui est le pédoncule dont nous avons décrit plus haut la formation. Au stade suivant (fig. 16), ce pédoncule primitif a disparu, le polypide s'est concentré tout entier en une masse arrondie de forme triangulaire dans les vues de profil, formée par les deux feuillets dans toute son étendue et directement adhérente à la peau de la loge, au point où se trouvait l'ouverture d'invagination, qui s'est refermée d'une manière complète.

L'ancienne adhérence du feuillet externe au fer à cheval à globules opaques a enfin disparu d'une manière complète ; de sorte que le rudiment arrondi du polypide est librement suspendu dans la cavité générale, constituant ainsi le rudiment de polypide décrit par les auteurs, rudiment dont la cavité

interne se trouve exclue de toute communication avec l'extérieur. Enfin, dans le troisième stade qui termine la série des grandes transformations de l'organisme larvaire, ce rudiment commence de nouveau à s'allonger de manière à se diviser en deux parties distinctes : une première, *gt*, qui constitue un pédoncule d'apparition secondaire, le pédoncule définitif ou gaîne tentaculaire, et une portion renflée dans laquelle commencent déjà les modifications qui formeront le polypide. Le pédoncule définitif ne correspond en rien au pédoncule primitif : le premier n'est qu'une portion de l'invagination qui a donné naissance au feuillet interne; le second n'est peut-être qu'une simple hypertrophie du feuillet externe *pm*, accru au-dessus du premier.

A ces trois états (polypide à pédoncule primitif, polypide sans pédoncule, et polypide à pédoncule définitif) correspondent différentes modifications à l'étude desquelles nous allons passer.

8e Stade : a pédoncule primitif (fig. 15). — Les principaux caractères qui transforment la peau des anciens embryons (fig. 11, 12, 13) en un sac qui rappelle l'aspect de la loge ont lieu principalement pendant le stade fig. 14 : ce sont l'écartement des cellules épidermiques avec sécrétion d'une couche cuticulaire, et le renflement général de la peau, dont les angles se prononcent pour donner naissance à la forme carrée de la figure 14 A.

La forme définitive se trouve complétée par l'allongement de la loge en arrière entre les deux angles de l'extrémité postérieure, et l'on passe ainsi de la forme 14 A à la forme 15 A, qui représente déjà d'une manière complète la forme définitive. A ce stade, l'écartement des cellules de la peau a continué d'une manière rapide, ainsi que la sécrétion de l'enveloppe cuticulaire. Cette dernière est d'abord simplement chitineuse; ce n'est guère qu'à partir du stade figure 17, qu'on y voit apparaître des particules calcaires. Pendant que s'effectue ce changement de forme dans la partie postérieure de la jeune loge, on voit l'échancrure de sa partie antérieure se séparer

de nouveau de l'ouverture d'invagination, phénomène qui prélude au commencement de la formation de la plaque operculaire.

9e Stade : sans pédoncule (fig. 16). — Dans ce stade, nous voyons la division de la loge en face inférieure et face supérieure, jusqu'ici seulement vaguement indiquée, devenir très distincte et se prononcer par une ligne de séparation fortement saillante (fig. 16). La forme générale reste à peu près la même : seulement l'échancrure de la partie antérieure est devenue peu distincte ; les deux lobes auxquels elle donnait naissance n'apparaissent plus que d'une manière plus confuse, et l'on constate l'apparition sur chacun d'eux de quatre petits mamelons qui figurent les épines. Ce n'est guère qu'à ce stade que l'on voit le fer à cheval, en dégénérescence déclarée dès le stade 14 et entièrement composé de globules au stade 15, se résoudre enfin en globules indépendants qui ne se distinguent plus de ceux qui dérivent de la masse vitelline. Le stade fig. 16 représente donc l'état si souvent décrit par les observateurs comme le premier stade qui suit la fixation, et formé, suivant l'expression ordinaire : « d'un sac rempli d'une masse de globules » opaques, et ne renfermant comme partie organisée qu'une » masse ovoïde claire, munie d'une cavité et composée de deux » feuillets. »

Nous voyons maintenant que malgré cet état d'extrême simplicité par lequel passe l'embryon, il n'en est pas moins possible, sinon facile, de retrouver les différentes parties dont se compose la larve, parties qu'il devient alors possible de suivre sans interruption jusqu'à la forme adulte.

10e Stade : a pédoncule définitif (fig. 17). — A partir de ce stade, nous commençons à retomber dans des phénomènes plus souvent étudiés, mais encore, malgré tout, très imparfaitement connus. Notre intention n'est pas d'aborder cette étude, qui sort trop complètement du sujet entrepris; nous nous bornerons donc à quelques petites remarques destinées à compléter la description qui précède.

La partie antérieure dans laquelle nous avons vu l'échan-

crure s'effacer d'une manière graduelle (fig. 16 A, 17 A) prend bientôt une forme régulièrement arrondie, à l'intérieur de laquelle les deux groupes de mamelons que nous avons vus naître se disposent en un cercle continu de huit épines. Toute la région comprise entre ces huit épines demeure dépourvue d'imprégnation calcaire, et son revêtement corné devient plus épais, de manière à former une espèce de plaque qui ne tarde pas à se soulever par les bords, donnant ainsi naissance à la plaque operculaire au sommet de laquelle vient déboucher le pédoncule définitif dont nous avons parlé. Ce pédoncule présente, au niveau de l'ouverture en fer à cheval de la plaque operculaire, un épaississement de même forme destiné à se creuser pour former l'entrée de la gaîne tentaculaire.

La masse en fer à cheval de globules opaques maintenant disposés au hasard et sans ordre suit dans son ensemble une destinée identique à celle que lui a attribuée Repiachoff chez le second type étudié par lui (*Lepralia Pallasiana*), c'est-à-dire qu'elle se réduit de plus en plus, de manière à se trouver concentrée, à la fin du développement, en une masse sphérique. Cette masse se met en relation avec l'extrémité cæcale de l'estomac pour être, en fin de compte, englobée par cet organe et prendre part dans une certaine mesure à la formation de sa paroi.

Cette participation des globules opaques à l'achèvement de l'intestin du polypide constitue certainement le cas le plus général, et je puis ajouter aux exemples qu'en donne Repiachoff ceux de l'espèce présente et des Sérialaires (*Serialaria lendigera*), chez lesquelles tout se passe d'une manière identique au *Lepralia Pallasiana* étudié par l'auteur russe. Faut-il dire pour cela que tous les globules sont uniformément destinés à rentrer dans l'intestin? C'est ce qui me paraît plus difficile à admettre.

Indépendamment des globules issus de la couronne et assemblés en forme de fer à cheval chez le *Lepralia unicornis*, ou de plaque carrée chez le *Lepralia Pallasiana*, et qui sont destinés à se réduire peu à peu en une masse arrondie qui se soude

à l'estomac, ces deux espèces présentent des globules disséminés provenant sans doute de la masse vitelline et appliqués par places à la paroi de la loge. Ces globules ne sont pas destinés comme les autres à se réunir à l'intestin du polypide ; on les voit diminuer d'une manière graduelle sans qu'ils aient quitté leur position primitive, et je ne serais pas le moins du monde éloigné de leur attribuer une part importante dans la formation des cellules étoilées dites du système nerveux colonial. Ces cellules apparaissent, vers le stade fig. 17, sur la paroi de la face inférieure de la loge et dans l'espace compris entre les deux branches de l'amas de globules en fer à cheval. Je n'ai pu suivre encore la manière dont elles se forment ; mais ce qui cependant mérite d'être noté, c'est qu'elles contiennent encore, au stade fig. 17, de nombreux globules, comme l'indique la figure 17 B. Leur apparition et leur multiplication coïncident à peu près avec la disparition des globules disséminés appliqués contre l'endocyste ; il est naturel de supposer qu'elles se forment ou au moins se nourrissent à leurs dépens.

Il faut se rappeler d'ailleurs qu'il est aussi des types (1) chez lesquels les globules ne se concentrent pas en une masse compacte avant de disparaître, mais restent disséminés et se résorbent sur place, concourant ainsi à la nutrition des parties environnantes, et en particulier des tissus du mésoderme. Ce cas n'est guère, en somme, qu'une extension générale du mode de régression qui existe seulement en partie chez les *Lepralia unicornis* et *Pallasiana*, et il est bien probable que les cellules étoilées ne sont pas sans jouer dans leur disparition le même rôle prépondérant.

Enfin, même dans le cas où nous voyons les globules se concentrer d'abord en une masse compacte, certains faits peuvent encore être cités à l'appui de ces liaisons entre les globules opaques et les cellules étoilées. Nitsche, dans son

(1) Chez l'*Alcyonidium* et le *Flustrella hispida*, les globules viennent se ranger sur toute la paroi interne de la loge de manière à former une bande opaque dans le genre de celle du *Lepralia unicornis*. (Voyez mes *Recherches sur les Bryozoaires*.)

étude du développement de la jeune loge de *Bugula*, donne du mode de disparition de cette masse compacte une description toute spéciale, absolument différente de celle de Repiachoff et qu'on a, d'après moi, trop laissée dans l'oubli : la masse de globules contracte des relations non avec l'extrémité inférieure cæcale de l'intestin, mais avec le cordon funiculaire, de nature sarcodique, qui relie ce cæcum au fond de la loge, et c'est à l'intérieur de ce cordon sarcodique qu'on les voit diminuer et se résorber graduellement. Personne n'a jusqu'ici reparlé que je sache du fait signalé par l'auteur allemand ; c'est qu'en effet, dans les trois quarts des cas, on voit les choses se passer d'une façon qui, du moins à la première vue, rappelle davantage la description donnée par Repiachoff : la masse de globules vient se placer en contact immédiat avec le bout du cæcum ; assez souvent cependant elle en reste séparée, et l'on constate alors qu'elle se trouve comprise dans un cordon funiculaire composé d'une série de cellules étoilées irrégulièrement assemblées. Ainsi, dans ce cas, la masse de globules n'est point, quoi qu'il puisse en sembler parfois, enveloppée par l'estomac du polypide, mais se trouve employée au développement des cellules étoilées qui forment le funicule.

Ces faits nous autorisent à tirer la conclusion que les globules opaques peuvent, en outre du rôle assigné par Repiachoff, posséder une autre signification d'une importance non moins grande, et prendre une part, variable suivant les cas, à la formation des cellules étoilées. Peut-être ces dernières ne dérivent-elles souvent que d'une espèce de rajeunissement des globules opaques, dont la partie protoplasmique, d'abord envahie par la substance graisseuse, se répare ensuite aux dépens de cette dernière. Je n'ai pour le moment rien qui puisse confirmer ce mode de formation des cellules étoilées pour le groupe des Escharines, car il ne m'a jusqu'ici pas encore été possible de trouver de noyaux dans l'intérieur des globules à l'époque du stade de dégénérescence. Mais d'autres groupes, tels que les Entoproctes, nous présentent ce phénomène de la manière la plus nette. Chez le *Pedicellina*, nous voyons en effet,

aussi bien dans le bourgeonnement que dans la métamorphose, que l'intérieur du pédoncule se trouve d'abord rempli par des globules opaques provenant de dégénérescence des organes larvaires (1), dont la transformation directe en cellules étoilées se montre avec une netteté qui exclut toute possibilité de doute.

Il nous reste à parler, pour terminer notre étude, des modifications qu'éprouve le polypide, du stade fig. 16 au stade fig. 17. Ce sujet, qui présente de sérieuses difficultés, me paraît trop étendu pour être traité ici ; je serai donc fort bref, réservant ma description pour un mémoire spécial que je prépare sur ce sujet. Je me bornerai à fournir pour le moment une simple explication de la figure que je donne. La figure 17 A représente un aspect familier à tous ceux qui ont abordé le sujet, et que je crois dû à la formation de deux épaississements *bd* à la partie supérieure du feuillet interne et à l'apparition d'une fente entre ces deux épaississements. La figure 17 représente l'aspect que le polypide présente de profil à la même époque ; on y voit l'un de ces deux épaississements *bd* précédemment mentionnés, ainsi que le commencement de l'échancrure *ech*, qui est le premier indice de la formation du rectum. Je ne puis en effet continuer à admettre, sur le développement du polypide, la manière de voir de Nitsche (2) ni les idées approchantes émises à ce sujet dans mon premier mémoire. Disons aussi en passant, avant de laisser le sujet, que la disposition entoprocte ne dure pas si longtemps que je l'avais pensé à l'époque de mes premières recherches. Elle est déjà passée depuis très longtemps à l'époque où apparaissent les premiers tentacules ; l'ouverture que j'avais prise alors pour l'anus (et qui se déplace vers la périphérie) est l'ouverture d'invagination du ganglion nerveux.

Nous ferons remarquer, avant de terminer, la singulière ori-

(1) Ces faits sont tirés de mes recherches, non encore publiées, sur la métamorphose du *Pedicellina*, qui sera étudiée dans la suite de ce mémoire.

(2) Le pincement d'une sphère creuse dans sa partie moyenne, de manière à former une sorte d'anneau creux qui représente le tube digestif incurvé.

gine du rudiment de polypide. Jusqu'ici les opinions étaient très divisées sur le mode de formation de cette importante partie (1). Pour plusieurs, tels que Grant, Nitsche, Claparède, le polypide prend naissance aux dépens de la peau. Pour d'autres, tels que Nordmann, Dalyell, Hincks, Schneider, le polypide dérive de la masse de globules et ne se met qu'ensuite en relation avec la peau. Au fond, la vérité n'est dans aucun de ces deux sens, mais réside plutôt dans la combinaison des deux opinions ; chacune des deux parties précédemment mentionnées peut être regardée comme entrant pour une part dans la formation du rudiment de polypide. Les différents dessins qu'on trouvera dans mes planches expliqueront du reste les différents aspects trouvés en temps divers par les observateurs. La figure 15 A et même 17 A représentent les aspects qui ont surtout fait croire à l'origine du rudiment aux dépens de la masse de globules ; au contraire, les auteurs qui ont plutôt observé la disposition de la figure 16 A ont toujours conclu sans hésitation à une origine aux dépens de la peau.

RÉSUMÉ.

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE.

1er STADE : BLASTULA (fig. 1 et 1 A). — La blastula se compose de trente-deux cellules disposées comme je l'ai précédemment indiqué dans mes recherches sur les formes larvaires. Ces trente-deux cellules peuvent être considérées comme disposées en huit rangées de quatre cellules disposées suivant le grand axe *pp*. On voit de cette façon que sur la face orale les quatre rangées vont toutes jusqu'aux pôles *pp*, tandis qu'au contraire dans la face aborale, les deux latérales seules atteignent ces pôles, où elles se rejoignent, constituant ainsi un cercle continu composé de huit cellules et qui n'est autre chose que la couronne ciliaire (fig. 1 A). Les deux rangées comprises

(1) Voyez pour l'historique mes recherches sur les Bryozoaires (page 101).

en dedans du cercle, et qui n'atteignent pas les pôles *p p*, sont destinées à former toute la face aborale.

2e Stade : gastrula (fig. 2, 2 A, 2 B). — La gastrula se produit, comme l'a découvert Repiachoff, par l'invagination des quatre grosses cellules qui occupent le centre de la face orale. En même temps les huit cellules de la face aborale se segmentent dans le sens transversal, et les huit cellules de la couronne dans le sens longitudinal; ce qui nous fait passer de la disposition de la figure 1 A à la disposition de la figure 2 B. Les douze cellules périphériques de la face orale se segmentent aussi dans le sens transversal, et les cellules qui occupent le milieu de chaque côté (cellules polaires et latérales de Repiachoff) s'allongent excessivement de manière à produire une figure en croix caractéristique (fig. 2 A).

3e Stade : embryon arrondi (fig. 3, 4, 4 A, 4 B). — Pendant tout ce stade, l'embryon retient encore la forme générale qu'il possédait d'abord, c'est-à-dire qu'il conserve un aspect arrondi (fig. 3 et 4) et élargi sur les vues de face (fig. 2 A, 2 B, 4 B).

1. *Endoderme morulaire adhérent à l'exoderme* (fig. 3). — Les quatre cellules endodermiques se segmentent d'abord en une masse de huit ou neuf grosses cellules disposées sans arrangement régulier, mais dans laquelle on peut peut-être reconnaître un groupe plus élevé occupant le milieu (fig. 3, *end* et *mes*).

2. *Endoderme et mésoderme libres et séparés* (fig. 4). — Ce groupe ne tarde pas à devenir bien distinct et à former une masse *end*, à cellules moins distinctes, libre dans la cavité générale et dont se séparent bientôt deux bandes cellulaires *mes* adhérentes l'une à l'autre d'un côté de l'embryon, et qui représentent des espèces de *Keimstreifen* (fig. 4A, 4B.)

3. *Endoderme et mésoderme réunis en une masse vitelline libre* (fig. 5). — Bientôt ces *Keimstreifen* paraissent s'étaler à la surface de la masse endodermique *end*, et il se produit ainsi par fusion des deux parties une masse unique *n*, qui remplit l'intérieur de l'embryon et qui joue le rôle de vitellus nutritif.

4e Stade : embryon cylindrique (fig. 5, 5 A ; 6, 6 A, 6 B). — Dans ce stade, les cellules de la couronne accrues en hauteur forment une espèce de manchon cylindrique, bouché de chaque côté par les lames épithéliales que forment les faces orale et aborale. La forme allongée dans le sens transversal a fait place à une forme arrondie (fig. 6 B).

Les changements se rapportent à chacune des deux faces :

1. *Face aborale.* — Il apparaît, au stade fig. 5, un groupe de cellules radiaires formé suivant moi aux dépens de l'exoderme et sous-jacent aux cellules épidermiques. Ce groupe, qui constitue la partie essentielle de la calotte, divise la face aborale en deux parties distinctes : l'une, centrale, revêtant les cellules radiaires et destinée à former la peau de la calotte ; l'autre, périphérique, destinée à s'invaginer pour former le revêtement de la cavité palléale.

2. *Face orale.* — Nous voyons pendant ce temps se former dans la face orale deux organes qui nous présagent une division en deux parties distinctes :

1° En arrière se produit, aux dépens de l'exoderme, une invagination *s* qui s'épaissit peu à peu et s'enfonce à l'intérieur pour former un organe très volumineux et que j'appelle le *sac* : c'est ce que j'ai appelé l'estomac dans mon premier mémoire.

2° En avant, apparaît un organe arrondi *g*, de provenance douteuse, d'abord libre à l'intérieur et visible à travers la peau de l'exoderme, et que je désigne sous le nom d'*organe glandulaire*.

5e Stade : embryon oblique (fig. 7, 7 A ; 8, 8 A). — Pendant cette période, l'embryon passe de la forme arrondie (fig. 6 B) à la forme allongée (fig. 7 A, 8 A), et cette modification se trouve accompagnée de changements généraux de la plus grande importance.

Les cellules de la couronne éprouvent un accroissement égal et maximum dans la région postérieure, inégal et décroissant d'arrière en avant dans la région antérieure. Comme conséquence de ce processus, on voit cette dernière se déplacer peu à peu et quitter la position horizontale (parallèle et anta-

goniste de la face aborale) qu'elle possédait jusqu'alors, pour prendre une position plus ou moins oblique, qui peut même aller jusqu'à la verticale. La région postérieure reste seule pour remplir le rôle joué jusqu'ici par toute la face orale et pour servir d'antagoniste à la face aborale; son centre arrive à coïncider avec le pôle oral précédemment situé à la partie centrale de la face tout entière.

Ainsi s'effectue ce changement général dans la symétrie de l'embryon tout entier, le passage de la forme régulière et cylindrique à la forme oblique des figures 7 et 8. Il y a eu : 1° accroissement inégal des cellules de la couronne; 2° déplacement du pôle oral; 3° enfin, division de la face orale en une partie centrale (postérieure) qui porte le sac, et une partie périphérique (antérieure) qui porte l'organe glandulaire : la première continuant à rester parallèle et à servir d'antagoniste à la face aborale; la seconde passée à une position quelquefois verticale ou tout au moins oblique, et qui devra *dès maintenant être considérée comme faisant partie de la couronne ciliaire.*

Ce changement important se trouve accompagné de différentes autres modifications de détail.

1° Dans la face aborale, on voit se produire l'invagination de la partie périphérique, de manière à former la cavité palléale. Cette invagination commence dans le pourtour du groupe central des cellules radiaires, et produit ainsi le sillon *si* que, j'avais d'abord cru devoir désigner sous le nom significatif de *formateur de la ventouse;* il s'étend ensuite dans la direction centrifuge jusqu'à la rencontre du bord de la couronne.

2° Dans la face orale, le sac s'approfondit et son ouverture d'invagination se rétrécit, mais sans se fermer; on la retrouve encore chez la larve libre à la partie antérieure de la *région centrale;* cette dernière, restée saillante, se compose à cette époque de larges cellules plates.

La portion périphérique composée au contraire chez la larve libre de petites cellules cylindriques s'est déprimée et rétrécie; sa partie moyenne s'est enfoncée à l'intérieur pour former la fente ciliée; sa partie antérieure s'est hypertrophiée pour

former le groupe de cellules radiaires qui porte le plumet; enfin la masse glandulaire est venue se souder entre les cellules radiaires et la fente ciliée. La réunion de ces trois parties forme une *masse oblongue* (fig. 7, 8 *b*), que je désigne sous le nom d'*organe piriforme*.

Enfin la fente ciliée paraît, en s'étalant dans sa partie inférieure, séparer du reste de la région périphérique deux petits lobes *pm*, formés également de nombreuses cellules cylindriques et qui constituent des organes importants situés à la limite, entre les deux divisions de la face orale.

Quant à la masse compacte *n* qui remplit jusqu'ici tout l'intérieur de l'embryon, on la voit tomber en dégénérescence pour former une masse de globules épars qui restent disséminés dans la cavité générale.

MÉTAMORPHOSE.

1° — Premières transformations (fig. 9, 10 et 11).

1er Stade : larve entr'ouverte (fig. 9). — Le premier phénomène qui détermine la fixation est la dévagination du sac interne à travers l'ouverture d'invagination; il se transforme en une plaque quadrangulaire par laquelle s'opère la fixation.

En même temps la portion périphérique déjà aplatie de la face orale s'enfonce à l'intérieur et en dedans de la couronne, qui vient se refermer complètement au-dessus (fig. 9 et 10 A), les deux petits lobes *pm* étant exceptés.

Enfin, on voit tout l'ensemble composé par la couronne, comprenant la portion périphérique de face orale, s'étaler comme l'indique la figure 9, en entraînant toute la face aborale. Cette dernière, composée chez la larve libre de très longues cellules à plusieurs noyaux, s'étale à mesure que s'entr'ouvre de plus en plus la cavité palléale, et s'amincit par aplatissement et multiplication rapide de ses cellules.

2e Stade : parapluie (fig. 10, 10 A). — La couronne s'est retournée d'une manière complète en prenant pour point fixe le bord de la portion centrale de la face orale; la cavité palléale

est ainsi disparue, et la peau de la face aborale, de plus en plus amincie, est venue tout entière faire saillie à l'extérieur, formant à cette époque une espèce d'ombrelle doublée à l'intérieur par les cellules de la couronne.

Cette espèce d'ombrelle s'incurve vers le bas, de manière à venir mettre ses bords en contact avec la périphérie de la plaque quadrangulaire. L'embryon adopte ainsi la forme d'un sac constitué en entier par la face aborale et bouché en dessous par la plaque quadrangulaire; la couronne, devenue un organe interne, tapisse le dedans, et la région centrale de la face orale, affaissée sur elle-même après la sortie du sac interne qui la distendait, s'est réduite à un court boyau tubulaire qui réunit le bord inférieur de la couronne au feuillet supérieur de la plaque quadrangulaire (fig. 11).

2e Période des cystides (fig. 11, 12 et 13).

Dès ce stade l'embryon possède un aspect qui n'appartient pas plus à la larve qu'à la jeune loge, et qui ne correspond à rien de ce que l'on connaît.

3e Stade : losange (fig. 11, 11 A). — Le premier stade déjà cité de ces espèces de cystides a une forme qui dépend de celle de l'organe que j'ai appelé le sac. Ce dernier possède chez le *Lepralia* deux replis *rs* qui forment après la dévagination les deux angles d'une plaque en forme de losange (fig. 12A); le premier état rappelle donc la forme d'un losange.

On voit en général que la partie postérieure de l'embryon à ce stade présente une échancrure; cette échancrure indique la partie antérieure de la loge future dont l'orientation est par conséquent inverse de la larve.

4e Stade : pentagonal arrondi (fig. 11, 12 A). — On voit bientôt les deux angles de la forme losange s'atténuer de plus en plus en se portant vers le haut, de manière à donner naissance à une forme pentagonale plus ou moins arrondie (fig. 12 A).

Pendant ce temps, le bord de la face aborale contracte une soudure avec la plaque quadrangulaire; puis s'opère une

scission à la suite de laquelle le bord inférieur de cette plaque demeure adhérent à la face aborale pour achever avec elle la formation de la peau, qui n'est autre que la loge future. Le feuillet supérieur de la même plaque demeure au contraire adhérent à la couronne pour former avec elle et le boyau tubulaire un anneau creux, un tore, qui occupe tout l'intérieur de l'embryon.

Enfin, toute la partie antérieure de l'embryon s'aplatit, et il se forme au niveau de la calotte un épaississement issu peut-être de l'appareil de cellules radiaires et qui est l'origine de tout le feuillet interne épithélial du futur polypide.

Les deux organes *pm* qui jusqu'ici étaient tout entiers situés à l'intérieur de la cavité du tore commencent à s'accroître vers sa paroi supérieure, et viennent se rejoindre au-dessus de l'organe piriforme (fig. 12, 12 A), de manière à former en ce point un épaississement qui est l'origine du feuillet externe musculaire du rudiment de polypide.

5e Stade : ovale rectangle (fig. 13, 13 A). — Le stade arrondi s'allonge dans le sens de la largeur et prononce ses angles de manière à passer à la forme allongée rectangulaire de la figure 13 A. En même temps toute la calotte, portant l'épaississement précédemment signalé, s'invagine à l'intérieur de l'embryon, tandis que l'épaississement impair qui forme le second rudiment de polypide gagne en volume.

On voit de plus que le tore commence à présenter les premiers signes de dégénérescence; sa partie interne (composée du boyau tubulaire et du feuillet supérieur de la plaque) et l'organe piriforme tombent dès maintenant en dégénérescence. La partie externe formée par la couronne est divisée en deux par l'accroissement de l'échancrure antérieure se portant vers l'ouverture d'invagination du polypide; elle prend la forme d'un fer à cheval, et son protoplasme se charge d'éléments plus fortement granuleux.

Tel est l'état qui précède d'une manière directe l'apparition des caractères de la jeune loge; bientôt, en effet, les parties internes se réduisent à un fer à cheval en dégénérescence déjà

déclarée, mais montrant encore les traces des cellules de la couronne, et contenant entre ses deux branches les deux rudiments formateurs du polypide, qui, s'accroissant, l'un vers le haut, l'autre vers le bas, sont venus se mettre en contact immédiat (fig. 14 et 14 A).

3e Période des jeunes loges.

6e Stade : stade carré (fig. 14, 14 A). — Lorsque l'embryon est arrivé à ce point, les cellules de la peau commencent à s'écarter et sécrètent au-dessus l'enveloppe cuticulaire; toute la peau se renfle et s'écarte fortement des parties internes; ses quatre angles se prononcent; l'échancrure rejoignant l'ouverture d'invagination divise sa partie antérieure en deux lobes, et l'on obtient une véritable jeune loge de forme carrée qui passera bientôt par l'allongement de sa partie postérieure à un état (fig. 15) très voisin de sa forme définitive.

7e Stade : polypide a pédoncule primitif (fig. 15 et 15 A). — La masse *pm* s'est accrue de manière à envelopper tout à fait la vésicule *pe*. Le rudiment de polypide s'étend maintenant de l'ouverture d'invagination à la base du fer à cheval. Ce dernier est devenu complètement globuleux ; mais les globules adhèrent encore entre eux; enfin l'échancrure médiane commence à disparaître et la partie antérieure à s'arrondir.

8e Stade : stade de dégénérescence complète (fig. 16, 16 A). — Le rudiment allongé du stade précédent a perdu toute adhérence avec le fer à cheval et s'est concentré en une masse arrondie, directement suspendue à la paroi, au niveau de l'ouverture d'invagination complètement fermée. Les globules du fer à cheval se sont disséminés; enfin la séparation des faces supérieure et inférieure de la loge est devenue mieux marquée.

CONCLUSIONS.

Avant tout, remarquons comme conclusion générale qu'il nous faut renoncer d'une manière définitive au cycle de développement rétrograde, découvert par Grant et accepté depuis

par tous ses successeurs. A sa place, on admettra un développement direct et continu sans aucune lacune de l'œuf jusqu'à l'adulte, et dans lequel on voit les organes de la larve passer graduellement aux organes définitifs. La régularité est simplement troublée par la perte d'organes appartenant à la larve, et qui n'entrent pas dans la structure de l'adulte; mais ces perturbations n'obscurcissent en rien la suite régulière de l'embryogénie.

Arrivons maintenant aux conclusions partielles sur le développement et la métamorphose.

1. — Des caractères méroblastiques du développement.

Une remarque est nécessaire pour bien se rendre compte du genre de développement embryonnaire de la larve.

Tout le monde connaît la vieille division, trop négligée aujourd'hui, en deux grands modes de développement : le *mode holoblastique*, à feuillets bien distincts, dont chacun joue son rôle dans le développement; et le *mode méroblastique*, qui est le résultat d'une condensation de l'embryogénie, et dans lequel on trouve à la place des feuillets une masse centrale de vitellus nutritif inactive et revêtue d'une membrane blastodermique qui donnera naissance à l'embryon tout entier.

La première période de formation des feuillets est, chez les Escharines, franchement holoblastique; mais le stade essentiel de l'embryogénie, celui qui met fin à cette première période et sert de point de départ à tout ce qui va suivre, me paraît appartenir au mode méroblastique; du moins il se compose, comme dans ce dernier cas, d'une masse centrale à cellules peu distinctes (vitellus nutritif), et d'une couche externe formée par l'exoderme (couche blastodermique); la première jouant un rôle à peu près nul, la seconde destinée à donner naissance à tous ou presque tous les organes de la larve.

On doit donc considérer le développement comme appartenant, dans ses grands traits, au mode méroblastique, bien que les premiers stades n'y puissent être rangés.

ARTICLE N° 7.

II. — De l'absence d'intestin chez les larves d'Ectoproctes.

Il ne faut plus songer, étant donné le rôle qu'on voit jouer au sac pendant la fixation, à comparer cet organe à une poche stomacale. Les globules qui remplissent la cavité générale et dérivent directement de la masse vitelline, sont les seules parties qui représentent l'intestin.

Chez les Cyclostomes, il en est de même; enfin, chez les Lophopodes, les derniers restes de l'intestin tombé en dégénérescence ont eux-mêmes disparu sans laisser aucune trace.

Les trois grandes divisions du groupe des Ectoproctes présentent donc, en même temps qu'une condensation de l'embryogénie (développement méroblastique), une absence complète de tube digestif. Ce caractère, ainsi que l'existence d'un manteau, constituent les deux traits caractéristiques qui différencient ces larves de celles des Entoproctes.

III. — Du manteau chez les larves de Bryozoaires.

Les différents phénomènes de l'embryogénie exposés tout au long dans ce qui précède, ont prouvé que la peau qui tapisse ce que j'ai appelé la cavité palléale devait réellement être considérée comme représentant un véritable manteau. Cet organe n'est donc pas uniquement restreint au groupe des Cyclostomes, où je l'ai signalé en 1877 (1), mais existe aussi chez les Chilostomes.

Les mêmes faits, rapprochés de ceux que Nitsche a fait connaître chez l'Alcyonelle (2), nous permettent aussi de reconnaître d'une manière certaine et définitive les homologies des larves de Lophopodes. La peau de la larve est sa face orale; sa saillie antérieure, qui porte les polypides, représente au contraire la face aborale. Le vestibule correspond à la cavité palléale, et le repli annulaire qui est venu le former n'est autre chose que le manteau.

(1) Voyez *Recherches sur l'embryogénie des Bryozoaires.*
(2) *Zeitschrift für wiss. Zoologie*, XXV, 1876.

L'existence du manteau est donc un fait commun aux trois grandes divisions du groupe des *Ectoproctes*.

Au contraire, les Entoproctes n'en présentent aucune trace ; je crois qu'on doit le regarder comme un caractère secondaire produit dans le groupe des Ectoproctes par l'allongement de la couronne vers le pôle aboral.

IV. — Du trait fondamental de la métamorphose.

Le trait le plus saillant du développement consiste, suivant moi, en ce que la fixation, au lieu de se faire comme on le supposait, suivant toutes vraisemblances, par l'extrémité aborale de la larve, se fait au contraire par le pôle oral. Il y a donc renversement complet de l'organisme, quelque chose de comparable à ce qui se ferait, si une larve de Brachiopodes se fixait par la tête (1).

A ce premier fait se joint, comme caractère secondaire, le retournement complet du manteau. Par suite du sens spécial de la fixation, le retournement se fait ici de haut en bas, tendant à s'incurver *vers le point de fixation*, à l'inverse de ce qui a lieu chez les Brachiopodes, et de ce qui se produit dans le plus grand nombre des cas.

V. — Destinée des principaux organes de la larve.

Voici ce que deviennent les trois parties essentielles dont se compose le type ancestral de la larve :

1° La face aborale forme la peau de la loge, sinon entière, du moins en très grande partie ; elle donne aussi naissance par invagination au feuillet épithélial du polypide.

2° La couronne ciliaire se détruit en entier.

3° La face orale se détruit en très grande partie ; elle fournit cependant une portion à la peau, ainsi qu'un rudiment d'une très grande importance, destiné à former le feuillet interne musculaire du rudiment de polypide.

(1) Voyez mes schémas sur le plan général d'organisation des larves de Bryozoaires.

EXPLICATION DES FIGURES.

Désignation générale des parties.

an, anus.
b, Organe pyriforme.
bd, bandes épaissies du jeune polypide.
bl, blastopore.
c, couronne.
e, échancrure antérieure de la jeune loge.
end, endoderme proprement dit.
ech, échancrure du rectum (jeune polypide).
ex, endocyste de la jeune loge.
f, fente ciliée.
f', épaississement de la peau autour de la fente ciliée.
g, organe glandulaire.
gn, coude de la couronne.
gt, gaîne tentaculaire définitive.
i, ouverture d'invagination du rudiment épithélial du polypide.
ls, limite de séparation entre les deux faces de la jeune loge.
mes, mésoderme.
n, masse vitelline.
oc, partie centrale de la face orale.
op, partie périphérique (*id.*).
pe, rudiment du feuillet interne du polypide.
pm, rudiment du feuillet externe du polypide.
pol, polypide.
pp, grand axe de la blastula.
r, cellules radiaires du plumet.
rs, repli du sac.
s, sac interne.
si, cavité palléale.
v, rosette radiaire et dépression centrale de la calotte.

Explication spéciale des figures.

(Pl. 13, 14, 15, 16.)

Presque toutes les figures sont grossies, pour les vues de face, de 180, et pour les vues de profil, de 220.

1. Blastula de profil montrant la division en trois parties distinctes déjà opérée par la couronne *c*.

1 A. La même, vue par la face aborale, montrant la disposition des deux rangées extrêmes se rencontrant aux pôles pour former la couronne.

2. Gastrula de profil montrant la segmentation des 32 cellules du stade précédent en 60 cellules.

2 A. La même, vue par le pôle oral pour montrer la disposition en croix des cellules latérales et polaires.

2 B. La même, vue par le pôle aboral.

3. Embryon arrondi (de profil) montrant la division des cellules de l'endoderme en une masse irrégulière encore adhérente à l'exoderme.

4. Stade plus avancé (de profil), montrant la division de la masse en endoderme proprement dite *end.* et bandes germinatives *mes* tous deux libres dans la cavité générale.

4 A. Le même, vu par devant.

4 B. Le même, vu de face.

5. Embryon cylindrique jeune. — Les bandes germinatives commencent à se confondre avec l'endoderme pour former une masse unique libre dans la cavité générale, la masse vitelline. Apparition de la rosette radiaire de la calotte et de l'épaississement du sac interne.

5 A. Même stade de face.

6. Embryon cylindrique âgé. — Formation du sillon palléal *si*, du sac *s*, et de l'organe glandulaire *g*.

6 A. Même stade vu de devant.

6 B. Même stade vu par le pôle oral.

7. Embryon oblique (de profil), division de la face orale en deux parties, formation de la l'organe pyriforme.

7 A. Même stade vu par le pôle oral.

8. Larve libre. — La masse vitelline *n* des stades précédents s'est résolue en globules qui ne sont pas indiqués dans la figure.

8 A. Larve libre vue par le pôle oral. — *os*, ouverture du sac interne à l'extérieur; *l*, limite externe de la portion médiane (composée uniquement de cellules radiaires) de la face orale. Cette portion correspond peut-être au point où le sac interne vient s'insérer à l'exoderme. — *pl*, point d'insertion du plumet.

9. Premier stade de la métamorphose. — Le sac est en voie de dévagination ; la portion périphérique de la face orale est rentrée dans la couronne ; celle-ci commence à s'étaler vers le haut, entraînant avec elle toute la peau du revêtement de la cavité palléale. — *op*, cavité de la face orale (partie périphérique) invaginée.

10. La couronne s'est retournée d'une manière complète et toute la face aborale est revenue faire saillie à l'extérieur : elle forme maintenant le revêtement entier de l'embryon, qui a pris dans son ensemble la forme d'un parapluie.

10 A. Même stade vu par le pôle oral.

11. Le parapluie du stade précédent s'est resserré autour de la plaque quadrangulaire et l'embryon a pris la forme d'un sac fermé. La couronne est devenue un organe interne et la portion centrale de la face orale s'est affaissée en un boyau tubulaire.

11 A. Même stade vu par le pôle aboral, de manière à montrer la forme en losange que possède l'embryon à cette époque. Les angles *rs* correspondent au repli *rs* (fig. 8) du sac interne. L'embryon a été renversé dans cette figure et dans celles qui suivent, pour permettre la comparaison avec la forme adulte. — Gross. 210.

12. Stade pentagonal arrondi. — La plaque quadrangulaire se dédouble en feuillet

inférieur, qui se joint à la face aborale pour former la peau, et feuillet supérieur, qui reste adhérent à la couronne pour former un anneau creux, un tore. Formation du polypide issu de la rosette de cellules radiaires? et réunion des deux lobes *pm* en un épaississement impair. — Gross. 210.

12 A. Même stade vu par le pôle aboral. — Gross. 210.

13. Stade ovale, rectangle. — Dégénérescence de la partie interne du tore et de la masse oblongue. Apparition des granules sur la couronne (les rosettes figurées sont schématiques). Invagination de la calotte et accroissement de l'épaississement *pm*. — Gross. 200.

13 A. Même stade vu par le pôle aboral.

14. Stade carré. — La peau s'écarte des organes internes; elle commence à sécréter l'enveloppe chitineuse et à prendre les caractères de la loge. Les deux rudiments du polypide se sont mis en contact. La couronne divisée en un fer à cheval par l'échancrure antérieure qui s'est accrue, est en dégénérescence déclarée, mais présente encore les traces des cellules. — Gross. 180.

14 A. Même stade vu de face (pôle aboral).

15. Jeune loge. — La couronne est composée uniquement de globules encore adhérents les uns aux autres. Le rudiment du feuillet externe s'est accru tout autour du rudiment *pe*. Tous deux sont confondus en une partie unique, qui s'étend de l'ouverture d'invagination au fond du fer à cheval. Le rudiment de polypide déjà constitué possède un pédoncule : le pédoncule primitif. — Gross. 180.

15 A. Même stade vu de face (pôle aboral). — Gross. 155.

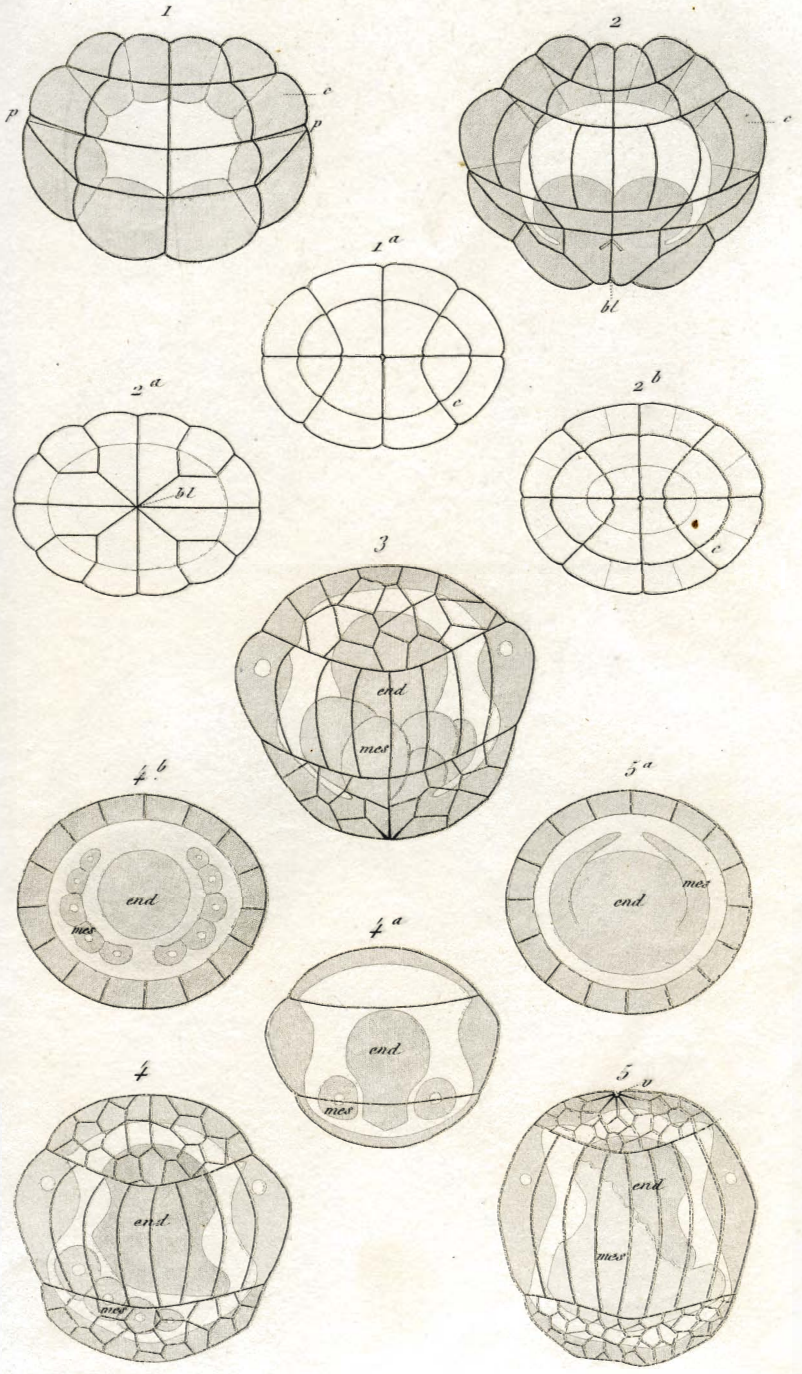
16. Stade de dégénérescence. — Les globules de la couronne sont disséminés et le rudiment de polypide concentré en une masse *sans pédoncule*, directement suspendue à la peau et complètement détachée du fer à cheval. L'ouverture d'invagination est fermée; l'échancrure disparaît; l'extrémité antérieure commence à s'arrondir et à présenter des rudiments d'épines. — Gross. 180.

16 A. Même stade vu de face. — Gross. 155.

17. Le rudiment de polypide s'est de nouveau allongé de manière à présenter un pédoncule nouveau : le pédoncule définitif ou gaîne tentaculaire. De plus il commence à se différencier; la masse de globules se réduit. — *sp*, épine impaire. — Gross. 180.

17 A. Même stade vu de face. — Gross. 155.

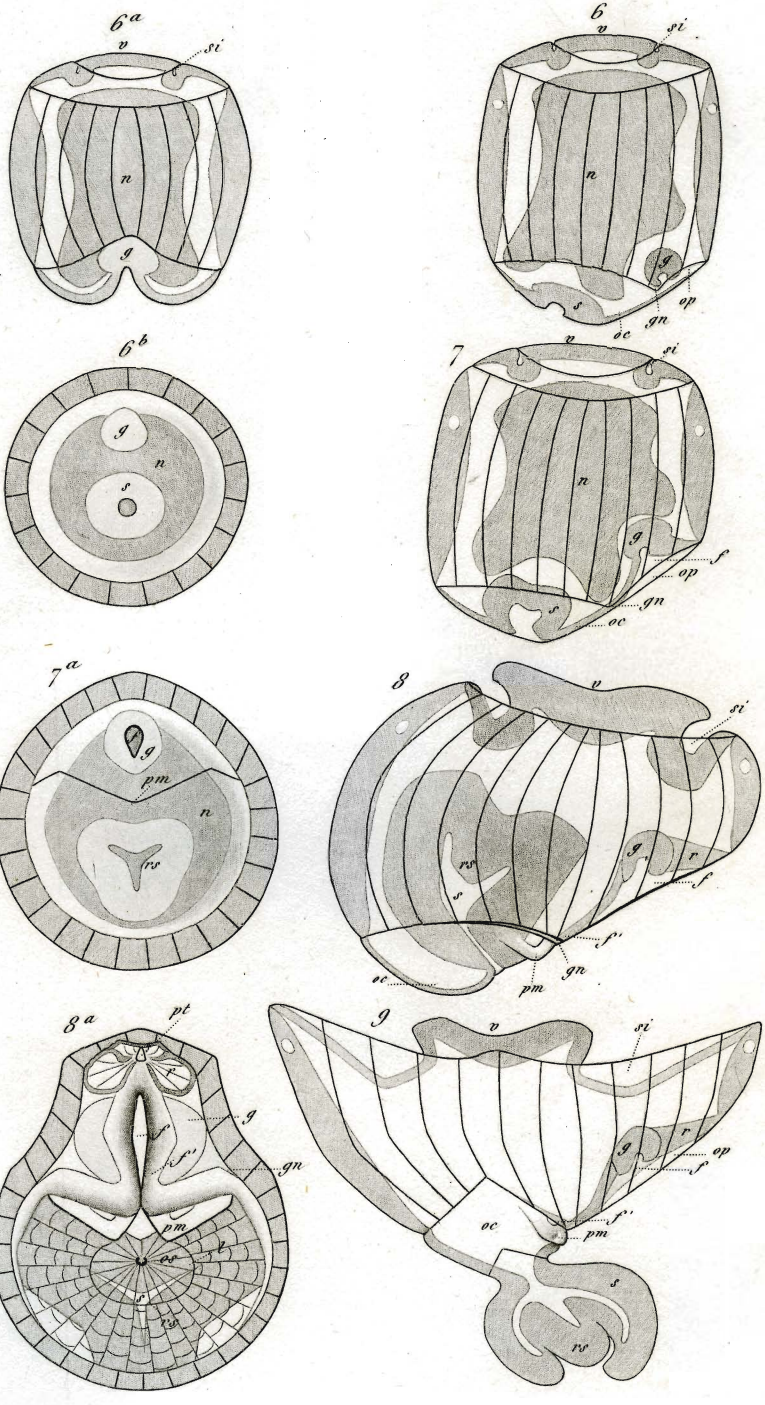
17 B. Cellules étoilées vues à ce stade.



J. Barrois ad. nat. del.

Métamorphoses des Bryozoaires.

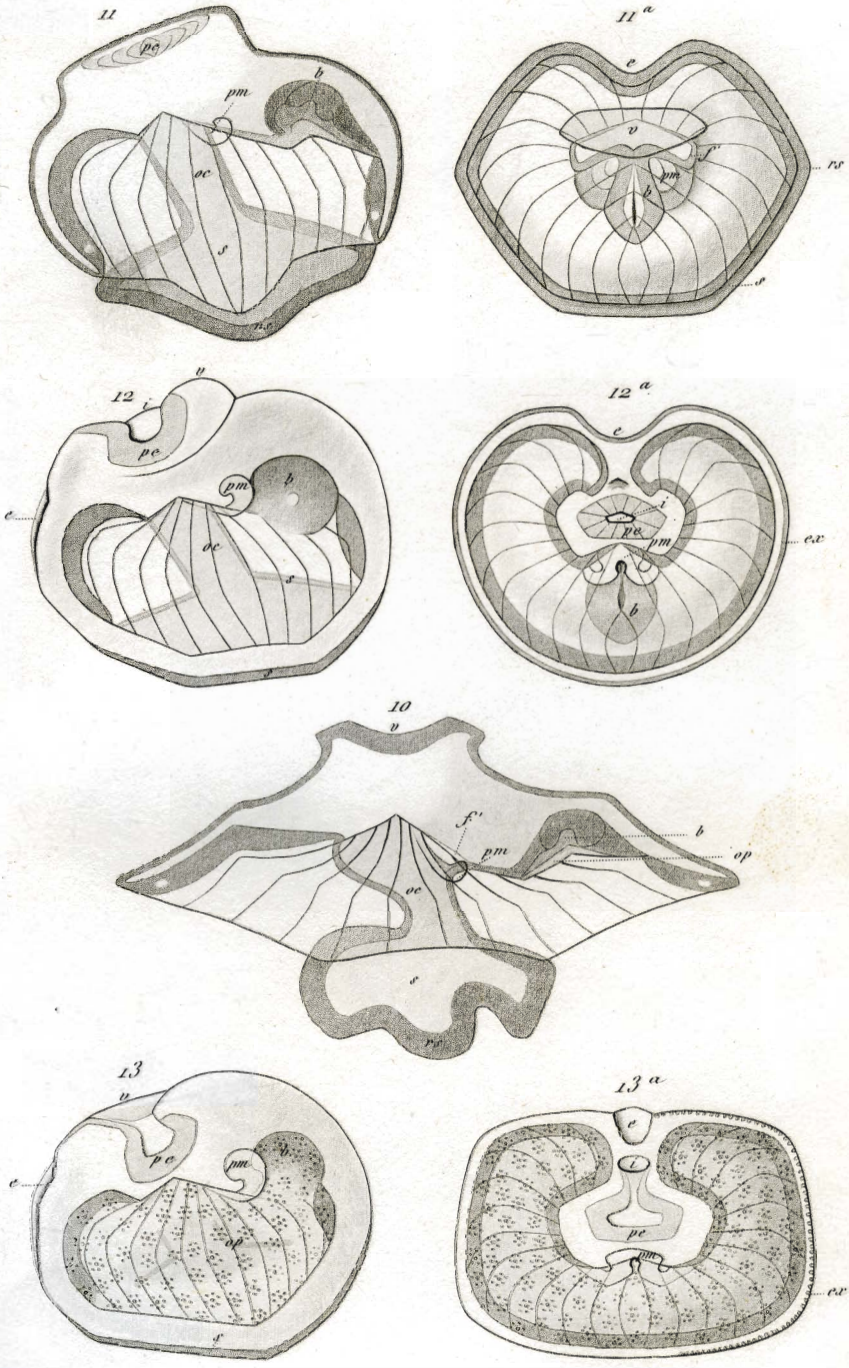
Imp. A. Salmon, r. Vieille Estrapade, 15. Paris



J. Barrois ad. nat. del.

Métamorphoses des Bryozoaires.

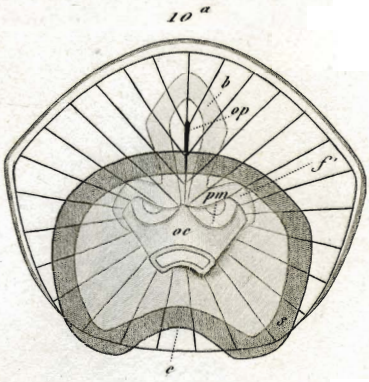
Imp. A. Salmon, r. Vieille Estrapade, 15, Paris.

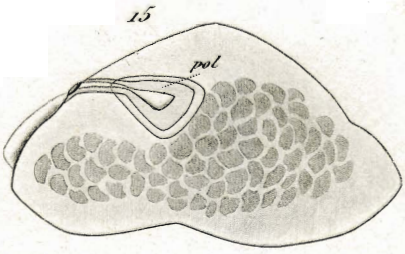


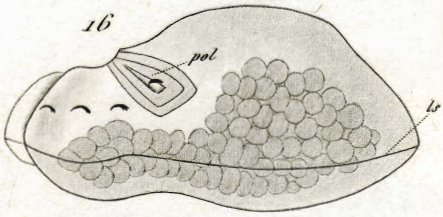
J. Ravais ad. nat. del.

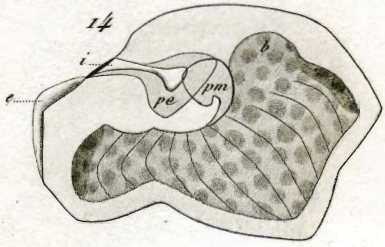
Métamorphoses des Bryozoaires.

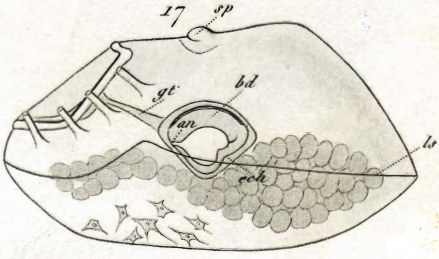
Imp. A. Salmon, r. Vieille Estrapade, 15, Paris.

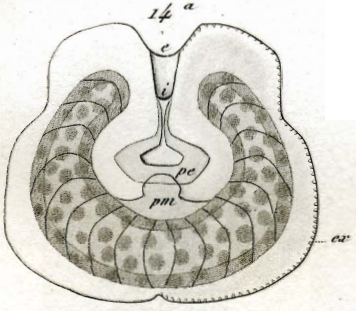


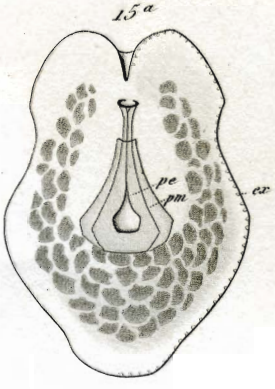


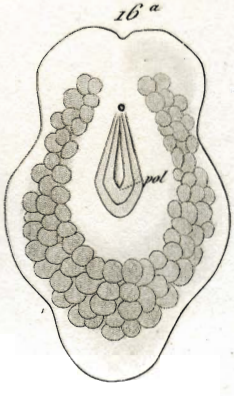


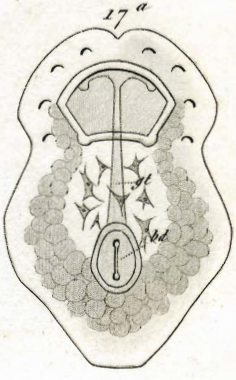












J. Barrois ad. nat. del.

Métamorphoses des Bryozoaires.

Imp. A. Salmon, r. Vieille Estrapade, 15, Paris