Biologiczna Stacja Badawcza w Roscoff [Bretania]

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
5e Série, Tome X, p. 1 à 95, pl. I à III.
25 Avril 1912.

RECHERCHES SUR LE DÉVELOPPEMENT DES LUCERNAIRES

PAR

WLODZIMIERZ WIETRZYKOWSKI

Licencié ès sciences.

TABLE DES MATIÈRES

Préface 2
Historique 2
Quelques mots sur l'organisation interne de l'animal adulte 5
Technique 9
Caractères sexuels secondaires chez les Lucernaires 12
Ponte 13
Segmentation 14
Formation de l'endoderme. Planulas 21
Bourgeonnement 29
Evolution externe du polype à tentacules définitifs 33
Evolution interne de larve et du polype à tentacules définitifs 42
a) *Evolution interne de la larve jusqu'au stade à 4 tentacules* 43
b) *Organogenèse depuis le stade à 4 tentacules* 52
c) *Evolution histologique des épithéliums ecto- et endodermiques* 67
Conclusions et comparaisons entre le développement des Lucernaires et des Acraspèdes supérieures. 77
Résumé 87
Appendice : Quelques observations sur la biologie des jeunes Lucernaires 88
Ouvrages cités 91
Listes des abréviations employées pour les figures. — Explication des planches 93

PRÉFACE

Le présent travail a été fait au Laboratoire de Zoologie de la Sorbonne et à la Station Biologique de Roscoff. J'adresse mes très vifs et respectueux remerciements à M. le professeur Yves Delage pour la généreuse hospitalité dont j'ai largement profité dans ses laboratoires : les grandes facilités de travail qu'ils offrent aux biologistes m'ont permis de poursuivre avec fruit le cours de mes recherches. Je tiens à exprimer à M. le professeur E. Hérouard toute ma sincère gratitude : il a bien voulu, dès le début, m'orienter vers le développement des Lucernaires et mes recherches m'ont été facilitées par sa profonde expérience de l'évolution des Cœlentérés.

Je me fais également devoir d'exprimer ma reconnaissance à M. le professeur Pruvot et à M. le docteur Racovitza, pour avoir bien voulu recevoir mon mémoire dans leur réputé périodique.

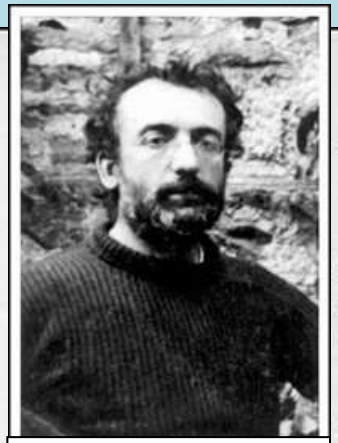
Mon excellent ami E. Le Danois m'a grandement obligé en voulant bien se charger de la tâche si ingrate de revoir à plusieurs reprises la rédaction du manuscrit de ce mémoire.

Je remercie vivement MM. Vlès et de Beauchamps, préparateurs à la Station Biologique de Roscoff ainsi que mon ami L. Garreta pour leur aide amicale maintes fois répétée.

Le personnel des Laboratoires de Roscoff et de la Sorbonne a également droit à ma reconnaissance et c'est avec un grand plaisir que je lui adresse tous mes remerciements.

Historique.

Le genre *Lucernaria* a été établi en 1777 par O. F. Müller qui, le premier, en a donné une description détaillée. Depuis, les Lucernaires n'ont pas cessé d'attirer l'attention des naturalistes. Elles ont été l'objet d'un grand nombre de travaux qui complétèrent peu à peu nos connaissances sur ces animaux et



Prof. Yves Delago (1854-1920) kierował Stacją Biologiczną w Roscoff w czasie prowadzenia badań przez Włodzimierza Wietrzykowskiego *fot. z 1909 r.*

Prof. Edgard Hérouard (1858-1932) Promotor Włodzimierza, który nakierował zainteresowania studenta w kierunku badania Lucernariów

surtout tentèrent d'éclaircir leurs affinités avec les groupes voisins.

Lamouroux (1815) crée l'espèce *Lucernaria campanulata* et en donne une description accompagnée de nombreuses remarques sur sa biologie. D'après lui la place de ces animaux est parmi les Actinies.

Lamarck (1816) dans son *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres* insiste sur leurs affinités avec les méduses.

Cuvier (1817) les range dans ses *Polypes charnus* à côté des Actinies et des Zoanthes.

Johnston (1838) décrit minutieusement l'organisation d'*Haliclystus octoradiatus*.

Sars (1846) complète les descriptions de Johnston et décrit trois espèces : *Lucernaria auricula* (= *Haliclystus octoradiatus*), *Lucernaria quadricornis* et *L. cyathiformis*.

Huxley (1856) reprend l'idée de Lamarck et place les Lucernaires parmi les *Méduses Acraspèdes*. A cette opinion se rangent presque tous les auteurs qui ont travaillé la question et parmi lesquels nous pouvons citer :

Keferstein (1862) qui soigneusement étudia les espèces : *Haliclystus octoradiatus* et *Lucernaria campanulata*. Par suite de la simplicité de leur structure par rapport aux méduses supérieures, il arrive à les comparer à un bourgeon médusaire arrêté dans son développement.

Clark, auquel nous devons une excellente monographie de l'*Haliclystus auricula* (1878), a, le premier, essayé de classer les espèces connues (1863), et a établi neuf genres groupés en deux familles : *Cleistocarpidae* et *Eleutherocarpidae*, caractérisées chacune par la structure de la cavité gastrovasculaire. Cette division a été admise par presque tous les auteurs :

Korotneff (1876) qui le premier décrit en détail l'histologie des Lucernaires ; Haeckel (1880) dans son *Système des Méduses*.

Cependant Taschenberg (1877), qui, en plusieurs points, a corrigé les descriptions anatomiques des auteurs précédents et a passé en revision toutes les espèces connues de Lucernaires,

confondit les « *poches génitales* » de la cavité gastrovasculaire des *Cleistocarpidés* avec les *saccules sousombrellaires* et refusa d'admettre la division en famille, de CLARK.

Avec ces travaux, nos connaissances sur l'anatomie et les affinités des Lucernaires étaient déjà presque parfaitement établies. Quelques autres études les complétèrent postérieurement en certains points ou donnèrent des descriptions d'espèces nouvelles.

Ainsi ANTIPA (**1891**) décrit des échantillons venant d'une expédition au Spitzberg.

KASSIANOW (**1901**) a découvert et étudié le système nerveux des Lucernaires.

En même temps, les recherches de CLAUS et GOETTE sur le développement des Acraspèdes supérieures ont montré les affinités incontestables des *Scyphopolypes* de ces méduses et des Lucernaires. Cependant le développement de ces dernières restait presque complètement inconnu.

C'est FOL (**1873**), dans son travail sur le développement des *Geryonides*, qui parla le premier d'une larve de Lucernaire. Cependant, comme le montrèrent les recherches de KOWALEMSKY, cette larve ne pouvait appartenir à ces animaux.

KOROTNEFF (**1876**) vit, incomplètement il est vrai, la segmentation de l'œuf d'*Haliclystus octoradiatus* et donna une figure de la larve ; mais celle-ci non plus ne pouvait appartenir à des Lucernaires.

A KOWALEWSKY nous devons les premières observations justes sur le développement de ces animaux. Les résultats obtenus par lui se résument aux faits suivants : l'œuf, entouré d'une coque et muni d'un micropyle, après une segmentation totale et égale aboutit à la formation d'une morula dont les cellules allongées se réunissent centralement sans laisser place à aucune cavité interne. L'endoderme se forme probablement par délimination unipolaire. Finalement, on obtient une planula dépourvue de cils vibratiles et dont les cellules endodermiques sont disposées en pile. Les planulas se fixent, s'entourent

d'une enveloppe gélatineuse et restent dans cet état plusieurs semaines pour dépérir lentement par la suite. KOWALEWSKY n'a pas réussi à pousser plus loin ce développement et ses recherches des stades larvaires dans la mer sont restés sans résultats.

Le travail fut repris sur l'*Haliclystus octoradiatus* par BERGH (**1888**). Il confirma et ajouta quelques figures, aux observations de KOWALEWSKY, mais sans les pousser plus loin. En outre, il signala une forme jeune trouvée à l'état libre, assez complètement développée, mais chez laquelle les tentacules étaient distribuées plus ou moins régulièrement le long du bord de l'ombrelle.

Les résultats de ces deux derniers travaux constituaient toutes nos connaissances sur le développement des Lucernaires.

Mes recherches, faites à Roscoff, ont surtout porté sur une espèce qui y est très abondante, l'*Haliclystus octoradiatus* Clark. On trouve aussi, à cet endroit, la *Lucernaria campanulata* Lamour., mais elle y est infiniment plus rare ; d'autre part, nous avons rencontré quelques exemplaires de *Craterotophus Tethys* Clark. (*Lucernaria Leuckarti* Taschen.). Dans ces deux dernières espèces, nous n'avons pu voir que la segmentation et la formation de la planula. Elles sont d'ailleurs identiques à celles d'*Haliclystus*. Enfin, quelques jeunes *Craterotophus* et *Lucernaria* nous ont permis d'établir l'identité du mode de formation des tentacules dans les trois espèces.

Quelques mots sur l'organisation interne de l'animal adulte.

Avant d'aborder le développement des Lucernaires, nous croyons utile d'exposer rapidement la structure de ces animaux à l'âge adulte. De cette façon, nous pourrons établir une unité dans la terminologie, confuse chez les différents auteurs.

Dans ce but, nous prendrons spécialement comme type *Haliclystus octoradiatus*, l'espèce sur laquelle se base notre étude du développement. Nous l'orienterons dans sa position morphologique la bouche en haut et le pédoncule en bas.

Pour aider cette description nous figurerons quatre schémas dont le premier (fig. I) représente une coupe longitudinale de l'animal construite de telle façon que la moitié gauche (par rapport à l'axe de symétrie Z-Z) montre une coupe interradiale, et la moitié droite, une coupe perradiale. Les lignes horizontales A-A, B-B, et C-C indiquent respectivement les niveaux des coupes transversales des figures II, III et IV.

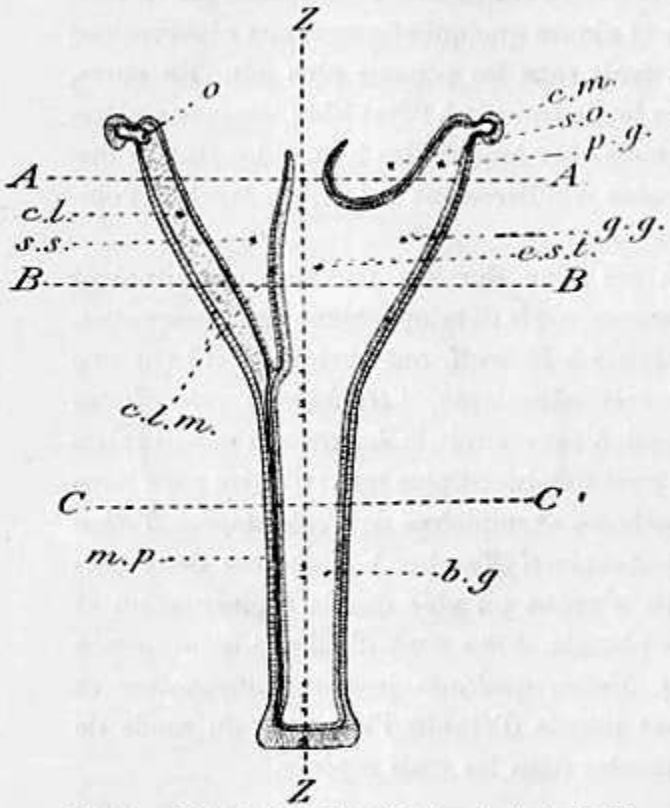


FIG. I. — Coupe longitudinale schématique de l'animal adulte. *Z-Z*, axe de symétrie ; *A-A*, *B-B*, *C-C*, niveaux des coupes transversales représentées sur les figures II, III, IV ; *b. g.*, basigaster ; *c. l*, cloison ; *c. l. m*, columelle ; *c. m.* corps marginal ; *e. s. t.* estomac ; *g. g.*, gouttière gastrique ; *m. p*, muscle pédonculaire ; *o*, orifice septal ; *p. g.* poche gastrique ; *s. o*, cavité sousombrellaire ; *ss*, saccule sousombrellaire.

La forme extérieure de l'animal est comparable à celle d'un calice. Nous y distinguerons deux parties : l'une supérieure, le *calice* proprement dit, l'autre inférieure, le *pédoncule*. Dans le calice qui est, nous le savons, à double paroi, nous nommerons *exombrelle* la paroi externe et *sousombrelle* la paroi interne. Le bord calicinal supérieur se prolonge en huit lobes ou *bras* portant sur leurs extrémités des bouquets de *tentacules* capités. Du fond de la sousombrelle et en son milieu se dresse un court *manubrium* carré, terminé par l'orifice buccal.

L'animal est symétrique par rapport à un axe passant par le centre de la bouche et le pédoncule. Nous distinguerons les plans de symétrie suivants : deux plans *perradiaux*, perpendiculaires entre eux et passant chacun par l'axe de symétrie et deux des arêtes opposées du manubrium ; deux plans *interradiaux*, passant par l'axe et les milieux des faces planes du manubrium ; quatre plans *adradiaux* passant par les bissectrices des angles formés par les quatre plans précédents ; enfin huit plans *subradiaux* passant par les bissectrices des angles formés par les huit plans ci-dessus indiqués.

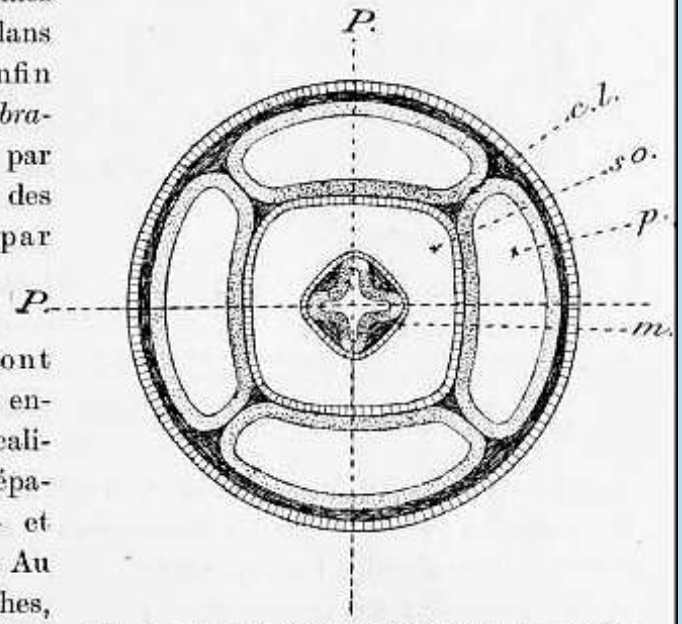


FIG. II. — Coupe transversale schématique passant au niveau de la sousombrelle. *P.* perradius ; *c. l.* cloison ; *m.* manubrium ; *p. g.* poche gastrique ; *s. o.* cavité sousombrellaire.

Les bras sont adradiaux ; les encoches du bord calicinal qui les séparent sont per- et interradiales. Au fond de ces encoches, mais légèrement en dehors et en bas du bord calicinal, c'est-à-dire sur l'exombrelle, on trouve huit masses globuleuses, une par encoche, nommés *corps marginaux* (fig. I, *cm*). La sousombrelle présente dans les interradius, entre le bord calicinal et le manubrium, quatre enfoncements profonds en entonnoir que nous appellerons : *saccules sousombrellaires* (*poches subgénitales* des auteurs) (fig. I, III, *ss*).

Le pédoncule se termine inférieurement par une sole élargie ou *base adhésive*.

Dans la *cavité gastrovasculaire*, nous distinguerons trois par-

ties superposées dans le sens vertical : l'une, le *basigaster*, appartient au pédoncule et les deux autres, au calice.

Le basigaster (fig. 4) forme quatre *plis endodermiques* (*pb*) interradiaux. Chez Haliclystus, ces plis prennent un tel développement qu'ils arrivent à souder leurs bords internes suivant l'axe du basigaster, le divisant ainsi en quatre canaux perradiaux indépendants. Chez les individus jeunes, ce cloisonnement reste limité à la partie inférieure du pédoncule. Le basigaster se jette en haut dans la cavité du calice. Celle-ci présente deux parties : l'une inférieure limitée vers le haut par le fond de la sousombrelle, l'autre supérieure contenant les cavités situées entre les parois ex-et sousombrellaires et les cavités des bras.

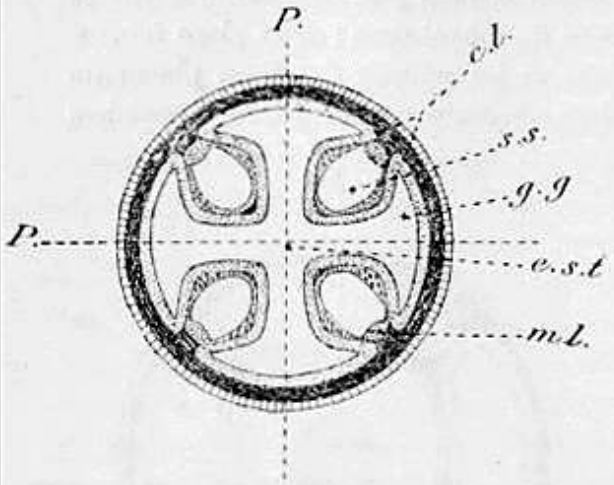


Fig. III. — Coupe transversale schématique passant au niveau des gouttières gastriques. *P*, perradius ; *c. l.* cloison ; *e. s. t.* estomac ; *g. g.* gouttière gastrique ; *m. l.* muscle longitudinal de la tœniole ; *s. s.* saccule sousombrellaire.

La première région comprend une partie périphérique divisée par les *tæniales*, interradiales en quatre *gouttières gastriques* (*g. g.*) situées dans les perradius et une partie centrale cylindrique, l'*estomac* est limitée extérieurement par les faces internes des tænioles. Le bord interne de chacune de celles-ci, appelé *columelle* (*clm*), est renflé et forme une sorte de pilier saillant dans la cavité gastrovasculaire. La

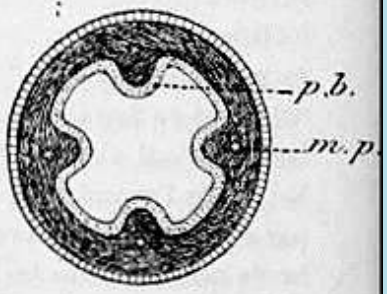


Fig. IV. — Coupe transversale schématique du pédoncule ; *m. g.* muscle pédonculaire ; *p. g.* plis du basigaster.

partie externe de la tœniole rattachant la columelle à la paroi calicinale constitue la *cloison* (*cl.*) proprement dite.

La cavité contenue entre les parois ex-et sousombrellaires est divisée en quatre *poches gastriques* (*pg*) par les cloisons interradiales, faisant directement suite à celles qui séparent les gouttières gastriques de la région inférieure du calice. Chacune des poches se jette en bas dans la gouttière gastrique correspondante et vers le haut communique avec sa voisine par un *orifice septal* (fig. III, *o*) percé dans la cloison ; de plus, elle pénètre dans les deux bras qui la surmontent.

Dans cette description, nous empruntons la nomenclature appliquée par Delage et Hérouard dans leur *Zoologie concrète*. Nous introduisons seulement, en plus, la distinction entre la *poche* et la *gouttière gastriques* et nous appelons *tœniole* l'ensemble de la cloison et de la columelle. Quant aux plis du basigaster, ils sont, à notre avis, des formations indépendantes des tœnioles et nous leur avons donné simplement le nom de *plis du basigaster*. Ces quelques différences trouveront leur explication dans l'embryogénie des Lucernaires.

Technique.

Je tiens à indiquer avec un peu de détail les méthodes dont je me suis servi au cours de mes recherches sur le développement des Lucernaires, car ces méthodes un peu spéciales, en ce qui concerne l'élevage des larves, pourront peut-être être utiles à ceux qui voudront reprendre la question.

La principale difficulté qu'on rencontre, pendant les observations des premiers stades du développement des Lucernaires, réside dans l'extrême petitesse de leurs produits sexuels. En effet, l'ovule ne dépasse pas 30 μ de diamètre, il est par conséquent presque invisible à l'œil nu. En laissant pondre l'animal directement dans l'eau d'un aquarium, les ovules pondus se dispersent immédiatement et l'on risque fortement de ne plus

les retrouver. Pour parer à cet inconvénient, il fallait trouver un dispositif spécial.

Nous avons placé dans l'aquarium quelques lames de microscope, inclinées à 45° environ, par rapport à la verticale, en les appuyant contre les parois ; nous disposions alors les animaux avec les feuilles de zostères sur lesquelles ils sont fixés, à peu de distance et juste au dessus de l'extrémité supérieure des lames. Au moment de la ponte, les œufs en tombant verticalement touchaient la lame et commençaient à glisser lentement à sa surface pour s'arrêter bientôt avant d'avoir atteint son extrémité inférieure. On obtient ainsi sur la lame une traînée d'œufs. En surveillant l'émission des produits sexuels, on a soin, pour assurer la fécondation, de réunir au-dessus de chacune des lames un mâle et une femelle.

Une fois la ponte terminée, on enlève les animaux avec précaution, afin que l'agitation de l'eau ne disperse pas les œufs. Ceux-ci ne sont que très légèrement collés (probablement par le liquide albuminoïde qui les entourait dans le follicule génital) sur la lame et pendant les premiers stades de la segmentation, on ne peut retirer la lame de l'eau sans perdre presque tous les œufs. Au contraire, plus tard, les planulas étant dépourvues des cils vibratiles, rampent sur la place où les œufs ont été déposés et y adhèrent si fortement qu'on peut transporter la lame pour les besoins de l'observation, sans perdre une seule larve. Il en est de même pour les planulas fixées et pour les stades suivants jusqu'à leur transformation en polype à tentacules définitifs. A ces derniers stades, tous les polypes se détachent spontanément et tombent au fond. Nous tâcherons ultérieurement d'expliquer ce phénomène.

Pour les observations très précises, nécessaires surtout pour suivre le bourgeonnement des larves, il est utile de quadriller finement la lame avec un diamant et de numéroter les carrés ; on peut ainsi facilement marquer l'emplacement de chaque larve et suivre les migrations des bourgeons.

De petites cuvettes et des objectifs à immersion à eau

sont nécessaires pour l'observation de la segmentation.

Pour les coupes des premiers stades de l'œuf à la planula, j'avais d'abord essayé de centrifuger et de faire une double inclusion à la photoxyline et la paraffine, mais avec peu de succès. En effet, le centrifugeur, aux différentes opérations, recueillait toutes sortes d'impuretés qui gênaient la confection des coupes fines.

Nous avons ensuite cherché un autre procédé : en laissant pondre les animaux dans de petites cuvettes posées à plat dans une eau calme, les œufs se déposaient au fond en grande quantité et formaient un petit tas à plusieurs couches. Au moment voulu, à l'aide d'un petit siphon, nous enlevions l'eau le plus doucement possible, puis nous laissions couler le liquide fixateur très lentement afin de ne pas disperser les œufs. Quand l'opération réussissait bien, on obtenait un amas de plusieurs centaines d'œufs, suffisamment adhérents entre eux pour que l'on puisse les détacher ensemble sous forme d'une pellicule à l'aide d'un pinceau et d'une aiguille ; on les passait ensuite par les alcools pour finalement les inclure directement dans la paraffine.

La difficulté est plus grande avec les larves fixées qui n'ont pas encore bourgeonné, car leur diamètre est à peine supérieur à celui de l'ovule et on opère sur des individus isolés. A la rigueur, on peut sous une bonne loupe détacher la larve à l'aide d'une baguette de verre très effilée, sans l'endommager et avec une pipette la passer par tous les liquides jusqu'à la paraffine, mais on risque trop souvent de la perdre au cours de ces nombreuses opérations ; et même si l'on réussit à inclure la larve dans la paraffine, l'orientation des coupes est presque toujours impossible. Pour pouvoir orienter plus facilement les larves presque sphériques et par conséquent sans points de repère externes, j'ai employé un procédé qui, s'il ne réussissait pas toujours, m'a paru tout au moins supérieur aux autres. Nous faisions toutes les manipulations jusqu'à l'alcool absolu sur des larves non détachées de la lame ; nous laissions alors couler sur celle-ci un peu de photoxyline qui s'étalait en couche assez

mince, mais suffisante pour couvrir la larve largement. Dans une boîte en verre hermétiquement fermée, nous laissions la photoxyline s'évaporer très lentement ; lorsque celle-ci avait acquis la consistance voulue, nous plongions la lame dans le chloroforme. Nous obtenions ainsi une mince pellicule de photoxyline, enclosant les larves orientées toutes de la même façon, avec leurs axes verticaux perpendiculaires à la surface de la lame. A l'aide d'un scalpel tranchant, nous découpions tout autour de la larve la pellicule de photoxyline et détachions avec une aiguille le morceau découpé, qui pouvait être facilement inclus dans la paraffine.

Le grand inconvénient de ce procédé est que rarement on arrive à détacher la pellicule sans endommager la base de la larve fortement adhérente.

Pour l'élevage des larves la chose la plus importante est de leur fournir une nourriture convenable. Celle-ci consiste en Nauplius de Copepodes, en Rotifères et en petits Nematodes.

Comme fixateur des premiers stades du développement nous avons employé le liquide de Flemming et le sublimé-acétique. Pour les stades ultérieurs les meilleurs résultats ont été obtenus avec le sublimé-acétique additionné de formol dans les proportions suivantes :

Sb. saturé.	75	parties
Ac. acétique.	3	—
Formol	15	—

Les coupes d'épaisseur de 3 à 5 μ ont été faites avec un microtome Leitz, système Minot, et colorées à l'Hématoxyline au fer et au Glychymalun avec seconde coloration à l'Eosine ou à l'Orange G. ; ou encore par la Safranine combinée à l'Orange et Lichtgrün.

Toutes les figures, sauf quelques rares exceptions, ont été faites à l'aide de l'appareil à dessiner d'Abbé.

Caractères sexuels secondaires chez les Lucernaires.

Les Lucernaires sont à sexes séparés et aucun caractère extérieur bien précis ne permet de les distinguer. Korotneff (1876)

qui étudia à Roscoff les *Haliclystus octoradiatus* crut trouver dans la coloration de ces animaux un caractère sexuel secondaire. Celle-ci est très variable et ne semble dépendre d'aucun facteur extérieur déterminé, mais on remarque cependant en général deux nuances principales : l'une rouge, l'autre verte, avec toutes les différences possibles d'intensité et tous les passages entre elles.

Korotneff pensait que la couleur rouge caractérisait, à quelques exceptions près, les femelles et la couleur verte, les mâles.

D'après mes observations, ce caractère n'a aucune valeur réelle pour la distinction des sexes. J'ai eu plusieurs fois l'occasion de m'assurer que les mâles et les femelles sont aussi souvent rouges que verts et que la coloration des Haliclystus n'a donc aucune relation avec le sexe.

Une plus grande opacité des glandes sexuelles chez la femelle pourrait être une meilleure indication ; cependant l'abondance du pigment qui se trouve au voisinage des glandes est cause de fréquentes erreurs et seul l'examen des glandes à un grossissement suffisant peut nous renseigner à coup sûr sur la nature du sexe.

Ponte.

Au moment de la ponte, les ovules et les spermatozoïdes mûrs tombent dans la cavité gastrique et de là sont rejetés au dehors par la bouche. Comme les capsules génitales ne mûrissent pas toutes en même temps mais successivement, un animal en captivité peut pondre plusieurs jours de suite. On trouve des animaux mûrs en toute saison, avec un minimum au printemps et un maximum en été.

Un fait curieux pour la biologie des *Haliclystus octoradiatus* est l'heure fixe de la ponte. Au mois de juillet et d'août, elle a lieu invariablement entre 8 heures et 8 h. ½ du soir : à ce moment, tous les animaux mûrs, aussi bien les mâles que les

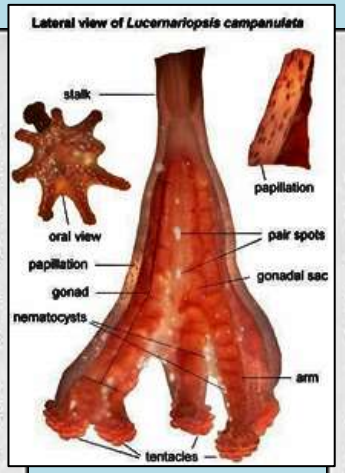
femelles, comme à un signal donné, émettent leurs produits génitaux. La durée de la ponte, en général, ne dépasse pas 20 minutes et les animaux ne recommencent à pondre que 24 heures après. Il en est ainsi pour les *Haliclystus* fraîchement apportés de la grève ; pour quelques *Craterolophus*, que j'ai trouvés à Roscoff, l'heure de la ponte est la même, au contraire les *Lucernaria campanulata* pondent entre minuit et 1 heure du matin.

Les *Haliclystus* pondent peu ou même pas du tout le jour même de la récolte, mais le deuxième jour la ponte est particulièrement abondante. Les jours suivants, le nombre des animaux pondant et la quantité de produits génitaux émis diminue en général graduellement ; en même temps, la ponte devient de plus en plus précoce, arrivant à se produire à 6 heures du soir ou même plus tôt. Evidemment, il y a là une altération du fonctionnement de l'organisme due à un séjour trop prolongé dans des conditions anormales.

Vers l'automne, les *Haliclystus* pondent progressivement de meilleure heure. Au mois de décembre, trois fois nous avons observé la ponte : elle se produisait vers 4 heures du soir. Ce changement est très probablement en relation avec l'abaissement de la température.

Segmentation.

Globules polaires. — Nous n'avons pas suivi de très près la maturation des produits sexuels : la petitesse de ces éléments les rend peu appropriés à une étude de ce genre. Les globules polaires des œufs des Lucernaires ont été déjà observés par Kowalewski (1884) et Bergh (1888). Ils ne sont que très rarement visibles pendant la segmentation de l'œuf ; leur formation a lieu, d'après les remarques que nous avons pu faire, dans le corps de la femelle. Chaque fois que nous avons pu constater la présence de globules polaires dans l'œuf pondu, ils étaient presque toujours situés au voisinage du micropyle ; il est probable qu'il en est toujours ainsi.



Ovule. — L'ovule est extrêmement petit : son diamètre ne dépasse pas 30 μ. Il est entouré d'une coque si mince et si étroitement appliquée à sa surface qu'elle est difficilement visible. Le micropyle que nous avons mentionné plus haut se présente comme un enfoncement assez profond en forme d'entonnoir.

Sur les coupes, nous retrouvons dans l'ovule la différentiation du protoplasma en deux parties, si fréquente chez les œufs des Craspédates et des Acraspèdes : une zone corticale plus ou moins homogène et une masse centrale granuleuse contenant de nombreux globules vitellins. Cette différentiation est d'ailleurs très faible chez les Lucernaires, les ovules ne renfermant que fort peu de vitellus.

Excentriquement, au voisinage du micropyle, on retrouve le pronucléus femelle. Il est de forme ovoïde, son grand axe étant dirigé suivant un rayon de l'œuf et une de ses extrémités étant en contact avec le fond du micropyle. Dans le noyau, on trouve constamment un granule fortement basophile et une sorte de vacuole à contenu hyalin.

La fécondation est externe. Nous n'avons pas suivi directement la pénétration du spermatozoïde dans l'ovule, mais il est à supposer que c'est par le micropyle qu'elle a lieu, l'œuf étant, sauf en ce point, entouré d'une membrane résistante.

Stade 2. — Le premier plan de division se forme environ deux heures après la ponte, il passe par le micropyle et divise l'œuf en deux blastomères exactement égaux (pl. I, fig. 1).

Le micropyle disparaît peu de temps après la fécondation et bien avant l'apparition de la première division. Cette particularité ainsi que l'absence totale de différentiation polaire chez l'œuf, rend assez difficile la détermination du premier plan de clivage. On ne peut le faire que par observation directe, en ayant soin de noter la position du micropyle avant sa disparition. Très rarement pendant la division nous avons pu observer les globules polaires. Ceux-ci, situés, comme nous l'avons dit plus haut, au voisinage du micropyle, nous fournis-

saient un repère pour l'examen de la disposition des plans de segmentation et nous avons constaté que les renseignements ainsi obtenus confirmaient ceux acquis par observation directe.

Stade 4. — Le deuxième plan de clivage passe aussi par le pôle micropylaire perpendiculairement au premier. Il se forme environ trois heures après la ponte.

Ces stades colorés « in toto » présentent certaines particularités intéressantes.

Dans le cas typique et de beaucoup le plus fréquent, les deux fuseaux de division qui préparent le passage au stade 4 sont tous deux contenus dans le même plan équatorial de l'œuf (pl. I, fig. 1), perpendiculaire à l'axe passant par le micropyle et le pôle opposé. La cloison qui en résulte est par conséquent perpendiculaire à la précédente. Les quatre blastomères ainsi formés sont rigoureusement égaux. La ligne de contact de deux blastomères opposés à l'un des pôles ou *sillon polaire* (fig. 2, pl. I) est en général perpendiculaire au sillon du pôle opposé plus rarement parallèle ; l'existence des sillons polaires semble constante.

Dans certains cas assez fréquents, les fuseaux de division sont légèrement inclinés par rapport au plan horizontal, de sorte que, si l'on regarde l'œuf par un de ses pôles, on voit ces fuseaux disposés suivant une ligne spiralée montant autour de l'axe en sens inverse des aiguilles d'une montre. Un tel clivage a reçu le nom de clivage *lævotropique*. Si l'on regarde maintenant les deux blastomères, pendant qu'ils se subdivisent, non par les pôles, mais latéralement en les superposant exactement, on voit que les fuseaux dans le cas de division lævotropique se croisent selon un angle aigu, qui presque toujours mesure environ 45°. Si nous supposons que la division a lieu, on obtient alors un système de quatre blastomères disposées par paires, chaque paire n'étant pas exactement superposée à l'autre comme c'est le cas habituel, mais la croisant obliquement à 45°. Nous avons essayé de montrer cette disposition dans la figure v, sur laquelle trois blastomères sur quatre ont

déjà formé leurs fuseaux indiquant ainsi le passage vers le stade suivant. En projetant les fuseaux sur un plan, comme nous l'avons fait dans la figure v *b*, et en réunissant d'une part les milieux des fuseaux des deux blastomères supérieurs, d'autre part le milieu du fuseau et le centre du noyau au repos des deux blastomères inférieurs, on obtient deux lignes qui se coupent suivant un angle d'environ 45°. Cet angle nous donne le degré de rotation relative des deux paires de blastomères.

En réalité, en procédant de cette manière, on commet une légère erreur dans l'évaluation de cet angle. En effet, comme le montre la figure v *a*, l'ensemble des quatre blastomères est légèrement incliné par rapport à la ligne verticale perpendiculaire au plan de projection de haut en bas et de gauche à droite, les plans qui renferment les fuseaux ne sont pas rigoureusement parallèles au plan de projection qui est horizontal, et, par conséquent, l'angle obtenu n'est pas réel mais fictif. Cependant l'inclinaison du système entier est si faible que la différence est minime et peut-être négligée. Cette rotation des blastomères nous explique la présence des stades de 8 cellules à blastomères alternants.

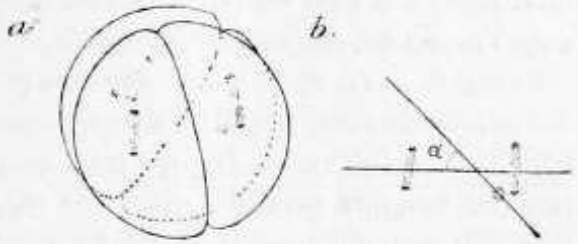


Fig. v. — Stade à 4 blastomères dont les deux paires ont subi une rotation relative de 45° (α). × 1000.

Une disposition un peu particulière, mais non exceptionnelle, car nous l'avons rencontrée plusieurs fois, se présente sous l'aspect de la figure 3, planche I. Les deux paires de blastomères y sont disposées en croix, leurs grands axes faisant un angle droit. Sur la moitié droite de la figure on ne voit qu'un seul blastomère, l'autre étant situé juste au-dessous de celui-ci et on ne peut le voir qu'en faisant tourner la vis micrométrique du microscope.

Evidemment ce cas n'est qu'une exagération de la rotation des blastomères dont nous avons parlé plus haut. Cependant nous n'avons jamais constaté au stade 2 de fuseaux de division formant un angle droit, on peut donc supposer que ce sont les blastomères eux-mêmes qui, après la division, ont continué ce mouvement de rotation commencé par les fuseaux et sont arrivés à se placer en croix.

Un cas très rare est celui des quatre blastomères nettement disposés suivant les faces d'un tétraèdre.

D'après Claus (**1883**), dans les œufs d'*Aurelia*, en règle générale, c'est de cette façon que se placent les quatre premiers blastomères. Il n'en est pas de même chez les Lucernaires où, nous l'avons dit, elle est exceptionnelle.

Stade 8. — Le stade à 8 blastomères provient de la division des cellules du stade 4 par des cloisons équatoriales perpendiculaires aux précédentes. Les quatre fuseaux de division sont presque toujours parallèles entre eux (fig. 4, pl. I). Plus rarement, ils sont obliques. Il en résulte que les deux groupes de quatre cellules sont exactement superposés (fig. 7, pl. I). Cependant on trouve des exemples où les huit blastomères alternent régulièrement (pl. I, fig. 8). Nous supposons qu'ils sont la conséquence de la subdivision des stades à quatre cellules dont les deux paires de blastomères ont subi une rotation relative de 45° l'une par rapport à l'autre ; il est inutile pour expliquer cette disposition de faire intervenir l'obliquité des fuseaux pendant le passage du stade 4 au stade 8.

Stade 16. — La division de 8 blastomères en 16 a rarement lieu pour toutes les cellules en même temps. Il arrive que les quatre blastomères d'un même plan méridien se divisent avant les quatre autres et fournissent un stade 12, mais le cas est loin d'être général et même fréquent comme nous l'avions écrit antérieurement (1910). Désormais, les cellules s'individualisent de plus en plus en ce qui concerne le moment de leur division et il devient impossible de parler de plans intéressant toutes les cellules situées sur leur section à travers

l'embryon. Cela est d'autant plus vrai que la disposition des fuseaux qui conduit au stade 16 est très variable. En vain nous avons tenté de dégager quelques lois applicables à tous les cas qui pouvaient se présenter. Après plusieurs centaines d'examens nous avons dû conclure qu'il n'y en avait aucune.

Cette étude était compliquée de ce fait qu'il n'existait aucun point de repère pour orienter les axes de l'embryon, les globules polaires étant très rarement visibles. Il nous a donc fallu considérer successivement les trois axes comme possibles.

Si l'on choisit n'importe quel axe comme axe vertical on est surpris de constater dans les blastomères d'un même quartette une grande variation dans les positions des fuseaux de division. Il est très rare qu'ils aient une même orientation suivant les méridiens ou les parallèles, ou bien une même inclinaison de sens et de degrés. Assez souvent bien que cela puisse sembler bizarre, suivant certains axes, on constate une opposition dans l'orientation des fuseaux de division des blastomères de deux quartettes : si dans le quartette supérieur les quatre fuseaux sont placés suivant les méridiens, dans le quartette inférieur, ils le sont suivant les parallèles. Un tel cas a été représenté sur la figure 5 *a*, *b*, pl. I. Le 5 *a* montre le quartette supérieur avec trois fuseaux suivant les méridiens et un noyau au repos dont on ne devine pas encore le sens de division, le 5 *b*, le quartette inférieur avec quatre fuseaux suivant les parallèles.

Les figures 6 *a*, *b* reproduit un stade à 8 blastomères vu par un des pôles et dont les deux quartettes sont exactement superposés. Tous les fuseaux sont formés. Dans le quartette supérieur 6 *a*, deux des blastomères opposés se touchant suivant le sillon polaire présentent des fuseaux méridiens, ceux des deux autres blastomères sont nettement lœotropiques. Dans le quartette inférieur (6 *b*) des deux blastomères qui forment le sillon polaire, l'un est à fuseau dexiotropique, l'autre lœotropique ; les fuseaux des deux autres blastomères sont disposés l'un suivant la parallèle, l'autre est nettement lœotropique.

Nous allons maintenant supposer que ce ne sont pas les

quatre blastomères de la figure 6 *a*, qui sont situés au pôle supérieur, mais les deux groupes de deux cellules placés au bas des figures 6 *a* et 6 *b*. Cela revient à superposer les deux figures comme elles devaient l'être en réalité et à tourner de 90° le système entier, suivant l'axe transversal de ces figures : on obtient alors de nouveau deux quartettes superposés. Le groupement des blastomères et la disposition des fuseaux de division sont différents, mais nous ne pouvons encore relever aucune régularité dans cette disposition. Il en serait de même en tournant le système de 90° autour de l'axe longitudinal.

Parmi les nombreux embryons que nous avons examinés à ce stade, il n'y en a peut-être pas deux complètement semblables en ce qui concerne la disposition de leurs fuseaux. Donc aucune loi ne régit le passage du stade 8 au stade 16. A plus forte raison, nous n'en trouvons aucun pour les stades à nombre de blastomères supérieurs à 16, au cas où ces stades existeraient véritablement, car à ce moment, les blastomères se sont individualisés et devenus indépendants de leurs congénères. La petitesse extrême des blastomères ajoute encore à la difficulté de suivre pas à pas la succession et la position des cloisons, comme nous l'avons essayé de faire jusqu'ici.

D'après les quelques faits que nous avons établis pour les premiers stades de la segmentation, une grande indécision caractérise la disposition finale des blastomères et celle des fuseaux. Le clivage est tantôt radiaire tantôt spiral au moment du passage du stade 2 au stade 4 ; du stade 4 au stade 8, le clivage spiral est cependant plus rare. Le clivage oblique est presque constant entre les stades 8 et 16, mais son sens et son degré semblent n'être pas soumis à des règles bien définies.

Les renseignements, fort incomplets d'ailleurs, concernant la segmentation des autres Acraspèdes et des Cœlentérés en général marquent la même absence d'un type défini de segmentation : METSCHNIKOFF (1886) pour de nombreuses Craspédotes, WULFERT (1902) pour *Gonothyrea loveni*, CLAUS (1883) pour les Acraspèdes (*Aurelia*, *Chrysaora*) retrouvent le même manque

de régularité et de constance dans la disposition des blastomères.

La segmentation de l'œuf chez les Lucernaires et probablement chez les Cœlentérés en général me paraît représenter un état très primitif de la fragmentation de la cellule et ne montrer que des tendances vers la régularité parfaite qui caractérise les œufs des animaux supérieurs, des Vers et des Mollusques par exemple.

Formation de l'endoderme. Planulas.

Une coupe passant par le centre de l'embryon composé de 32 blastomères environ intéresse 7, 8 ou 9 cellules disposées radiairement. Chaque cellule présente la forme d'une pyramide hexagonale à base externe et à sommet interne, mais toutes les cellules ne réunissent pas leurs extrémités internes au centre de l'embryon ; il y a des variations suivant la direction de la coupe, impossible à orienter, et très probablement suivant les individus.

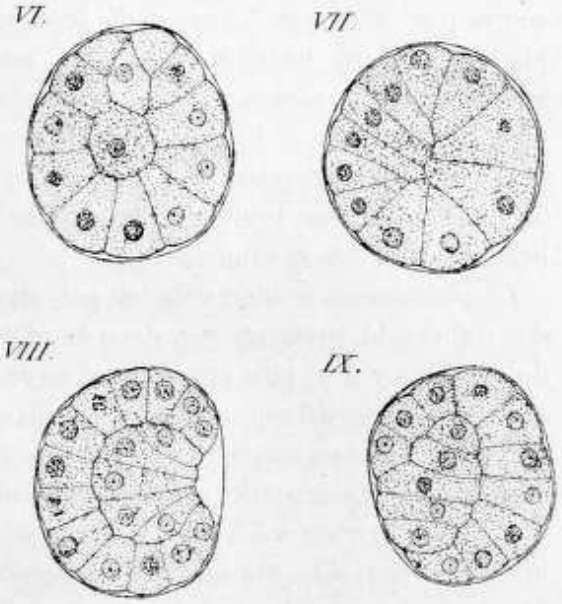


FIG. VI, VII, VIII et IX. — Formation de l'endoderme × 1000.

ENDODERME. — Au moment où l'embryon présente de 30 à 60 blastomères, l'endoderme commence à se former. Très souvent, il débute par deux cellules placées au milieu de l'embryon et entourées d'une couche continue de cellules blastodermiques

allongées (fig. VI). Il est très difficile de déterminer exactement l'origine de ces premières cellules, à cause de la petitesse des embryons et de leurs éléments constitutifs. Nous avons cru au début (1910) à une division tangentielle de cellules blastodermiques, n'ayant cependant jamais pu saisir en cours d'exécution ce phénomène sous forme d'un fuseau à direction radiaire.

Les détails de la formation ultérieure de l'endoderme nous ont montré que non seulement les premières cellules, mais aussi toute la masse de l'endoderme, se forment par la migration des cellules blastodermiques de l'extérieur vers l'intérieur de l'embryon. La difficulté de constater l'origine des premières cellules était due à ce fait que le filet protoplasmique qui les relient momentanément à la surface du corps sont d'une grande ténuité et seul le hasard pourrait faire passer la coupe par ce filet et le corps de la cellule en migration. Le phénomène est bien plus facile à saisir lorsque dans la même région plusieurs cellules blastodermiques s'enfoncent simultanément pour fournir l'endoderme. C'est le cas le plus fréquent. L'endoderme chez *Haliclystus* se constitue par une forme de migration limitée à une surface déterminée de l'embryon ou migration unipolaire.

Le phénomène semble débuter par une division plus active des cellules blastodermiques dans la région où il doit se produire. Elles y sont plus étroitement serrées (fig. VII) et ont leurs noyaux en activité reproductrice. En même temps, ces noyaux quittent le niveau auquel ils étaient placés et s'enfoncent vers les extrémités internes des cellules. Celles-ci affectant jusqu'alors la forme de pyramides à base externe, se renflent à leur partie interne comme si le protoplasma s'écoulait vers cette extrémité. Finalement toutes les cellules formant l'endoderme prennent plus ou moins l'aspect caractéristique d'une bouteille à base renflée et arrondie et à goulot allongé s'atténuant peu à peu vers le sommet.

La face de l'embryon où se produit cette migration est apla-

tie (fig. VIII) et même très souvent concave à tel point qu'on pourrait croire à un commencement d'invagination. En réalité, ce n'en est pas une, car jamais il n'y a formation d'une cavité d'invagination ni d'un blastopore nettement délimité. D'ailleurs, cette dépression n'est que transitoire : en effet, les cellules blastodermiques voisines de l'endoderme, mais ne participant pas à sa formation (fig. IX), gagnent au fur et à mesure la place laissée vide par les futures cellules endodermiques. A la fin du phénomène, elles forment une enveloppe absolument continue tout autour de la masse compacte de l'endoderme. Sur les autres faces, les cellules blastodermiques, d'abord pyramidales, par une rétraction de leurs extrémités internes, sans doute sous la poussée des cellules endodermiques en formation, deviennent prismatiques puis cubiques tout en continuant à se diviser par des cloisons radiaires.

Les cellules immigrées sont en nombre limité à dix environ. Certaines d'entre elles se subdivisent, ce qui élève à 16 le nombre total de cellules que nous rencontrons dans l'endoderme de la planula.

Une fois cette formation de l'endoderme achevée, les coupes à travers les embryons donnent, le plus souvent, le tableau suivant (fig. X) : une ou deux cellules endodermiques placées au centre d'une couche de cinq cellules du même feuillet ; une enveloppe continue de cellules ectodermiques entoure l'ensemble qui forme une masse compacte sans cavité interne.

Formation de la planula. — L'embryon jusqu'à ce moment a présenté une forme régulièrement sphérique. Un pas de plus dans l'évolution est marqué par son allongement suivant un des axes. Il devient ovale considérant comme longitudinal son plus grand axe. Les cellules endodermiques, qui, jusqu'alors, ne formaient qu'un amas sphérique compact, modifient leur disposition. Au début de la transformation signalée plus haut, elles étaient disposées le plus souvent autour du grand axe de l'ambryon en quatre séries longitudinales quatre cellules chacune (fig. XI). A ce moment l'embryon était

donc symétrique par rapport à cet axe et on aurait tendance à y voir l'indication précoce de la future symétrie radiaire de l'animal. D'ailleurs cet état n'est que transitoire. L'embryon continue à s'allonger, mais l'enveloppe externe ne se laissant pas distendre indéfiniment, il est obligé de se replier sur lui-même. En effet, on voit bientôt apparaître un repli ectodermique en demi-cercle, situé latéralement, dans le plan perpendiculaire au grand axe (fig. XII). Par suite de cet allongement, les

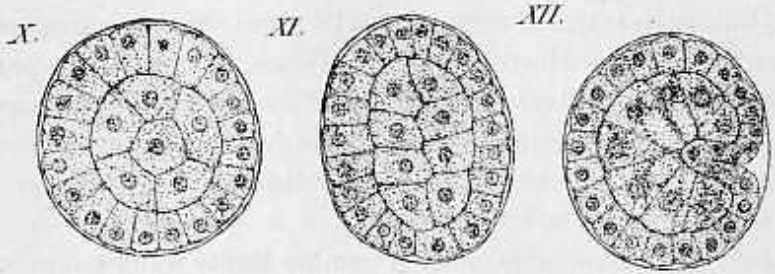


FIG. X, XI et XII. — Formation de la planula × 1000.

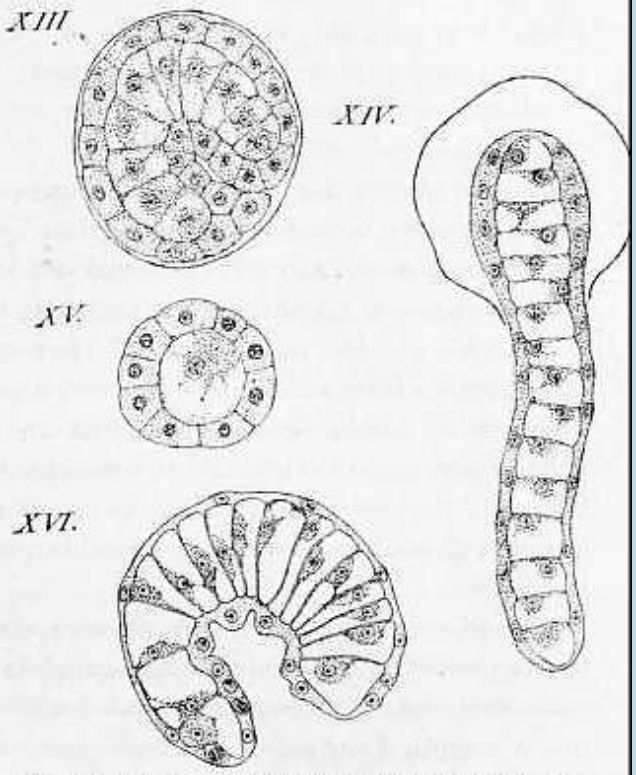
quatre rangées de cellules endodermiques doivent occuper une cavité de plus en plus longue et de plus en plus étroite. Elles chevauchent progressivement les unes sur les autres ; sur les coupes transversales on n'en rencontre au lieu de quatre, que deux ou trois. A la fin du processus, elles ne forment plus qu'une seule rangée en éventail autour du pli ectodermique (fig. XIII). En même temps, leur protoplasma commence à s'éclaircir, signe précurseur de la vacuolisation qui sera très prononcée chez la planula. Celle-ci, avant son éclosion, est complètement repliée sur elle-même à tel point que ses extrémités sont en contact. Dans cet état, elle peut rester un temps variant d'une à douze heures sans subir aucun changement visible.

L'éclosion se produit par une déchirure de la coque due à la poussée exercée par l'extrémité antérieure de la planula qui se redresse et sort lentement par l'orifice ainsi formé (fig. XIV).

PLANULA. — La planula qui vient d'éclore est un être vermiforme (fig. XIV et XVI) mesurant environ 116 μ de long sur

18 μ de diamètre. A l'état d'extension maxima, elle présente partout la même épaisseur, légèrement effilée et régulièrement arrondie aux deux extrémités. Elle peut se déformer plus ou moins par suite de contractions souvent très intenses. La coupe transversale (fig. XV) est circulaire quelquefois un peu aplatie ventralement, c'est-à-dire du côté sur lequel elle rampe, et un peu plus bombée dorsalement.

Les cellules endodermiques disposées comme des pièces de monnaie ne forment qu'une seule pile. Leur nombre, assez constant, est égal à 16. Cependant, il n'est pas rare de rencontrer des planulas avec un nombre de cellules endodermiques inférieur ou supérieur. Comme limites minima et maxima, on peut fixer les nombres 10 et 30. Ces variations sont d'autant plus rares qu'elles s'éloignent davantage du nombre normal 16 ; en outre, les variations vers les nombres supérieurs sont plus fréquentes que celles vers un nombre inférieur. Nous avons souvent constaté que dans certaines pontes ces variations sont plus nombreuses que dans d'autres, mais nous n'avons pu en déterminer la cause.



XIII, XIV, XV et XVI. — Planula : XIII, avant l'éclosion ; XIV, pendant l'éclosion ; XV, en coupe transversale ; XVI, planula âgée de trois jours avec de nématocystes à l'extrémité postérieure (gauche de la figure), × 1000.

Chaque cellule endodermique se présente comme un cylindre dont les deux faces planes sont en contact, l'une avec la cellule qui la précède, l'autre avec la cellule qui la suit. La surface courbe est intimement appliquée contre la paroi ectodermique. Les cellules situées aux deux extrémités de la larve ont la forme de cônes à sommets arrondis. Elles dépriment fortement l'ectoderme adjacent, le réduisant à une mince membrane à peine visible : on pourrait croire l'endoderme à nu aux extrémités de la larve. Cependant, il n'en est rien, car l'ectoderme forme une couche absolument continue.

Le protoplasma des cellules endodermiques est frappé d'une dégénérescence vacuolaire. Nous savons que ce phénomène est fréquent dans l'axe endodermique des tentacules de nombreuses méduses. La plus grande partie de la cavité cellulaire est occupée par une vacuole hyaline : le reste du protoplasma et le noyau sont rejetés le plus souvent contre la paroi postérieure de la cellule. La masse plasmatique peut émettre des tractus plus ou moins ramifiés et s'attachent aux parois cellulaires en traversant la vacuole. Dans celle-ci, on rencontre souvent, disséminés çà et là des granules sphériques fortement réfringents.

L'ectoderme forme une couche continue de cellules très aplaties tangentiellement à contour hexagonal. Leur épaisseur varie considérablement suivant l'état de contraction de la larve, on en compte 8 sur les coupes transversales (fig. XV) et une quinzaine de chaque côté sur les coupes longitudinales.

Le deuxième ou troisième jour qui suit l'éclosion, on voit apparaître dans l'ectoderme et toujours dans le quart postérieur de la larve, quelques nématocystes.

Fixation des planulas. — Les planulas rampent librement quelques jours sur le substratum à la recherche d'un endroit propice à leur fixation. Elevées dans un milieu artificiel, en aquarium, elles se fixent en général plus rapidement quand les conditions extérieures sont plus mauvaises, par exemple, quand l'eau est mal aérée. D'ailleurs, il ne semble pas qu'il

existe une règle générale déterminant la durée de la vie libre chez les planulas. Pour les larves issues d'une même ponte et écloses à la même heure, il y a des écarts très considérables entre les moments de leur fixation : certaines d'entre elles se fixent le jour même de l'éclosion, d'autres le lendemain, d'autres enfin quelques jours plus tard.

La fixation de la planula se fait par l'extrémité placée en avant pendant la progression. Cette partie s'évase tandis que le reste du corps se raccourcit. En général le corps redresse alors son extrémité postérieure munie de nématocystes. Il continue à se ramasser sur lui-même et finalement devient globuleux. Ces changements entraînent naturellement des modifications dans l'arrangement des cellules endodermiques, qui ne forment plus une série linéaire mais un amas compact central, recouvert par ectoderme. La larve devient alors hémisphérique, sa base étant aplatie et attachée au substratum.

Associations de planulas. — La fixation des larves est accompagnée d'un phénomène biologique dont l'explication se trouve dans le mode de nutrition.

Les planulas se fixent non pas isolément mais par groupes de 3 à 20 individus. Les larves d'un même groupe sont tellement serrées les unes contre les autres (pl. I, fig. 10), qu'elles deviennent polygonales par pression réciproque ; en les regardant par la face supérieure, elles donnent l'impression d'un morceau d'épithélium pavimenteux. Cette réunion des larves ne semble pas être accidentelle. En effet, en observant sur une lame, les planulas issues d'une même ponte on voit que les larves fixées isolément sont relativement rares et que les espaces séparant différents groupes sont plus grands que l'étendue des groupes eux-mêmes. D'autre part, si l'on disperse les planulas sur une surface suffisamment grande, on augmente très sensiblement la durée de leur vie libre. Elles se promènent pendant plusieurs jours et n'arrivant pas à se rassembler en nombre suffisant, se fixent tantôt isolément, tantôt par paires, quelquefois par trois. Mais presque aucune des larves fixées dans ces condi-

tions n'arrive à se développer : elles dépérissent toujours. C'est par ce fait que nous croyons pouvoir expliquer l'insuccès des auteurs ayant tenté le développement des Lucernaires.

Mode de nutrition de larves fixées. — La nourriture des larves consiste essentiellement dans des Nauplius de Copepodes, de petits Nematodes et des Rotifères. Or, tous ces animaux sont beaucoup plus grands qu'une larve de Lucernaire prise isolément après sa fixation. Il serait donc bien difficile pour celle-ci de capturer une proie d'un volume vingt fois environ supérieur au sien. Au contraire, si par exemple, un Nauplius tombe par hasard sur un groupe de larves, toutes alors le dardent de leurs nématocystes et le Nauplius après de vains efforts pour s'enfuir, retenu par les filaments urticants, succombe quelques secondes après.

Pour montrer la force des larves, je citerai un exemple. L'une d'elles fixée isolément et d'un diamètre inférieur à 35 μ réussit à saisir par une de ses pattes postérieures un Copepode, au moins 30 fois plus grand qu'elle. Le poison inoculé par les filaments urticants n'était sans doute pas suffisant pour paralyser ses mouvements, car il se débattait avec force. Pendant deux jours, l'animal fait les plus grands efforts pour dégager sa patte retenue par la larve : celle-ci ne lâchait pas sa proie. Enfin, le troisième jour, il réussit à s'enfuir.

Je n'ai pu observer nettement le moyen par lequel les larves retiennent leurs captures, mais il me paraît très probable que ce sont les filaments urticants des nématocystes qui remplissent ce rôle. Un fait fréquent confirme cette idée. Si un Nauplius vient à toucher un groupe de larves, d'un bond il se jette en arrière, s'écarte à une distance d'une vingtaine de μ, mais revient immédiatement près des larves comme rattaché à elles par un ressort à boudin. Pendant une vingtaine de secondes, il répète ces mouvements, puis reste immobile, paralysé par l'inoculation du poison des nematocystes.

Bien que presque toutes les larves d'un groupe concourent à la capture de la proie, une seule, rarement deux, en profite.

Ce choix semble être le résultat du hasard : la larve privilégiée est placée tantôt au bord, tantôt au milieu de la colonie. Elle met environ trois jours pour absorber son énorme proie, au bout desquels la carapace vidée du Nauplius est emportée par l'eau courante. A la suite de cette absorption, cette larve est devenue plus foncée et au moins 3 fois plus grande que ses associées, et désormais, elle accapare toutes les proies capturées, tandis que ses congénères affamées dépérissent lentement.

Bourgeonnement.

Les larves, auxquelles on fournit une nourriture abondante, grossissent tout en gardant leur forme primitive assez régulièrement hémisphérique. Elles peuvent tout au plus présenter quelques courtes expansions latérales, peu accentuées. Ces expansions chargées de nombreux nématocystes résultent d'un épaississement local de l'ectoderme et semblent jouer un rôle important dans la capture des proies ; ni leur configuration, ni leur emplacement ne sont constants : ils peuvent varier sensiblement chez une même larve dans l'espace de quelques heures. Elles remplacent physiologiquement les tentacules absents et dès l'apparition de ceux-ci disparaissent ; le corps de la larve devient alors absolument lisse.

Parfois ces protubérances ectodermiques simulent une lobation plus ou moins régulière du corps ; c'est ce que j'avais cru au début (**1910**) ; mais maintenant, je suis certain que ce n'est là qu'un changement sans importance de la forme extérieure, n'ayant aucune relation avec le bourgeonnement.

Ce bourgeonnement est très particulier et mérite d'être décrit avec quelques détails.

Les bourgeons se forment latéralement à mi-hauteur du corps de la larve ; leur apparition est marquée par un éclaircissement des cellules ectodermiques à l'endroit correspondant. En peu de temps on voit naître un petit mammelon qui croît rapidement et finalement se transforme en un cylindre allongé rappe-

lant un tentacule (pl. I, fig. 11 *a*, *b*). Ce n'en est cependant pas un, car, aussitôt constitué, il se détache du corps maternel et l'abandonne pour mener une vie indépendante. Il est remarquable que par son aspect vermiforme, par sa structure intime jusque dans les plus petits détails, ce bourgeon rappelle singulièrement les planulas des Lucernaires. Seule la taille, à peu près deux fois plus grande (environ 200 μ de long sur 25 μ de large), le fait différer de ces dernières.

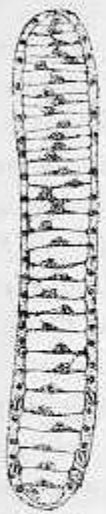


Fig. XVII. Bourgeon planuliforme, × 450.

Les cellules endodermiques formant son axe, sont disposées en une seule rangée (fig. XVII). Leur nombre (40 environ) est plus grand que celui des cellules correspondantes chez les planulas ; ce qui est en rapport avec la taille des bourgeons planuliformes. Nous y retrouvons la dégénérescence vacuolaire : le protoplasma se réduit à une petite parcelle renfermant le noyau et rejetée contre la paroi postérieure de la cellule. L'ectoderme non cilié fournit une enveloppe externe mince et continue. Enfin, vers le tiers postérieur du corps, on constate, comme chez les planulas, la présence de quelques nématocystes.

Les bourgeons ont la faculté de se contracter et de se déplacer en rampant ; nous n'avons toutefois constaté l'existence d'aucune différentiation musculaire et nous pensons que ces mouvements sont dus à la contractibilité générale du protoplasma.

Le sort des bourgeons planuliformes est le même que celui des planulas : après quelques jours de vie libre, ils se fixent par une de leurs extrémités, celle qui, dépourvue de nématocytes, est dirigée en avant pendant la progression ; ils s'arrondissent, se nourrissent de la même façon que les larves fixées, issues des planulas, et finalement bourgeonnent à leur tour. Rien donc, abstraction faite de leur origine et de leur taille, ne les distingue des planules.

Nous ne nous arrêterons pas sur le processus de leur formation qui est des plus simples et en tous points comparable à celui des tentacules à une seule rangée de cellules endodermiques. Les nématocystes signalés plus haut proviennent directement de l'ectoderme de la larve et ne sont pas formés par le bourgeon même.

Celui-ci se détache du corps maternel par un étranglement de sa base ; celle-ci s'étire, se transforme en un mince filament protoplasmique, souvent aussi long que son corps, finalement le filament lui-même se rompt et le bourgeon devient libre. Il se met à ramper à la recherche d'un endroit propice à sa fixation, qui s'opère isolément et non par groupes, comme pour les planulas : leur taille et le nombre de leur nématocystes semblent suffisants pour capturer des proies relativement volumineuses.

En dehors de la formation normale par croissance perpendiculaire à la surface de la larve le phénomène de développement peut subir certaines modifications.

Le début est toujours le même : c'est d'abord une petite protubérance qui indique déjà le sommet du futur bourgeon, mais dans le cas qui nous intéresse (pl. I, fig. 12), il se produit alors, à partir de cet endroit et sur une certaine longueur du bord, une sorte de pincement, cette région se redresse perpendiculairement à la surface de la lame ; elle ne lui reste attachée que par la partie opposée à celle qui, formée la première, représente son extrémité distale. En somme le résultat final est identique : le bourgeon ne diffère de celui provenant du développement normal que par son point d'implantation situé à une certaine distance du lieu où le phénomène a débuté ; dans le cas ordinaire ces deux points sont confondus en un seul.

La larve représentée sur la figure 13, planche I, nous offre un exemple particulier. Deux bourgeons naissent simultanément dans deux radius perpendiculaires ; mais l'un d'eux, formé comme nous venons de l'indiquer, empiète par sa base sur l'autre ; détachés, tous deux restent pendant un certain temps réunis par un mince filament protoplasmique.

Le nombre des bourgeons produits par une larve est variable, mais, d'après nos observations, ne dépasse jamais quatre.

Dans ma première note (1910) me basant sur une quantité insuffisante de cas, j'avais écrit que toutes les larves forment quatre bourgeons. J'avais alors conclu, que la structure particulière de ces derniers rappelant exactement celle des tentacules de certaines polypes, et leur disposition en croix laissaient les interpréter comme les tentacules d'un stade polype très réduit. Devenus caducs, ils se seraient adaptés à la fonction, reproductrice. Une étude plus approfondie m'a forcé à apporter quelques restrictions à cette hypothèse.

Les observations sur le nombre et l'emplacement des bourgeons sont très difficiles à cause de la rapidité du phénomène. Trois heures à peine après le premier signe visible de la formation de l'un d'eux, il est déjà complètement formé, détaché, en train de s'éloigner du lieu de son origine.

Nous avons étudié soigneusement un grand nombre de larves, toutes les 3 heures pendant 15 jours (durée maxima de la transformation d'une larve commençant à bourgeonner en un polype à tentacules définitifs) et avons pu établir les faits suivants :

1° Il n'y a qu'une très faible partie des larves (5 % environ) qui se transforment directement en polypes sans former un seul bourgeon ;

2° ils apparaissent rarement ensemble, mais le plus souvent à des intervalles de temps variant de quelques heures à quelques jours ;

3° s'il y a quatre bourgeons formés, ils sont toujours disposés en croix ;

4° s'il n'y en a que trois : deux sont opposés et le troisième perpendiculaire aux deux premiers ;

5° dans le cas de deux, ils sont tantôt opposés, tantôt perpendiculaires ;

6° quelquefois les deux bourgeons semblent être situées côte à côte, mais cet état se ramène à l'exemple cité plus haut (fig. 13).

Tout porte à croire qu'il n'y a qu'un seul mode normal de bourgeonnement celui de quatre bourgeons disposés en croix et que les autres types sont produits par la simple suppression d'un ou deux d'entre eux, les autres restant à leurs places respectives. Il ne faut pas oublier, en effet, que ces observations ont été faites dans des conditions particulièrement défavorables pour les larves à cause des nécessités techniques.

Pour cette étude, il fallait toutes les 3 heures, pendant plusieurs jours, les sortir de l'aquarium pour les placer dans une petite cuvette sur la platine du microscope, les éclairer fortement, etc...

On peut donc supposer que toutes ces manipulations aient pu altérer le développement et que normalement toutes les larves auraient fourni quatre bourgeons disposés en croix. D'autre part, leur similitude de structure avec celle des tentacules de certains polypes ou de méduses appuie fortement leur interprétation comme formations tentaculaires.

Evolution externe du polype à tentacules définitifs.

La larve, après avoir émis ses bourgeons planuliformes, garde encore pendant quelques jours la forme hémisphérique primitive. Mais bientôt elle s'allonge suivant son axe vertical dès ce moment commencent à se dessiner le long de cet axe les quatre régions du corps : l'hypostome, le calice, le pédoncule et la portion terminale renflée de ce dernier renfermant la glande pédieuse (fig. XVIII).

L'hypostome, qui constitue l'extrémité supérieure du corps, présente la forme d'un cône tronqué, peu élevé et à large base ; son sommet porte l'orifice buccal.

Le calice fait suite à l'hypostome et son plus grand diamètre se trouve dans la partie où il s'unit à celui-ci ; vers le bas, il se rétrécit légèrement pour se continuer avec le pédoncule de sorte qu'il n'y a pas de limite bien tranchée entre ces deux régions.

Le pédoncule se termine par une base élargie contenant la glande pédieuse.

Nous avons vu que le plus grand diamètre du corps correspond à la zone de réunion de l'hypostome et du calice. C'est là qu'apparaissent les premiers tentacules. Ils naissent sous forme de petites protubérances cylindriques ; qui s'allongent progressivement, renflent leurs extrémités distales et dans l'espace de 48 heures sont déjà complètement différenciées : elles n'ont plus qu'à grandir pour devenir tout à fait semblables aux tentacules de l'adulte.

L'ordre de succession et l'emplacement des tentacules nouvellement formés est caractéristique et suit une règle fixe que nous étudierons. Par leur nombre et leur disposition, nous pourrons alors diviser l'évolution du polype en un certain nombre de stades bien séparés dans le temps.

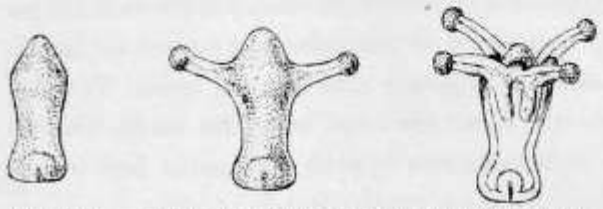


Fig. XVIII. — Trois stades successifs : larve peu avant le commencement de la formation de tentacules définitifs, polype à 2 tentacules et polype à 4 tentacules, × 90.

Stade 2. — Les premiers tentacules se forment au nombre de deux dans deux radius opposés. Très exceptionnellement trois ou quatre peuvent apparaître en même temps.

Quand au stade 2 les tentacules sont bien étalés, le polype avec son hypostome saillant et son pédoncule présente l'aspect très caractéristique d'une croix (fig. XVIII). A ce stade, il est très peu mobile ; seuls l'hypostome et les tentacules peuvent par un très lent mouvement de contraction se réduire à des saillies peu apparentes. Nous n'avons jamais vu de tentacules exécuter d'autres mouvements que ceux de contraction ; il semble qu'ils n'acquièrent la faculté de s'incliner dans tous les sens qu'à partir du stade 4. Du reste, leur différenciation musculaire est réduite à quelques fibrilles longitudinales.

Stade 4. — Les deux nouveaux tentacules du stade 4 se

placent dans les deux radius opposés en croix aux deux déjà formés. Ils naissent à un niveau un peu supérieur aux précédents ; cependant, on ne peut apprécier cette différence qu'au moment où le polype est en extension complète ; elle n'est d'ailleurs que passagère et s'efface à l'apparition de la sous-ombrelle.

La formation de cette dernière est étroitement liée à un changement dans l'aspect général du corps et particulièrement dans celui du calice. Au stade 2 la forme du polype (abstraction faite de l'hypostome), diffère peu de celle d'un cylindre. Ce n'est qu'avec le stade 4 que le calice s'évase pour devenir un tronc de cône renversé.

Le résultat de ces modifications est une sensible augmentation de diamètre du bord calicinal ; c'est non seulement une conséquence de la croissance générale du polype, mais surtout un véritable élargissement du bord du calice. Pendant ces phénomènes d'autres changements s'opèrent dans la région circumbuccale.

L'hypostome, devenu beaucoup moins saillant (fig. XVIII), semble ne plus s'insérer directement sur le bord du calice, mais sur une sorte d'étroite membrane péristomienne placée horizontalement entre lui et le bord calicinal. Nous croyons pouvoir admettre, nous le verrons plus loin, que le soi-disant péristome provient d'une transformation de la partie inférieure de l'hypostome primitif ; celle-ci s'étale en lame horizontale entre le bord du calice et la région supérieure restée saillante de l'hypostome que nous désignerons, dès à présent, sous le nom de manubrium. En réalité, le péristome n'est qu'une formation transitoire : il ne tarde pas à se creuser, en effet, d'une gouttière circulaire entourant la base du manubrium : c'est l'ébauche sousombrellaire. Elle n'est pendant le stade 4 que très peu profonde ; au moment du passage au stade 8, elle s'enfonce dans les quatre interradius fournissant ainsi les premières indications des saccules sousombrellaires. A ce moment, le stade 4 est parfaitement indiqué (fig. XVIII). Les tentacules sont devenus égaux et chacun d'eux présente à sa base du côté externe un renflement

ectodermique de nature glandulaire, ou renflement basilaire, qui est le premier signe de leur transformation en corps marginaux.

Le stade 4 présente une importance capitale dans l'évolution des Lucernaires : non seulement leur forme caractéristique y est parfaitement accusée, mais tous les organes : la sousombrelle, les saccules sousombrellaires, le manubrium y sont déjà ébauchés ; en outre, par transparence, on constate l'existence des columelles, des cloisons, des gouttières gastriques.

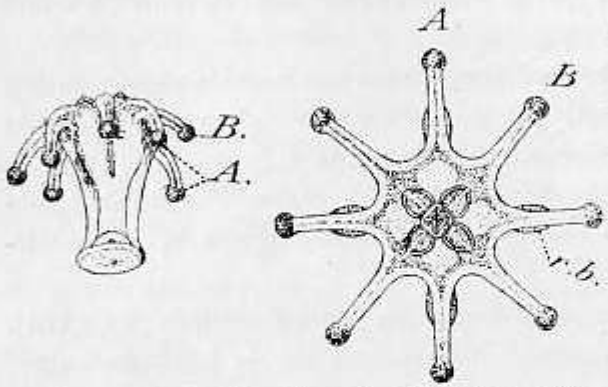


Fig. XIX. — Polype à 8 tentacules vu de profil et de face, × 90. *A*, tentacules perradiaux ; *B*, tentacules interradiaux ; *r. b.* renflement glandulaire de tentacules perradiaux, × 90.

Stade 8. — L'apparition de quatre nouveaux tentacules détermine le stade 8. Ils naissent, à de rares exceptions près, simultanément et se placent dans les intervalles des quatre précédents c'est-à-dire dans les interradius (fig. XIX). Il existe une certaine différence de niveau dans les places des tentacules. Les quatre perradiaux semblent situés non pas exactement sur le bord ombrellaire, mais un peu en dehors et au-dessous ; or, les interradiaux se trouvent exactement sur celui-ci. Cette différence peut se constater durant plusieurs stades ultérieurs, mais elle s'efface, au moins en apparence, au moment où les tentacules per- et interradiaux sont presque complètement transformés en corps marginaux.

Le stade 8 n'amène pas d'autres modifications externes importantes. Nous n'avons à signaler sous ce rapport que l'accentuation plus nette des parties précédemment formées : la sousombrelle devient plus profonde et le manubrium la

dépasse à peine ; les saccules vus de face se présentent comme quatre fossettes triangulaires dans les interradius ; la section du manubrium arrondie au stade 4 devient ici quadrangulaire. Enfin dans les tentacules perradiaux les renflements basilaires (*r. b*) commencent à envahir les faces latérales ; ils n'apparaissent dans les interradiaux qu'au stade suivant, c'est-à-dire au stade 16.

Pour la commodité du langage nous désignerons les quatre

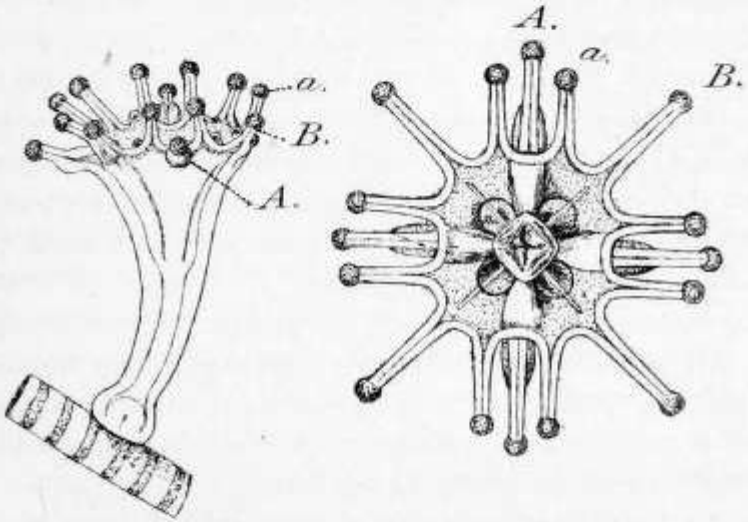


Fig. XX. — Polype à 16 tentacules vu de profil et de face. *A*, tentacules perradiaux ; *B*, tentacules interradiaux ; *A*, tentacules adradiaux, × 90.

premiers tentacules, perradiaux par les lettres *A*, les quatre suivants, interradiaux par *B*. A partir du stade 8 tous les autres apparaissent par groupes de huit, dont chacun est situé dans un adradius. Nous aurons donc des stades 14, 24, 32. Nous désignerons les tentacules des groupes successifs par les lettres : *a*, *b*, *c*, qui correspondront respectivement à ceux apparus aux stades 14, 24, 32.

Stade 16. — Le stade 16 nous est fourni par l'apparition simultanée de huit *a* (1), chacun dans l'adradius correspondant (fig. XX). En réalité chaque *a* au moment de sa naissance n'est

(1) Pour abréger nous dirons : *a*, *b*... ce qui voudra dire : le tentacule *a*, le tentacule *b*.

pas situé exactement dans l'adradius ; sa position est plutôt subdradiale, car il est plus rapproché de *B* que de *A*. Il en résulte que les tentacules *a* sont disposés en quatre paires interradiales et l'animal conserve sa symétrie quaternaire. Sur les coupes transversales du bord ombrellaire (fig. 14, pl. II), on constate en effet que les *a* prennent naissance sur les racines des *B*.

D'autre part, le cercle sur lequel sont situés les tentacules *a* est très rapproché de celui sur lequel sont placés les *B*, et intérieur par rapport à celui-ci. Avec la croissance des *a* se produit un phénomène curieux qui semble ne pas avoir une importance bien considérable, mais est néanmoins remarquable par sa constance et sa régularité. Nous avons vu que les *a* apparaissent au voisinage des *B*, mais leur croissance étant légèrement oblique, ils dirigent leurs extrémités distales vers les *A* ; en fin de compte ils semblent être plus rapprochés des *A* que des *B*.

En regardant à ce moment l'animal par sa face buccale (fig. XX), on a l'impression que les tentacules *a* sont disposés par paires perradiales, alors qu'en réalité leurs bases sont rapprochées par paires interradiales. Cette disposition accuse plus nettement encore la symétrie quaternaire.

Au stade 16 la sousombrelle s'approfondit davantage : le manubrium ne la dépasse plus. Il est devenu nettement carré ; ses angles perradiaux se continuent avec les quatre plis de la sousombrelle ou mesogonies qui séparent les quatre saccules largement ouverts. Des épaississements ectodermiques glandulaires apparaissent sur les tentacules *B* ; ceux des *A* gagnent encore en extension.

Stade 24 et les suivants. — Chacun des huit *b* du stade 24 naît près d'un *a* (fig. XXI). Il n'est pas situé exactement dans l'adradius, mais en dedans et du côté interradial du tentacule *a*. Le phénomène analogue se produit pour les huit *c* (fig. XXI, *c*) du stade 32 avec cette différence qu'ils sont situés en dedans et du côté perradial des *a*.

Tous ces tentacules sont en général rigides, peu mobiles, et ne

se contractent que sous l'effet d'une excitation plus ou moins violente. Chez l'animal épanoui et non inquiété, ils gardent entre eux un degré constant d'inclinaison, et peuvent se tenir dans cette position sans mouvement pendant plusieurs heures, opposition remarquable avec les tentacules souples et extrêmement mobiles des scyphopolypes des Acraspèdes supérieures !

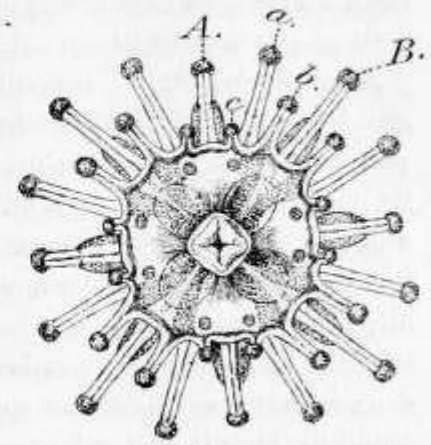


Fig. XXI. — Passage au stade à 32 tentacules *A*, tentacules perradiaux ; *B*, tentacules interradiaux ; *a*, *b*, *c*, tentacules adradiaux dans l'ordre de leur apparition × 30

Le polype excité se contracte plus ou moins fortement ; ses tentacules s'inclinent en dedans vers la bouche, mais bientôt s'étalent et reprennent leur première position, constante non seulement pour un individu donné, mais pour tous ceux du même stade. Les *A* et *B*, dont les renflements basilaires ont augmenté de volume par rapport au stade précédent, sont inclinés vers le bas ; les *a* s'étalent horizontalement, tandis que les *b* et *c* se tiennent dressés verticalement.

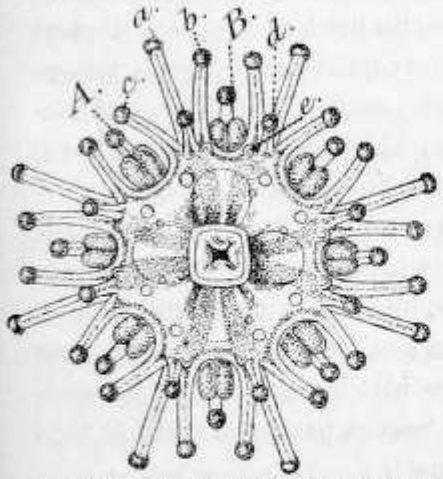


Fig. XXII. — Passage au stade à 48 tentacules, *A*, tentacules perradiaux ; *B*, tentacules interradiaux ; *a*, *b*, *c*, et *d* tentacules adradiaux dans l'ordre de leur apparition, × 30.

Chacun des *d* (fig. XXII) du stade 48 naît exactement dans l'adradius en face des *a* et en dedans des *b* et *c*. Les *e* et *f* des stades 56 et 64 se placent par rapport aux *d* de la même manière que les *b* et *c* par rapport aux *a*, c'est-à-dire *e* en dedans et du côté interradial, *f* en dedans et du côté perradial du tentacule *d*.

Tous ces stades sont bien caractérisés par la disposition et l'ordre d'apparition de leurs tentacules et d'autant plus nettement que le stade est plus jeune. Par exemple, au stade 32 les *c* n'apparaissent pas avant la différenciation complète des *b*

Avec l'augmentation de nombre, la rapidité de succession des groupes tentaculaires augmente et au stade 56, par exemple, les *e* peuvent être déjà visibles alors que les *d* sont encore très petits. Ce phénomène s'accentuant aux stades ultérieurs, on perd peu à peu la possibilité de trouver une régularité quelconque dans la naissance des tentacules nouvellement formés. Cependant la disposition symétrique des adradiaux par rapport au plan adradial et l'alternance régulière d'un tentacule médian et de deux latéraux se conservent souvent jusqu'à 15 tentacules par adradius. Mais là encore la régularité se perd peu à peu, car ils ne suivent plus dès lors la règle d'emplacement indiquée plus haut pour les stades inférieurs et se placent non plus en dedans, mais à côté et au milieu de ceux développés antérieurement.

Bras. — L'accumulation progressive des tentacules dans les adradius est cause que ces régions du bord ombrellaire deviennent légèrement proéminentes par rapport aux parties per- et interradiales. Le bord ombrellaire devient onduleux et finalement les huit saillies adradiales aboutissent à la formation des huit bras caractéristiques des Lucernaires.

Chez l'*Haliclystus* adulte, ils semblent être complètement équidistants, mais cette disposition régulière n'est que secondairement acquise. Nous avons, en effet, vu qu'au stade 16 les tentacules adradiaux sont dès leur naissance groupés par paires interradiales. Or, ces tentacules indiquent déjà les sommets morphologiques des futurs bras et par conséquent le rapprochement interradial des sommets.

Au moment où les saillies adradiales commencent à s'accentuer et cela nous l'avons constaté aussi bien sur les animaux vivants que sur les coupes transversales, les bras ne sont pas placés à des distances égales sur le bord ombrellaire mais entre eux les espaces perradiaux sont plus grands que les interradiaux.

Ces particularités dans la disposition des bras sont visibles, mais peu accentuées chez les jeunes *Haliclystus*. Dans les adultes, ces inégalités semblent s'effacer complètement. Cependant, quand dans certaines conditions ils renversent leur sousombrelle, le rapprochement des bras par paires réapparaît avec une grande netteté.

Chez *Lucernaria campanulata* adulte, les bras comme chez *Haliclystus* semblent être équidistants ; de même dans *Craterolophus Tethys*. Leur rapprochement et les différences dans la profondeur des encoches qui les séparent sont très prononcées chez *Lucernaria pyramidalis* et *L. quadricornis*. Enfin chez *Lucernaria nogatensis*, découverte et décrite par Oka (**1897**), cette disposition arrive à un tel degré de développement que l'animal paraît ne présenter que quatre bras interradiaux bifurqués au sommet avec un bouquet de tentacules sur chacune des branches de la bifurcation.

Nous avons arrêté au stade 8 la description du développement de la sousombrelle et de ses saccules ; c'est que déjà à ce stade la forme générale du corps et la sousombrelle ont acquis leur aspect définitif et se borneront à grandir progressivement par la suite. Quant aux saccules, nous étudierons leur évolution en même temps que celles des parties internes.

Corps marginaux. — Nous ajouterons quelques mots sur la transformation des tentacules per- et interradiaux en corps marginaux. Nous avons signalé dans les perradiaux, presque dès leur naissance, une sorte de renflement ectodermique glandulaire situé à leur base. (fig. XIX *r.b.*). Il n'en est pas de même dans les interradiaux qui ne subissent cette modification qu'au stade 16. Mais cette différence de degré vers la transformation des tentacules per- et interradiaux s'efface bientôt aux stades ultérieurs.

Les épaississements basilaires, apparus d'abord du côté externe, gagnent progressivement les extrémités distales des tentacules, ainsi que leurs faces latérales et internes. Peu à peu, les pédoncules tentaculaires tout entiers subissent ce change-

ment, et se présentent alors sous forme d'un ovoïde allongé fixé par un de ses pôles un peu au-dessous du bord ombrellaire et portant à son pôle opposé une petite sphère, la tête du tentacule. Mais bientôt cette dernière, quand apparaissent les glandes sexuelles, est englobée par les tissus glandulaires, et les corps marginaux prennent leur aspect définitif.

L'évolution externe du polype décrite ci-dessus se rapporte exclusivement à l'*Haliclystus octoradiatus*. Sur les autres espèces et notamment *Lucernaria campanulata* et *Craterolophus Tethys*, je n'ai que quelques observations isolées à cause de leur rareté à Roscoff. Les stades les plus jeunes que j'ai trouvés sont des stades à 32 tentacules. La disposition et la taille respective de ceux-ci montrent qu'ils suivent dans leur ordre d'apparition la même règle que l'*Haliclystus*.

Clark (**1881**), dans sa monographie de l'*Haliclystus auricula*, déduisit d'après des stades analogues la succession et l'emplacement des tentacules presque en tous points comparables à ceux que nous avons décrits dans l'*Haliclystus octoradiatus*. Ce mode d'apparition des tentacules adradiaux ou secondaires serait donc général et caractéristique dans toutes les Lucernaires.

Disons en passant que les *Lucernaria campanulata* et les *Craterolophus Fethys* aux stades 32, 48 et 56 possèdent des tentacules per- et interradiaux munis de renflements basilaires. Ils sont un peu plus petits que les adradiaux. Nous savons que les adultes de ces deux espèces, sont complètement dépourvus de corps marginaux, mais n'ayant pu trouver la série complète des stades intermédiaires nous ignorons quand et comment s'opère cette suppression.

Evolution interne de la larve et du polype à tentacules définitifs.

Nous diviserons l'exposé de ce chapitre en trois parties. Dans la première, nous indiquerons l'évolution interne du polype jusqu'au stade à 4 tentacules, car à ce moment tous les organes

sont déjà développés et occupent leurs places définitives ; dans la deuxième, nous parlerons des modifications qu'ils subissent avant d'acquérir la forme qu'on rencontre chez l'animal adulte ; enfin dans la troisième nous exposerons les transformations histologiques des épithélium ecto-et endodermiques. Nous ajouterons à ce dernier chapitre quelques observations relatives à la formation des glandes génitales

A. — Evolution interne de la larve jusqu'au stade a 4 tentacules.

La planula après sa fixation se transforme en une larve hémisphérique dont la base aplatie adhère au substratum. A l'intérieur les cellules endodermiques très vacuolaires forment une masse compacte sans laisser de cavité (fig. XIII). Celles situées périphériquement sont allongées prismatiques ; celles qui occupent le centre au contraire plus ou moins arrondies, polyédriques.

Fig. XXIII. — Coupe verticale d'une larve peu après sa fixation, × 525.

L'ectoderme forme un revêtement complet de cellules cubiques ou prismatiques ; l'examen le plus minutieux ne permet pas de découvrir à ce stade l'existence d'une bouche. A la base l'ectoderme se distingue de celui qui couvre le reste du corps par une coloration plus foncée.

Bouche et cavité gastrovasculaire. — Au moment où la larve absorbe sa première proie, on constate sur les coupes que l'ectoderme est rompu au sommet du corps et que l'endoderme s'y trouve à nu. On voit nettement les particules ingérées, par exemple, les fragments de muscles striés des Nauplius, pénétrer dans une cavité plus ou moins régulière qui apparaît à ce moment dans la larve. Nous ne pouvons préciser les détails de la formation de la bouche ni de la cavité gastrique à cause de la petitesse extrême des larves (30 μ) qui rend très difficile la confection des coupes. Toutefois leur absence immédiatement

après la fixation de la planula, leur présence constante dès le moment d'absorption de la première proie, nous amènent à conclure qu'elles apparaissent pendant et peut-être sous l'influence de cette absorption. D'autre part, les relations de l'ectoderme avec l'endoderme et la nature des cellules de ces deux feuillets forcent à admettre, que la bouche se forme par simple rupture des parois et exclut toute idée d'invagination ectodermique. La larve s'étant nourrie, devient trois jours après sa fixation, environ trois fois plus grande ; dès ce moment nous pouvons l'étudier sur les coupes avec plus de facilité. Nous voyons sur celles-ci que l'endoderme forme autour d'une petite cavité centrale une couche régulière (fig. XXIV) à cellules prismatiques et très vacuolaires. Celles qui forment le fond de la cavité se distinguent par une plus grande abondance de protoplasma, alors que celles des parois latérales paraissent complètement vides. On remarque en outre quelques cellules glandulaires allongées à contenu granuleux. Au sommet de la larve en général les cellules endodermiques obstruent complètement l'orifice buccal ; ce dernier n'est perceptible que par l'absence à son niveau de l'ectoderme, qui beaucoup plus mince au pourtour de la bouche que sur le reste du corps, s'arrête simplement en un point laissant l'endoderme à nu. Latérale-

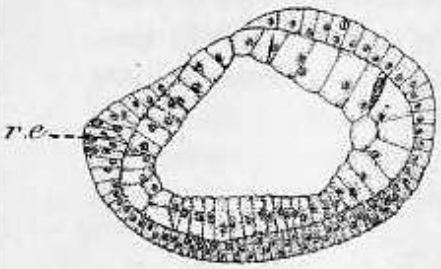


FIG. XXIV. — Coupe longitudinale d'une larve après la formation de la cavité gastrique. *r. e*, renflement ectodermique à nématocystes, × 400.

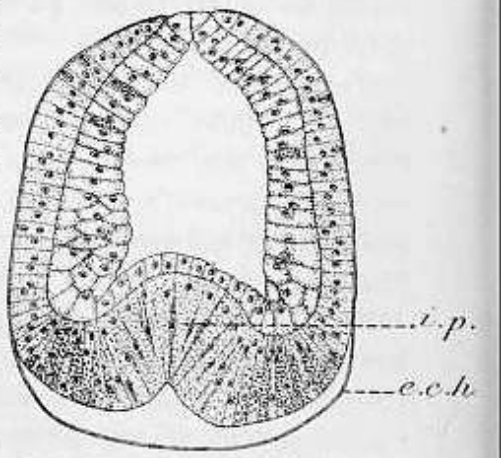


FIG. XXV. — Coupe longitudinale d'une larve après la formation de l'invagination pédieuse, *e. c. h.* étui chitineux ; *i. p.* invagination pédieuse, × 400.

ment (fig. XXIV *r. e.*), on trouve quelques épaississements locaux, sans situation fixe, composé de cellules allongées et de nombreux nématocystes : ce sont les lobes octodermiques, dont nous avons déjà parlé (p. 29). Les nématocystes sont en outre disséminés dans tout l'ectoderme y compris celui de la base. Cette dernière région est composée de cellules serrées qui tranchent nettement par leur coloration plus foncée. Elles sécrètent entre la base et la surface de fixation une sorte d'étui chitineux (fig. XXV, *e.c. h.*) abritant la moitié inférieure de la larve.

GLANDE PÉDIEUSE. — La larve garde, dans les traits généraux, les mêmes caractères anatomiques et histologiques jusqu'à sa transformation en polype à tentacules ; une nouvelle formation apparaît cependant, la glande pédieuse (fig. XXV, *i. p.*). Elle naît aux dépens de l'invagination de la lame basale dont les cellules deviennent très allongées et très glandulaires.

Comme elle persiste très longtemps et que son maximum de développement se présente chez le polype à 24 tentacules environ, nous l'étudierons plus loin en détail (*pg.* 67).

En parlant de l'évolution externe de la larve nous avons vu que peu avant l'apparition des deux premiers tentacules elle prend la forme d'un polype dans lequel on peut distinguer extérieurement quatre parties : l'hypostome, le calice, le pédoncule et enfin la partie inférieure de celui-ci, avec la glande pédieuse.

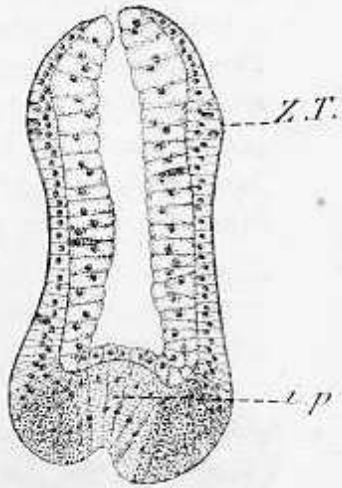


FIG. XXVI. — Coupe longitudinale d'une larve peu avant la formation de premiers tentacules *Z. T.*, zone de formation de tentacules ; *i. p.*, invagination pédieuse, × 400.

A ce stade nous constatons sur les coupes (fig. XXVI), que la structure du jeune polype est des plus simples. La partie axiale est occupée par une cavité cylindrique étroite. Il arrive parfois

que les extrémités distales des cellules endodermiques arrivent à se toucher suivant l'axe du polype et réduisent ainsi la cavité gastro-vasculaire à un espace virtuel. Les cellules endodermiques sont prismatiques, si pauvres en protoplasma que le plus souvent leurs cavités paraissent vides. Parmi celles à structure ordinaire on trouve, çà et là, des cellules glandulaires qui ne sont pas localisées dans une région particulière comme elles le seront dans les stades plus âgés. Cependant elles se rencontrent plus fréquemment dans la région moyenne du corps et sont rares dans l'hypostome et le pédoncule.

L'ectoderme est un peu plus différencié que l'endoderme. Dans la moitié supérieure de l'hypostome, il est représenté par un épithélium plat passant sans transition sur le pourtour de la bouche à l'épithélium prismatique de l'endoderme de sorte qu'à cet endroit les deux feuillets sont nettement distincts.

Les cellules ectodermiques, dans la moitié inférieure de l'hypostome deviennent cubiques et s'allongeant peu à peu arrivent à fournir l'épithélium prismatique du calice et du pédoncule. Quant à la sole et la glande pédieuse, elles présentent les caractères habituels.

Stade 2. — En deux points opposés et situés dans le plan horizontal séparant l'hypostome du calice, l'ectoderme présente des cellules notablement plus hautes que celles des parties environnantes, avec quelques nématocystes (fig. XXVI, *Z. T*). C'est le début de la formation des deux premiers tentacules. Ceux-ci ne tardent pas à apparaître, car la cavité gastrovasculaire forme

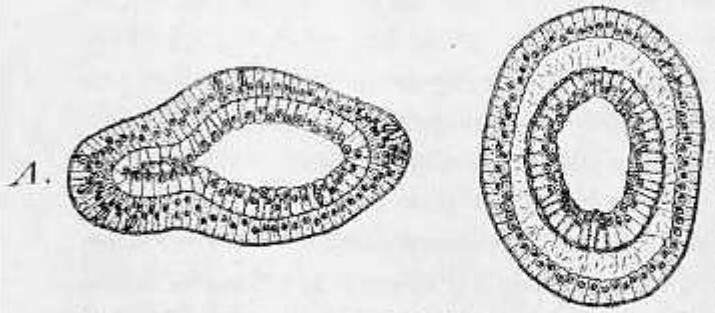


Fig. XXVII. — Coupes transversales de la larve ayant commencé à former les tentacules : à gauche passant au niveau des tentacules en formation (*A*), à droite au niveau du pédoncule. × 400.

deux diverticules qui soulèvent l'ectoderme en deux régions épaissies (fig. XXVII, *A*.).

Stade 4. — La structure du polype à deux tentacules ne présente guère de différence appréciable avec celle du stade précédent. Au contraire, l'apparition de deux autres tentacules est accompagnée de modifications importantes dans l'évolution de l'animal. Quand ceux de la deuxième paire sont encore sensiblement plus petits que ceux de la première le polype garde encore sa forme fondamentale comparable à celle d'un hydropolype, mais à l'intérieur s'opèrent des changements que lui donnent la structure caractéristique d'un scyphopolype.

L'ectoderme ne présente aucune modification importante depuis le stade précédent.

L'endoderme de l'hypostome est encore composé des cellules vacuolaires prismatiques habituelles entremêlées de cellules glandulaires ; ces dernières ne sont plus disséminées irrégulièrement sur tout le pourtour de l'hypostome, mais, plus nombreuses dans sa partie inférieure se concentrent suivant quatre bandes interradiales. De plus ces bandes comprenant des cellules plus élevées que celles des espaces perradiaux déterminent dans la moitié inférieure de l'hypostome la formation de quatre saillies interradiales imitant les cloisons gastriques ou tœnioles. Cependant les véritables tœnioles n'existent que tout à fait à la base de l'hypostome et dans le calice. Là, l'endoderme forme quatre véritables plis dont la concavité externe loge quatre cordons cellulaires dont nous verrons tout à l'heure l'origine et la signification. Les tœnioles s'effacent peu à peu vers le bas au fur et à mesure que disparaissent leurs cordons cellulaires; plus bas encore, elles sont remplacées par quatre saillies interradiales dues aux différences de hauteur des cellules comme dans l'hypostome. Enfin dans le tiers inférieur du corps ces saillies elles-mêmes cessent d'exister et la cavité gastrique n'est plus tapissée que par des cellules prismatiques ordinaires, toutes de la même hauteur.

L'apparition de tœnioles dans la moitié supérieure du calice

donne à la cavité gastrovasculaire la disposition de celle d'un scyphopolype : une partie centrale non cloisonnée formant l'estomac ; une partie périphérique divisée par les tœnioles en quatre gouttières gastriques perradiales.

Ce stade est représenté sur la figure XXVII par une coupe transversale, passant immédiatement au-dessous des tentacules. La coupe est légèrement oblique de gauche à droite et de haut en bas. Du côté gauche de la figure on voit deux tœnioles, avec leurs cordons cellulaires (*c. t.*) ; du côté droit, où la coupe passe un peu plus bas, les tœnioles ont disparu et ne sont représentées que par des cellules plus hautes et glandulaires.

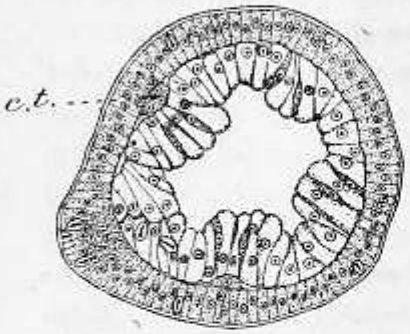


FIG. XXVIII. — Coupe transversale du stade 4 passant immédiatement au-dessous de la zone d'insertion des tentacules, *c. t.*, cordon cellulaire de la tœniole, × 400.

Au début du stade à 4 tentacules la mésoglée apparaît pour la première fois en quantité appréciable, mais elle est limitée à la région du pédoncule. Dans l'hypostome et le calice l'endoderme est presque partout étroitement appliqué contre l'ectoderme et la mésoglée est réduite à l'état d'une mince membrane à peine perceptible. Au contraire dans le pédoncule entre les deux feuillets la mésoglée est presque aussi épaisse que l'épithélium épidermique (fig. XXVII). Elle y est différenciée en deux couches : l'une externe, l'autre interne. Cette dernière en contact avec l'endoderme se montre sous la forme d'une lame à structure compacte homogène retenant énergiquement les colorants basiques ; la partie externe est plus épaisse et formée d'une mesoglée lâche, vacuolaire ; elle est traversée de part en part par des tractus fibrillaires ramifiés qui dépendent de la couche interne et se colorent de la même façon. Je n'ai aucune raison d'attribuer l'origine de la mésoglée à l'un ou à l'autre des deux feuillets épithéliaux et je suis plutôt

porté à croire que tous deux contribuent à sa formation.

Nous avons déjà signalé dans la concavité externe de chaque tœniole la présence d'un cordon cellulaire. On trouve dans la base de l'hypostome quatre points de prolifération spéciale de l'ectoderme, situés chacun dans un interradius et légèrement au-dessus du plan horizontal qui contient les places d'insertion des tentacules. Cette prolifération donne naissance à quatre cordons cellulaires dont chacun s'insinue entre l'ectoderme et l'endoderme adjacents et descend vers le bas en suivant la ligne verticale contenue dans le plan interradial (fig. XXIX *c. t.*). Comme dans le calice une lame presque virtuelle de mésoglée, sépare seulement l'ectoderme de l'endoderme, les cordons cellulaires pour se loger dans cet étroit espace doivent soulever ce dernier feuillet ; ils déterminent ainsi quatre plis interradiaux faisant saillie dans la cavité gastrovasculaire. Arrivés au pédoncule, ces cordons sont simplement logés dans la mésoglée suffisamment épaisse pour les contenir. Ils y sont placés en dehors de la couche mésogléenne interne, mais étroitement appliqués contre elle.

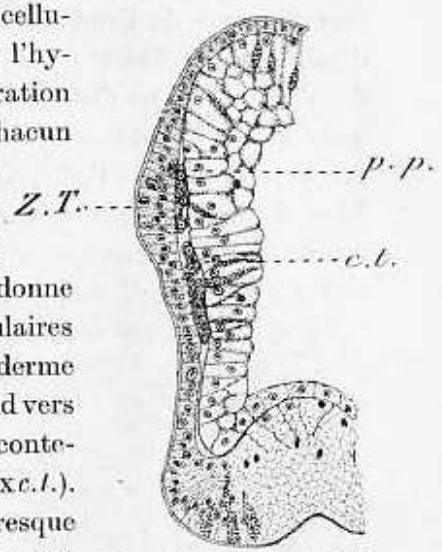


FIG. XXIX. — Coupe longitudinale du stade 4 : *Z. T.*, zone de formation des tentacules ; *c. t.*, cordon cellulaire de la tœniole ; *p. p.*, point de prolifération du cordon tœniolaire, × 400.

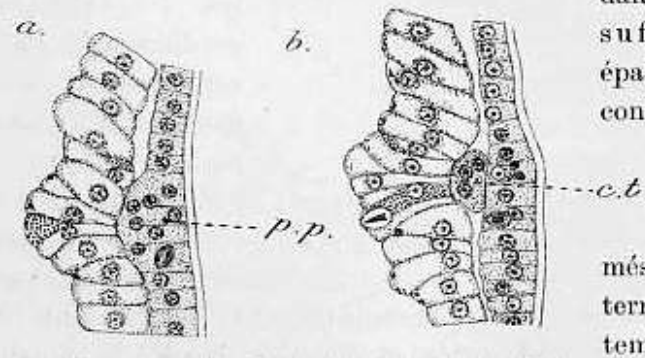


FIG. XXX. — *a*, une portion de la coupe transversale passant au niveau du point de prolifération du cordon tœniolaire (*p. p.*) ; *b.*, la coupe immédiatement au-dessous de la précédente ; *c. t.* cordon tœniolaire, × 720.

Sur les coupes

transversales (fig. XXX, *a. b.*) les points de prolifération se montrent comme des saillies ectodermiques déterminant une voussure de l'endoderme sousjacent et composées d'une dizaine des cellules ou mieux d'un amas protoplasmique dans lequel on ne distingue pas nettement de cloisonnement mais qui renferme une dizaine de noyaux (fig. XXX[a] *pp.*). L'ensemble produit l'effet d'un épaississement local pluricellulaire de l'épithélium ectodermique. Cet aspect se retrouve sur une ou deux coupes sur les suivantes, en descendant, la saillie semble s'isoler de l'ectoderme proprement dit (fig. XXX[b], *c. t.*) et en demeure séparée sur tout le reste de son parcours. Ces faits nous montrent nettement que la prolifération qui donne le cordon cellulaire de la tœniole est localisée en un point situé à la base de l'hypostome, un peu au-dessus du plan d'insertion des tentacules. L'examen des coupes longitudinales conduit aussi clairement aux mêmes conclusions (fig. XXIX-XXXIII).

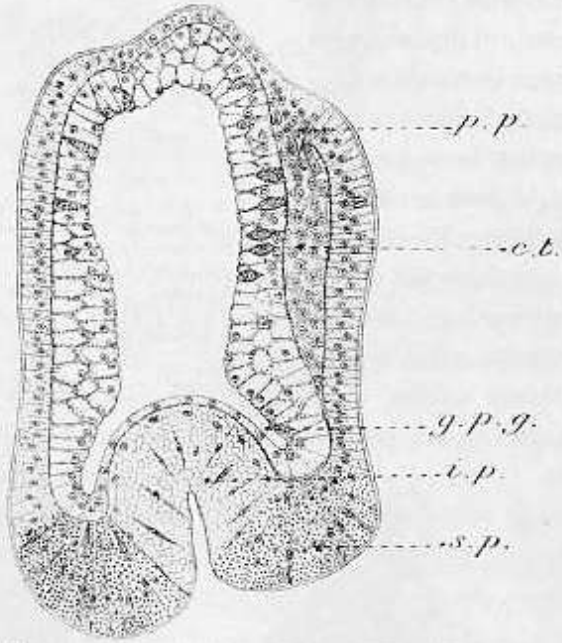


FIG. XXXI. — Coupe longitudinale du stade I : *c. t.*, cordon cellulaire de la tœniole ; *g. p. g.*, galerie périglandulaire ; *i. p.*, invagination pédieuse ; *p. p.*, point de prolifération du cordon cellulaire de la tœniole ; *s. p.* sole pédieuse, × 400.

La croissance des cordons tœniolaires en profondeur et en épaisseur progresse très rapidement (fig. XXXI et XXXII *c.t.*). Ils débutent avec le stade quatre et s'étendent jusqu'à la base du pédoncule vers la fin de ce stade. Ce rapide développement doit s'effectuer d'une part par la subdivision de leurs cellules et

en effet on constate parfois des noyaux en kinèse ; et d'autre part par un apport continuel de cellules nouvelles dû aux points de prolifération. Cependant, il m'a été impossible de préciser comment se fait cet apport, aussi bien pendant les premières phases de la formation des cordons que pendant leur croissance. En examinant leurs points d'insertion sur le péristome, on remarque (fig. XXXI et XXXII, *p. p.*) qu'ils résultent de la multiplication des cellules ectodermiques. Cependant nous n'avons jamais constaté dans ces cellules de phénomènes de division nucléaire ; on y aperçoit seulement parfois une différence dans l'intensité de coloration des noyaux dépendant de la quantité de chromatine qu'ils renferment. D'ailleurs, il en est de même pour tous les autres organes et leurs tissus. Il arrive, par exemple, que d'un stade à l'autre, à quelques jours d'intervalle, on voit une augmentation considérable dans le nombre des cellules : il y a donc eu multiplication intense de ces dernières et cependant ce n'est qu'exceptionnellement qu'on y voit d'une façon certaine des noyaux en kinèse. En général, chaque fois que les cellules quittent l'état embryonnaire et acquièrent un certain degré de différenciation fonctionnelle, il devient presque impossible de saisir leur mode de multiplication. Il doit résider, à n'en pas douter, dans la subdivision des cellules préexistantes, mais pour

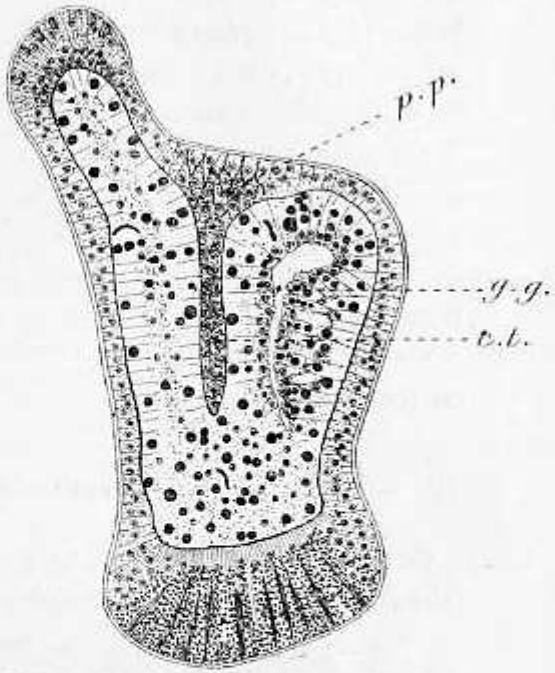


FIG. XXXII. — Coupe tangentielle du polype à 4 tentacules : *c. t.*, cordon cellulaire de la tœniole ; *g. g.*, gouttière gastrique ; *p. p.*, point de prolifération du cordon cellulaire, × 400.

une cause ou une autre nous constatons seulement le résultat final : l'augmentation du nombre des cellules.

Nous tenions à insister sur ce point, car, à plusieurs reprises, nous aurons à parler de la multiplication plus ou moins active des cellules de telle ou telle région dans le sens d'une augmentation plus ou moins grande et rapide du nombre de ces cellules, sans pouvoir, dans la majorité des cas, saisir le véritable mode de cette multiplication.

En résumé, nous voyons que le polype à quatre tentacules se présente sous forme d'un scyphopolype typique composé de trois régions : un hypostome terminal, un calice dont la cavité gastrovasculaire présente dans sa moitié supérieure quatre tœnioles interradiales et enfin un pédoncule à cavité indivise. Nous décrirons maintenant l'évolution de chacun des organes en particulier.

b. — Organogenèse depuis le stade a 4 tentacules.

Cordons cellulaires de la tœniole. — Les cordons cellulaires contenus dans les tœnioles augmentent rapidement le nombre de leurs cellules et en même temps descendent verticalement en profondeur. Mais l'apparition de la sousombrelle, avant l'achèvement du stade 4, amène quelques modifications dans leur position (fig. XXXIV [a,b,c]).

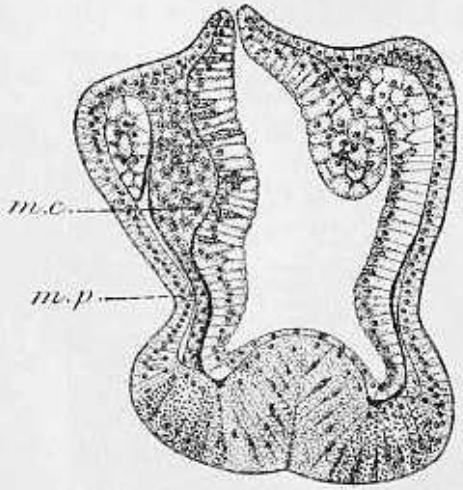


Fig. XXXIII. — Coupe longitudinale du polype à 4 tentacules: m.c. massif columellaire; m. p., muscle pédonculaire, × 375.

Nous supposons, nous l'avons dit (p. 35), que cette formation se manifeste par un élargissement du bord supérieur du calice et par un étalement dans le sens horizontal de la partie inférieure de

l'hypostome. Or, celle-ci comprend justement la zone de prolifération des cordons cellulaires (*p. p*), de sorte qu'avec cette nouvelle modification, ils semblent s'insérer sur le péristome à une certaine distance du bord calicinal. Les cordons conservent leur direction verticale descendante ; mais, d'une part, leurs points d'attache supérieure se trouvent reportés en dedans, par suite de l'étalement de la base de l'hypostome ; et d'autre part, la paroi externe du calice se déplace relativement en dehors, par suite de l'élargissement du bord ombrellaire ; en conséquence, les cordons, pour garder leur position verticale, doivent perdre tout contact avec l'ectoderme calicinal ; ils repoussent devant eux l'endoderme vers l'intérieur suivant quatre bandes interradiales et déterminent la formation de quatre larges plis endodermiques ou *tœnioles* (fig. XXXIV [a,b,c] et *m. c.*).

Par contre, dans le pédoncule les différentes parties ne subissent que l'accroissement absolu : aussi les cordons cellulaires conservent-ils leur position première.

Avant l'achèvement de ces phénomènes, ils ont eux-mêmes subi de profondes modifications chacun d'eux s'est différencié dans le sens vertical en deux parties bien distinctes : l'une supérieure ou calicinale, l'autre inférieure ou pédonculaire (fig. XXXIII et XXXIV [c,d], *m.c.* et *m.p.*).

Massif columellaire. — La partie calicinale est surtout caractérisée par un accroissement énorme et très rapide de ses cellules. Elle augmente considérablement de volume distend la partie interne de la tœniole qui la renferme et ne reste attachée à la paroi du calice que par une mince membrane représentant la partie externe de cette tœniole. Ces quatre masses cellulaires contenues dans les portions renflées des tœnioles forment autant d'énormes piliers saillants dans la cavité gastrovasculaire du polype (fig. XXXV [b] et 18, 25 *c.l.m*), ce seront les *columelles* de l'adulte, et les portions des tœnioles qui les rattachent aux parois du calice formeront les *cloisons* proprement dites.

Les columelles sont fixées en haut sur le péristome entre le bord calicinal et la base du manubrium ; en bas, à la limite du pédoncule, elles se terminent chacune par une base arrondie,

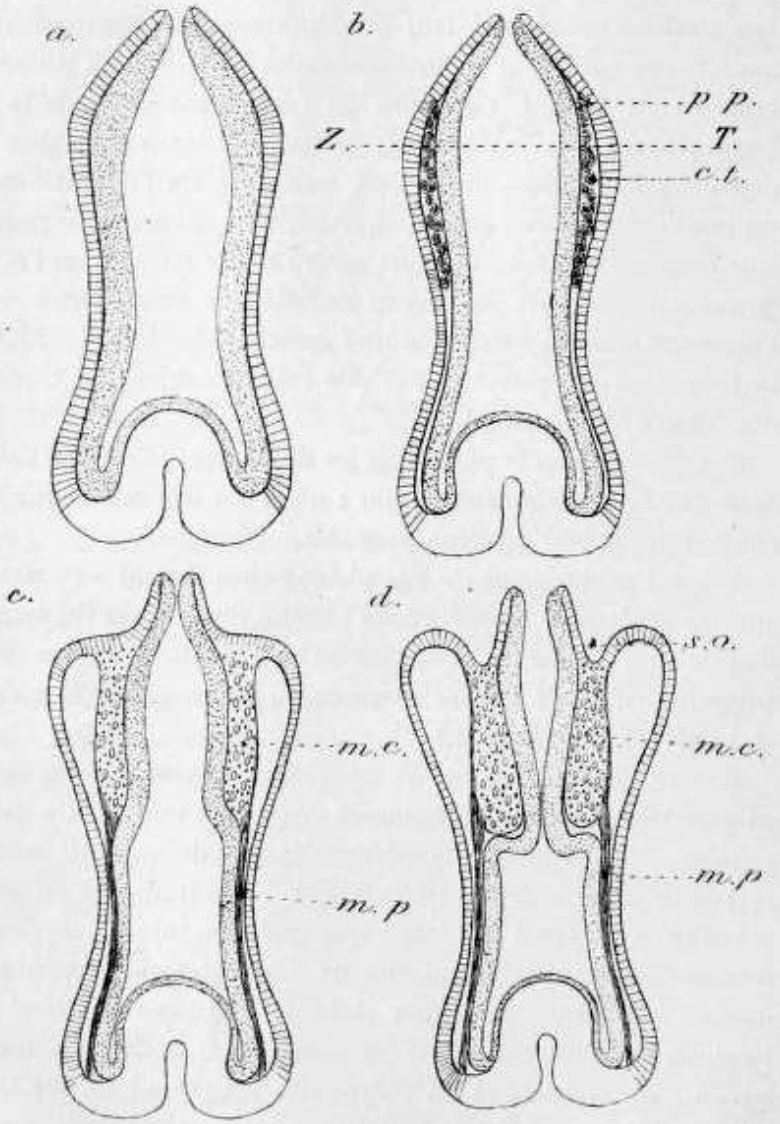


Fig. XXXIV. — Schémas destinés à montrer l'évolution des cordons cellulaires des tœnioles : *Z. T.*, zone de prolifération de premiers tentacules ; *c. t.* cordon cellulaire de la tœniole ; *m. c.*, massif columellaire à nématocystes ; *m. p.*, muscle pédonculaire ; *p. p.*, points de prolifération des cordons cellulaires ; *s. o.* cavité sousombrellaire.

libre dans la cavité gastrovasculaire (fig. 24, 25, *c.l.m.* et *m.c.*).

La masse cellulaire interne de la columelle forme un massif compact sans interposition d'une cavité quelconque. La plupart des cellules qui le composent se transforme en nématoblastes : vers la fin du stade 4, et surtout aux stades suivants le massif columellaire est complètement bourré de capsules de nématocystes à différents états de développement. Cette évolution particulière est surprenante, car on comprend mal en effet à quoi peuvent servir des nématocystes situés dans l'épaisseur d'un organe n'ayant aucune communication avec l'extérieur. On pourrait croire qu'il y a là une sorte de centre de formation de nématocystes destinés à être ultérieurement transportés aux endroits où ils pourront remplir efficacement leur fonction.

La faculté de déplacement des nématoblastes est depuis longtemps connue et récemment encore Hadzi (**1907**, *a*) a décrit chez la *Tubularia* une migration des nématoblastes fort complexe ; mais, nous n'avons jamais constaté rien d'analogue chez les Lucernaires. Le rôle que peuvent jouer les nématocystes à l'intérieur des massifs columellaires reste donc pour moi complètement énigmatique.

La columelle au début de sa formation présente dans son ensemble en coupe transversale la forme d'un losange dont deux faces sont latéro-internes, et deux latéro-externes (fig. 18 et XXXV[b]). Le massif columellaire lui-même (fig. XXXV[a] *m.c.*) prend la forme d'un triangle équilatéral dont les côtés présentent extérieurement une légère convexité. L'un d'eux est interne, les deux autres sont latéro-externes.

Signalons, en passant, une grande ressemblance des columelles des jeunes Lucernaires avec les enteroïdes des Actinies. Elle réside non seulement dans la même forme en feuille de trèfle, mais encore, dans la structure histologique. En effet, les faces latéro-internes des columelles sont recouvertes d'un épithélium essentiellement glandulaire (fig. 18, *eg*), comparable à la bandelette médiane des enteroïdes des Actinies, les faces latéro-exter-

nes présentent un épithélium à cellules allongées, riches en protoplasma et couvertes de cils vibratiles (fig. 18 *e. p.*) et rap-

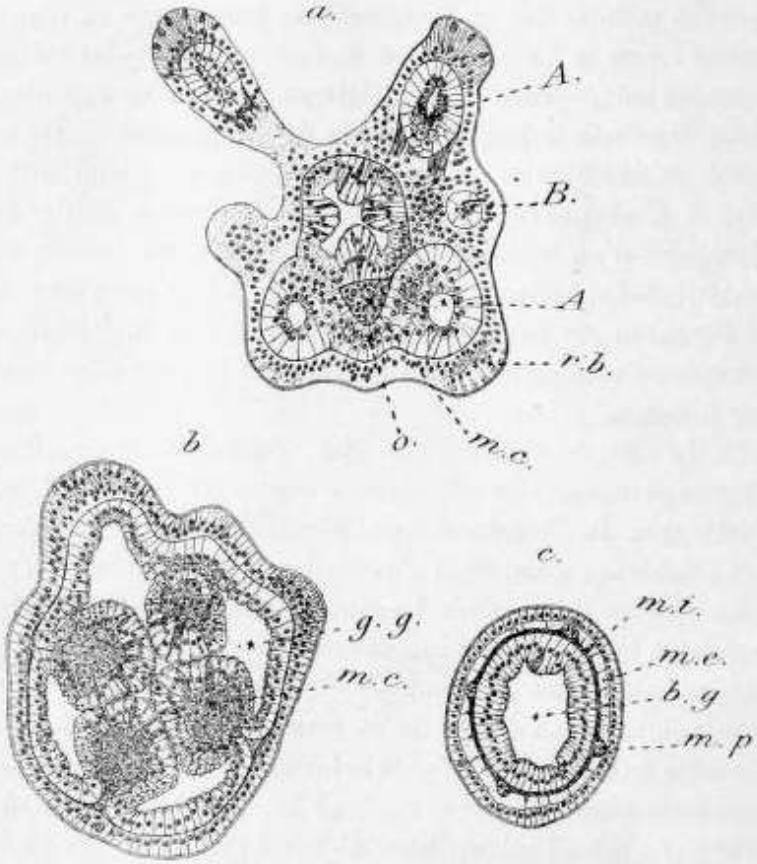


Fig. XXXV. — Polype à 8 tentacules en coupes transversales : *A*, coupe, légèrement oblique de gauche à droite et de haut en bas, passant au niveau du péristome ; *b*, au niveau des columelles ; *c*, au niveau du pédoncule. *A*, tentacules perradiaux ; *B*, tentacules interradiaux ; *b. g.*, basigaster ; *c. l. m.*, columelle ; *g. g.* gouttière gastrique ; *m. e.*, massif columellaire ; *m. e.*, lame mésogléenne externe ; *m. i.*, lame mésogléenne interne ; *m. p.*, muscle pédonculaire ; *r. b.*, renflement basilaire des tentacules perradiaux, × 220.

pellent les deux bandelettes latérales ciliées des enteroïdes.

Si l'on voulait rapprocher la tœniole des Lucernaires du septum des Actinies, on pourrait voir dans la columelle l'enteroïde et dans la cloison la lame septale.

Cependant nous croyons que ces analogies sont d'ordre pure-

ment physiologique et provoquées par une même fonction à remplir.

Muscles pédonculaires. — La partie du cordon cellulaire située dans le pédoncule a une évolution bien différente.

Elle s'épaissit peu et ne présente au début sur les coupes transversales que deux ou trois cellules, rarement davantage. Au moment de la formation de la columelle, elle subit des modifications histologiques qui amèneront la formation des quatre muscles interradiaux du pédoncule. En effet, tout autour de chaque cordon naissent des fibrilles musculaires longitudinales (fig. XXXV *c.* et fig. 19 *m. p.*), elles apparaissent d'abord à son extrémité supérieure et s'étendent progressivement vers le bas. Sur une coupe transversale du muscle ainsi formé, on remarque que la couche fibrillaire est externe et représentée par une dizaine de fibrilles de section ovalaire ; la partie centrale est occupée par une masse protoplasmique renfermant deux ou trois noyaux et dans laquelle on distingue mal les limites cellulaires. Le muscle entier est logé dans une sorte de gouttière longitudinale fournie par la couche interne de mesoglée.

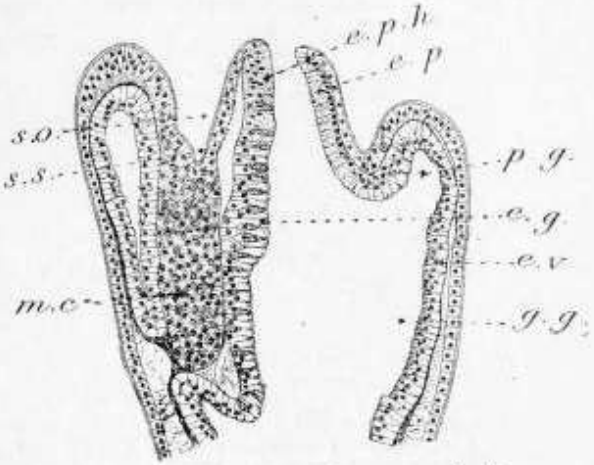


Fig. XXXVI. — Stade à 8 tentacules en coupe longitudinale passant interradialement dans la moitié gauche et perradialement dans la moitié droite de la figure : *e. g.*, épithélium glandulaire ; *e. p.*, épithélium pigmentaire ; *é. p. h.*, épithélium pharyngien ; *e. v.*, épithélium vacuolaire ; *g. g.* gouttière gastrique ; *m. c.*, massif columellaire ; *p. g.*, poche gastrique ; *s. o.*, cavité sousombrellaire ; *s. s.* saccule sousombrellaire, × 220.

Vers le haut, les muscles du pédoncule s'attachent sur les massifs columellaires non pas à leur base, mais un peu au-dessus et en dehors (fig. 25, *m. p.*), de telle sorte que les bases arrondies de ces massifs restent libres. Les fibrilles remontent

sur leurs faces externes et arrivent jusqu'à la sousombrelle. D'après nos observations, elles apparaissent premièrement à l'endroit où le cordon se jette sur le massif columellaire et de là progressent dans les deux directions opposées, en bas et en haut.

Saccules sousombrellaires. — Le développement des saccules sousombrellaires est en relation intime avec l'évolution des columelles. Nous constatons pour la première fois leur présence vers la fin du stade 4 (fig. 25 et XLIV *s.s.*). A ce moment,

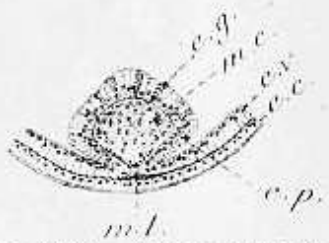


Fig. XXXVII. — Coupe transversale de la columelle au début du stade 8 : *e. c.*, ectoderme ; *é. g.*, épithélium glandulaire ; *é. p.*, épithélium pigmentaire ; *é. v.*, épithélium vacuolaire ; *m. c.*, massif columellaire ; *m. l.*, muscle longitudinal de la tœniole, × 220.

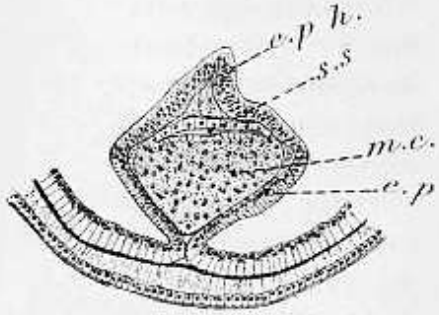


Fig. XXXVIII. — Coupe transversale de la columelle au début du stade 16 : *é. p.*, épithélium pigmentaire ; *é. p. h.*, épithélium pharyngien ; *m. c.*, massif columellaire ; *s. s.*, saccule sousombrellaire, × 220.

ils se montrent dans les interradius comme de larges enfoncements de la gouttière sousombrellaire, peu profonds, visibles seulement sur une ou deux coupes transversales ; les suivantes n'entament, immédiatement au-dessous, que les tœnioles avec leurs massifs sans cavité. Les saccules s'accroissent en profondeur d'une manière très spéciale.

Au début du stade 8, ils ont la forme de fentes allongées tangentiellement (fig. XXXVIII *s.s.*). Le fond de chacun d'eux disposé en arête s'appuie sur la face axiale du massif columellaire (fig. XXXVI *s.s.*). Les cellules de ce dernier, placées au début sans ordre apparent s'alignent régulièrement sur la face axiale du massif juste au-dessous du fond de l'ébauche sacculaire en une assise épithéliale. Celle-ci se sépare par délamination du reste du massif et ne lui reste attaché que suivant deux lignes

latéro-verticales ; ainsi se forme une étroite fente qui fait suite au fond du saccule, et, progressivement l'approfondit d'un stade à l'autre (fig. XLVI, XLII *s. s.*), ce phénomène marche si lentement qu'il se manifeste à l'extrémité inférieure du massif columellaire qu'au stade 64 environ. A ce moment le développement en profondeur est déjà achevé. La croissance en largeur se lit facilement sur les coupes transversales. Nous en avons figuré cinq : les quatre premières au même grossissement, la dernière à un grossissement plus faible ; toutes passent au même niveau soit

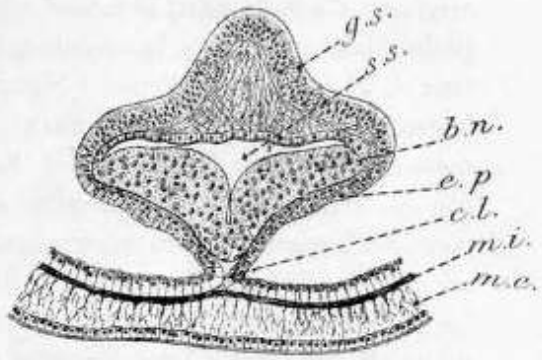


Fig. XXXIX. — Coupe transversale de la columelle au début du stade à 40 tentacules : *b. n.*, bande à nématocystes ; *c. l.*, cloison ; *é. p.*, épithélium pigmentaire ; *g. s.*, gland unicellulaire de l'épithélium pharyngien ; *m. e.*, lame mésoglœenne externe ; *m. i.*, *e.*, lame mésoglœenne interne ; *s. s.*, saccule sousombrellaire, × 220.

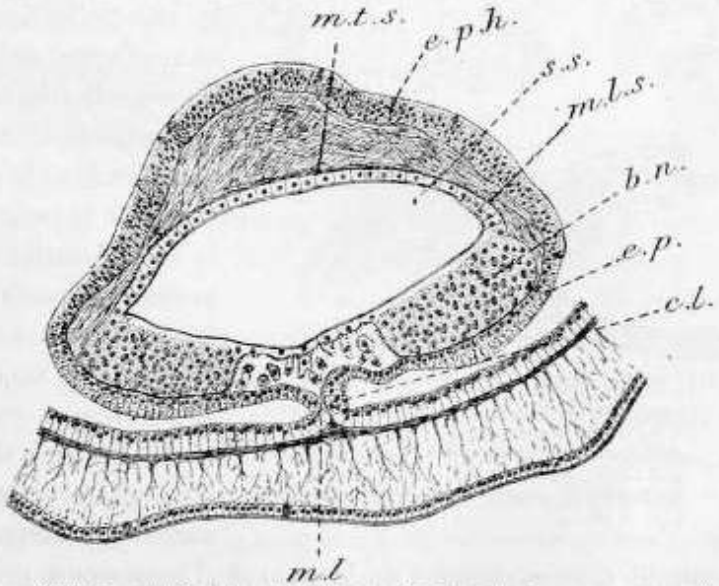


Fig. XL. — Coupe transversale de la columelle au stade à 54 tentacules : *b. n.*, bande à nématocystes ; *c. l.*, cloison ; *e. p.*, épithélium pigmentaire ; *e. p. h.* épithélium pharyngien ; *m. l.*, muscle longitudinal de la tœniole ; *m. l. s.*, muscle longitudinal du saccule *m. t. s.*, muscle transversal du saccule ; *s. s.*, saccule sousombrellaire, × 220.

immédiatement au-dessous du fond de la sousombrelle.

La figure XXXVII correspond au stade à quatre tentacules. Nous voyons qu'à ce moment le massif columellaire (*m. c.*) est encore plein. Mais au stade 8, le saccule y apparaît comme une fente très allongée tangentiellement (fig. XXXVIII), qui envoie radialement et en dehors (fig. XXXIX) une branche coupant le massif en deux parties latérales. Sur la figure XL le saccule sousombrellaire (*s.s.*) se montre sous forme d'une cavité à contours arrondis ayant pour parois : axialement, une mince assise de cellules aplaties ou cubiques ; latéralement, deux bandes de cellules disposées en plusieurs couches et renfermant de nombreux nématocystes (*b.n.*) ; extérieurement, au voisinage de la cloison, une assise cellulaire destinée essentiellement à fournir les fibrilles au muscle tœniolaire longitudinal. Enfin la figure XLI représente la coupe de la columelle dans un animal ayant des glandes sexuelles déjà ébauchées. Quelques coupes longitudinales nous font voir le progrès de la « délamination » du saccule en profondeur (fig. XLVI et XLII *s. s.*).

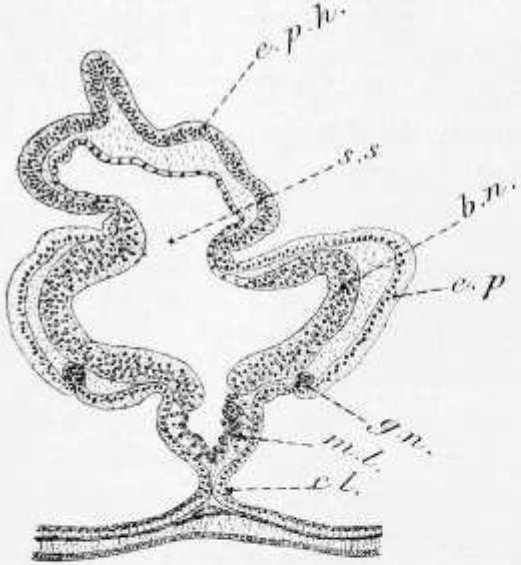


FIG. XLI. — Coupe transversale de la columelle de l'animal ayant commencé à former les glandes génitales : *b. n.*, bandes à nématocystes ; *c. l.*, cloison ; *e. p.*, épithélium pigmentaire ; *e. p. h.*, épithélium pharyngien ; *g. n.*, glande génitale ; *m. l.*, muscle longitudinal de la tœniole ; *s. s.*, saccule sousombrellaire, × 96.

SOUSOMBRELLE. — Nous avons vu que la sousombrelle débute au stade 4 comme une membrane horizontale résultant d'un étalement de la base de l'hypostome primitif, et qui bientôt se creuse en une gouttière circulaire entourant la base du manubrium (fig. 25 et 15 *s.o.*).

Nous pouvons considérer la formation de l'ébauche de la sousombrelle comme une véritable invagination de la membrane péristomienne ; mais c'est à un processus d'un autre ordre qu'est dû son approfondissement, car son fond, à ce

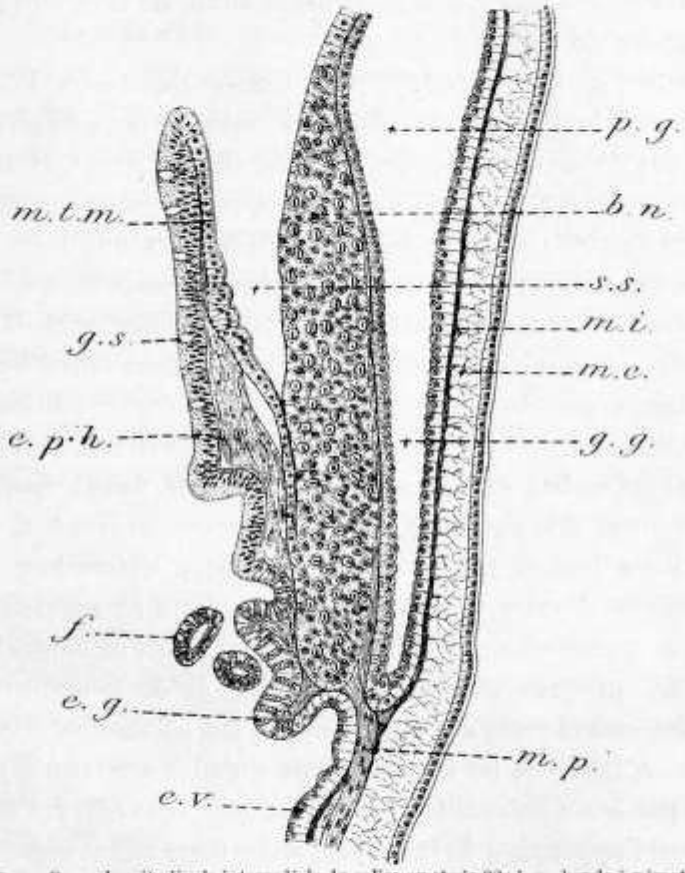


FIG. XLII. — Coupe longitudinale interradiale du calice au stade 32 : *b. n.*, bande à nématocystes ; *é. g.*, épithélium glandulaire ; *é. p. h.*, épithélium pharyngien ; *é. v.*, épithélium vacuolaire ; *f.*, filament mésenthérique ; *g. g.*, gouttière gastrique ; *g. s.*, cellule glandulaire de l'épithélium pharyngien ; *m. e.*, lame mésogléenne externe ; *m. i.*, lame mésogléenne interne ; *m. i.*, lame mésogléenne interne ; *m. p.*, muscle pédonculaire ; *m. t. m.*, muscle transversal du manubrium, × 220.

moment, est soutenu par quatre énormes piliers, les columelles (*m. c.*), qui s'opposent à tout mouvement de descente de la part de celui-ci. Il est plus simple de supposer, et c'est ce que nous faisons, que la cavité sousombrellaire s'agrandit par un accroissement du bord calicinal en hauteur. Quel

que soit d'ailleurs le mode réel du processus, le résultat final est le même.

Cavité gastrovasculaire. — Le développement énorme que prennent les columelles amène une certaine complication dans la constitution, si simple jusqu'alors, de la cavité gastrovasculaire du calice.

Chaque gouttière gastrique ne communique avec l'estomac que par un long et étroit couloir situé entre les deux faces latéro-internes de deux columelles voisines (fig. XLIII *g.l.* et fig. 18). Il peut arriver que celles-ci s'appliquent étroitement l'une contre l'autre par leurs faces internes alors que leurs arêtes axiales se touchent au centre de l'estomac, mais sans se souder jamais. L'estomac se réduit alors à un espace virtuel et les couloirs qui établissaient une communication entre lui et les gouttières gastriques se ferment. Dans ces conditions, ces gouttières se transforment en véritables canaux fermés de toutes parts sauf en bas où elles se jettent isolément dans le basigaster. Le contact des columelles entre elles est souvent si intime que leurs limites sont parfois difficiles à déterminer. Il est cependant d'ordre purement physiologique et ne peut avoir aucune signification morphologique. En effet, ce contact ne se produit qu'après une récente absorption de nourriture : les cellules endodermiques qui tapissent les columelles sont alors tellement gorgées de sucs nutritifs qu'elles arrivent à se toucher par leurs extrémités distales d'une columelle à l'autre.

Avec l'apparition de la sousombrelle nous allons être témoins de formations nouvelles dans la cavité gastrovasculaire.

Vers la fin du stade 4, la gouttière péristomienne qui représente l'ébauche de la sousombrelle détermine sur le plafond de la cavité gastrovasculaire une saillie circulaire, située à une certaine distance de la paroi externe du corps. Cette saillie donne naissance, entre elle et la paroi calicinale externe, à une sorte de large galerie endodermique située sous le bord du calice (fig. XXXVI *p.g.*) et vers le bas communiquant largement avec le reste de la cavité gastrovasculaire dont elle n'est qu'une

dépendance. La galerie endodermique est subdivisée en quatre compartiments distincts par quatre cloisons interradiales qui ne sont que la continuation de celles rattachant les columelles aux parois du corps.

Ces compartiments sont les ébauches des *poches gastriques* (fig. XXXVI et 17 *p. g.*).

Les poches gastriques s'approfondissent par un accroissement en hauteur du bord ombrellaire en suivant toutes ses inflexions et notamment en formant les cavités des bras.

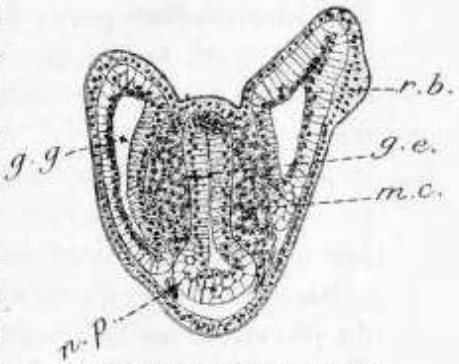


Fig. XLIII. — Coupe tangentielle du calice au stade à 8 tentacules : *g. e.*, galerie de communicacation entre la gouttière gastrique et l'estomac ; *g. g.*, gouttière gastrique ; *m. c.*, massif columellaire ; *m. p.*, muscle pédonculaire ; *r. b.*, renflement basilaire des tentacules perradiaux, × 220.

L'apparition des orifices septaux qui établissent la communication entre les poches gastriques est en relation étroite à celle des tentacules interradiaux, au moment du passage du stade 4 au stade 8. Ces tentacules naissent sur le bord ombrellaire exactement au-dessus de l'insertion des cloisons à l'endroit où la paroi externe du corps se réfléchit en péristome. Leur axe endodermique ne peut par conséquent prendre naissance directement sur l'endoderme gastrique qui, en cet endroit, est repoussé vers l'intérieur par la lame mésogléenne radiale de la cloison. Mais alors les deux angles trièdres externes de

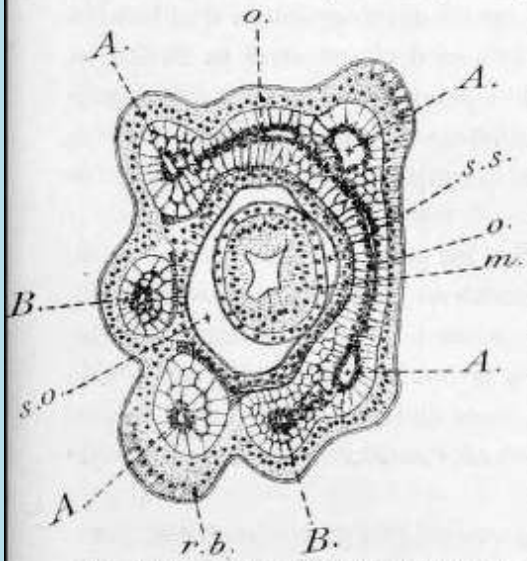


Fig. XLIV. — Coupe transversale, légèrement oblique de gauche à droite et de haut en bas, au stade 8. *A*, tentacules perradiaux ; *B*, tentacules interradiaux ; *m*, manubrium ; *o*, orifice septal ; *r. b.*, renflement basilaire des tentacules perradiaux ; *s. o.*, cavité sousombrellaire ; *s. s.*, saccule sousombrellaire, × 220.

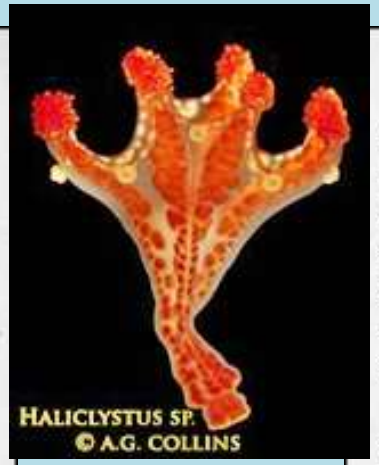
deux poches voisines s'accroissent en dehors et en haut (fig. 21-22 et XLIV *o.*) en repoussant devant eux l'ectoderme adjacent. En même temps, leurs parois de contact se détruit en fournissant *l'orifice septal*, tandis que les deux sommets transformés en diverticule unique, en s'allongeant donnent l'axe endodermique du tentacule interradial dont la cavité débouche par conséquent au niveau de l'orifice septal. Donc les formations des orifices septaux et des tentacules interradiaux sont contemporaines et dès leur origine ces derniers sont situés dans les interradius.

Basigaster. — Jusqu'au stade à 16 tentacules la cavité du pédoncule ou basigaster est simple, sans aucune cloison (fig. 19 et 25 *b.g.*) Au fond de cette cavité, il existe une sorte de galerie entre la paroi externe du corps et la saillie provoquée par l'invagination glandulaire de la sole pédieuse (fig. 20, 25 *g.p.g.*). C'est dans cette galerie (fig. 20 *c.*) que commence le cloisonnement vers le stade 16 et de là, il progresse lentement vers le haut. Les plis endodermiques du basigaster, situés dans les interradius prennent dès leur naissance un tel développement que bientôt ils se soudent suivant son axe en divisant ainsi sa cavité en quatre canaux perradiaux indépendants. Dans un même animal quatre coupes transversales choisies dans une série descendante montrent sans autre description comment s'opère ce cloisonnement (fig. 26-29).

La première des coupes (fig. 26) passe dans une région où le pédoncule n'a pas encore formé de plis, la dernière (fig. 29), dans une région où le cloisonnement est complètement achevé. Remarquons que les muscles pédonculaires (*m. p.*) séparés de l'endoderme par la couche interne de la mésoglée (*m. i.*) sont en dehors des plis et ne peuvent être considérés comme cause de ces derniers.

D'autre part, nous voyons que les plis du basigaster se développent indépendamment des tœnioles du calice et de bas en haut c'est-à-dire justement dans la direction opposée.

Le cloisonnement progresse très lentement dans le sens indiqué et chez des animaux ayant déjà commencé à former



leurs glandes génitales le quart supérieur du pédoncule environ n'est pas encore divisé, ce n'est qu'à un âge assez avancé que les plis du basigaster arrivent à la limite inférieure du calice et rejoignent les tœnioles de celui-ci. Cette évolution nous amène à conclure que les plis du basigaster ayant une origine et une évolution différentes de celles des tœnioles de la région calicinale ne peuvent être considérés comme leurs homologues.

Musculature. — Aux stades 4 et 8 la musculature se réduit aux fibrilles des tœnioles, dont nous avons décrit plus haut l'évolution, et à celles des tentacules.

Sur chaque tentacule les fibrilles musculaires longitudinales forment une sorte de gaine située sous l'ectoderme, mais tandis que, sur la face interne du tentacule, elles sont très nombreuses et forment une rangée serrée, sur la face externe elles sont rares et très espacées. Arrivées à la base des tentacules (fig. 15 *f.t.*), elles se comportent différemment suivant la place qu'elles occupent. Celles qui sont situées sur la face externe se perdent vers la base du tentacule sans passer sur la paroi calicinale ; celles des faces latérales se réfléchissent les unes à droite, les autres à gauche, pour suivre un moment le bord calicinal, mais sans atteindre les fibrilles des tentacules voisins ; celles des faces internes, dans les tentacules interradiaux, s'enfoncent dans les columelles qu'ils surmontent et se mêlent aux fibrilles de celles-ci ; dans les tentacules perradiaux, elles se divisent en trois faisceaux : deux latéraux se dirigent l'un à droite, l'autre à gauche vers les massifs columellaires voisins, un faisceau, médian, passe sur la sousombrelle la traverse radialement en suivant la mésogonie, atteint le manubrium et remonte suivant son arête en se divisant en deux branches parallèles très rapprochées mais distinctes (fig. 16 et 17 *m.l.m.*).

Indépendamment des fibrilles tentaculaires d'autres éléments s'ajoutent plus tard à la musculature du manubrium : ce sont les fibrilles transversales, en quatre nappes indépendantes et dont la formation est due à l'ectoderme des quatre faces interradiales du manubrium (fig. 16, 17, XLVI *m.t.m.*).

Pendant le cours du développement des saccules sousombrellaires et en dehors du muscle longitudinal de la tœniole, situé au voisinage de la cloison, apparaissent d'autres muscles en relation avec la couche épithéliale axiale du saccule. Ils comprennent d'une part deux faisceaux latéraux de fibres longitudinales (fig. XL, *m.l.s*) qui passent vers le haut sur le manubrium, se croisent à angle droit avec les fibres transversales de celui-ci ; d'autre part, des fibrilles transversales qui joignent les deux précédents (*m. t. s.*).

Toutes ces fibrilles que nous venons de décrire sont peu individualisées et en contact immédiat avec l'épithélium ectodermique qui leur a donné naissance

Des muscles d'une autre catégorie, notamment : les longitudinaux des tœnioles et le circulaire du bord ombrellaire, se forment au dépens de cellules ou de groupes de cellules détachés de l'épithélium ectodermique. Le muscle longitudinal de la tœniole débute, comme nous l'avons vu, à l'apparition du cordon cellulaire comme une rangée de fibrilles étroitement appliquée contre la face interne de ce cordon (fig. 16-18, 22, *m.l.*). Il persiste en cet état jusqu'au moment où le saccule sousombrellaire coupe le massif columellaire en deux moitiés droite et gauche (fig. XL) qu'il rejette latéralement et forme sur sa face externe une assise épithéliale ectodermique destinée à fournir de nouvelles fibres musculaires (fig. XLI *m.l.*). Cette assise forme alors des plis profonds mais étroits s'enfonçant dans la mésoglée sousjacente. Les cellules qui les composent sécrètent à leurs faces externes des fibrilles longitudinales ; le plis se détache ensuite complètement de l'assise épithéliale originelle et reste contenu dans la mésoglée de la cloison. Chaque pli est d'une longueur verticale variable et peut être suivie sur quelques coupes transversales. Il est cependant probable que ces plis placés à différentes hauteurs sur la columelle ajustent ultérieurement leurs fibrilles pour former le muscle tœniolaire définitif.

Ce mode de formation explique l'aspect particulier de ce muscle en section transversale : les fibrilles y sont disposées

suivant les ovales plus ou moins allongés, à l'intérieur desquels se trouvent quelques noyaux ; chacun des groupes ovalaires de fibrilles provient d'un plis de l'assise épithéliale.

Chez les Lucernaires adultes le muscle circulaire du bord calicinal est découpé en huit faisceaux distincts per- et interradiaux, par les bras. Quand ces faisceaux apparaissent vers le stade 24, c'est-à-dire au moment où les bras commencent à se dessiner, ils présentent seulement quelques fibrilles. Au fur et à mesure de la croissance progressive des bras d'autres fibrilles s'y ajoutent, tantôt isolément, tantôt par groupes. Ce mode de formation est tout à fait semblable à celui des muscles tœniolaires longitudinaux. Les huit faisceaux per- et interradiaux se développent indépendamment les uns des autres et il n'existe pas même chez les Lucernaires jeunes le muscle circulaire non fragmentaire.

c. — Evolution histologique des épithéliums ecto- et endodermiques.

Comme formations spéciales de l'ectoderme nous nous bornerons à décrire rapidement la glande pédieuse et la transformation des tentacules per-et interradiaux en corps marginaux.

Glande pédieuse. — La glande pédieuse apparait peu après la fixation de la larve (fig. XXVI. *i.p.*) et provient de l'invagination de la base de celle-ci ; dès le début elle présente tous ses caractères histologiques, mais c'est chez le Polype à 24 tentacules environ qu'elle atteint son maximum du développement.

La sole pédieuse d'un jeune polype d'*Haliclystus* présente deux parties histologiquement bien distinctes : la première, la sole pédieuse proprement dite, en contact immédiat avec la surface sur laquelle l'animal est fixé ; la seconde, la partie invaginée ou glande pédieuse (fig. 20, 25, XXXI, XXXIII *g. p.*).

La sole pédieuse est constituée essentiellement par des

éléments cellulaires de deux sortes : des cellules de soutien et des cellules glandulaires. Les premiers sont des cellules extrêmement allongées, presque filamenteuses, comprimées par leurs voisines, les cellules glandulaires. Elle comportent vers leur tiers postérieur un renflement avec le noyau.

Les cellules glandulaires se distinguent en deux groupes par leur forme mais surtout par leur contenu. Les unes sont d'énormes cellules allongées, s'étendant dans toute l'épaisseur de l'épithélium ; elles renferment des granules de taille uniforme, se colorant de préférence par la *Verte-Lumière* ; les autres, visibles seulement dans la moitié supérieure de l'épithélium, plus petites, plus rares que les premières, remplies de bâtonnets allongés et courbés, ayant une affinité pour l'*Eosine*. On constate souvent que ces bâtonnets sortent à l'extérieur par des orifices percés dans la cuticule à leur niveau.

L'épithélium de l'invagination pédieuse, bien délimité, est différent de celui de la sole. Il est également composé de cellules de soutien et de cellules glandulaires alternant assez régulièrement entre elles. Les cellules de soutien sont minces, comprimées présentant un noyau vers leur milieu ; les cellules glandulaires forment presque la totalité des cellules de l'invagination. Elles présentent un contenu spongieux n'admettant pas les colorants acides, mais teinté en gris jaunâtre par l'hœmatoxyline au fer ; leurs noyaux sont basilaires. La fixation du polype est assurée par la sécrétion de ces cellules, sécrétion souvent si abondante qu'aux stades 4 ou 8 elle forme quelquefois une sorte de coussinet atteignant une hauteur parfois égale au tiers de celle du polype. A partir du stade 24 la glande pédieuse n'augmente plus de volume et par conséquent devient de plus en plus petite par rapport aux parties environnantes. Elle n'existe plus chez l'adulte d'*Haliclystus octoradiatus*. Je n'ai cependant pu mettre en évidence ni son mode, ni son moment de disparition ; ce moment paraît être très variable. En effet, chez des animaux ayant commencé à former leurs glandes génitales nous avons pu constater sur les coupes, tantôt son absence complète,

tantôt sa présence avec tous ses caractères, sans traces de dégénérescence, il doit varier par conséquent suivant les individus. La glande pédieuse persiste plus longtemps chez les *Lucernaria campanulata* et les *Craterolophus Fethys*, où elle présente d'ailleurs les mêmes caractères et le même degré du développement que chez l'*Haliclystus*. Nous avons constaté sa persistance, dans les deux espèces, chez des individus à produits sexuels complètement mûrs.

Corps marginaux. — Nous avons précédemment montré comment la marche de l'épaississement ectodermique sur les tentacules per- et interradiaux aboutit à la formation des corps marginaux. Il nous reste à en indiquer le processus histologique.

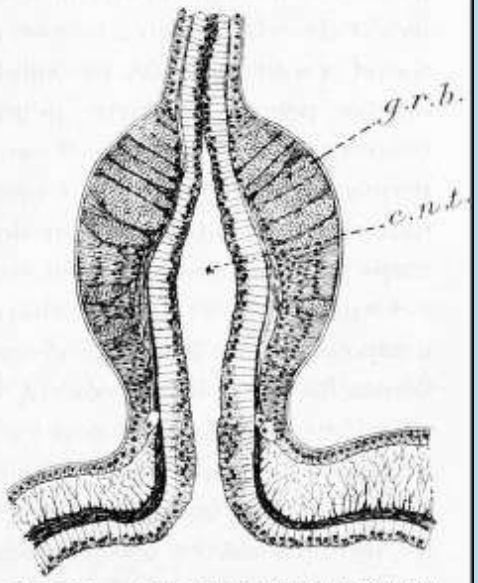


Fig. XLV. — Coupe longitudinale du tentacule perradial pendant sa transformation en corps marginal ; *c. n. t.*, canal tentaculaire ; *g. r. b.*, cellules glandulaires, × 220.

Au stade 4 (fig. 21, XXXV *r. b.*), l'épaississement basilaire des tentacules est simplement composé de cellules ne se distinguant de cellules épithéliales ectodermiques ordinaires que par leur forme plus allongée. A ces cellules, qui continuent à croître, s'en ajoutent au stade 8 (fig. 15, *r.b.*) d'autres de nature glandulaire. Nous sommes alors en présence des cellules de soutien et des cellules glandulaires qui constituent les deux composants essentiels de l'épaississement tentaculaire et des futurs corps marginaux. Les éléments glandulaires sont groupés en grande masse vers l'extrémité distale du renflement basilaire (fig. XLV, *g.r.b*) et conservent cette situation dans les corps marginaux complètement développés. Leur forme est celle d'un ovoïde traversant toute l'épaisseur de l'épithélium et ils sont remplis

d'une sécrétion spongieuse très fine, qui ne se colore pas par les réactifs ordinaires, reste toujours claire, tranchant ainsi sur le fond sombre formé par les cellules de soutien. A un moment difficile à préciser, à ces cellules s'en ajoutent d'autres, également glandulaires, rappelant, tant par leur situation superficielle que par leur contenu, les cellules à bâtonnets, signalées dans la glande pédieuse.

A chaque stade, l'épaississement glandulaire s'étend progressivement vers l'extrémité distale du tentacule. La tête même de celui-ci subit le sort de son pédoncule : les nématocystes sont résorbés, les cellules deviennent glandulaires et on finit par ne retrouver qu'un reste insignifiant de la tête primitive on y reconnaît encore les nématocystes ; ces derniers disparaissent enfin complètement et les cellules glandulaires prennent possession de toute l'extrémité distale du corps marginal complètement constitué à ce moment.

Endoderme. — L'endoderme du polype à deux tentacules se compose essentiellement de deux sortes de cellules : nous qualifierons les unes de *vacuolaires*, les autres de *glandulaires*. Les premières sont de beaucoup les plus nombreuses, très vacuolaires, de forme prismatique, plus ou moins allongées suivant le degré de leur imbibition par les sucs nutritifs ; leurs noyaux de protoplasma et de quelques granules pigmentaires sont presque toujours situés distalement.

Les cellules glandulaires, jouant un rôle important dans la digestion des aliments, se présentent sous forme d'ovoïdes allongés remplis de grains de sécrétion sphériques qui retiennent de préférence les colorants acides ; les noyaux sont situés vers leur base. Ces éléments glandulaires sont relativement rares et disséminés irrégulièrement parmi les cellules vacuolaires ; au contraire, à partir du stade 4, leur nombre augmente et ils se localisent dans le manubrium et le calice suivant quatre bandes interradiales (fig. XXXVII, XXXV, XXXVI) ; dans le calice ils forment, entremêlés de cellules vacuolaires le revêtement axial des tœnioles. Aux stades suivants l'endoderme présente d'autres différentiations locales.

Un changement d'aspect, dû à l'activité de division, s'opère dans les cellules vacuolaires de manubrium devenu nettement carré : elles deviennent ciliées plus riches en protoplasma et les noyaux se placent vers leur base (fig. XLVI, et 17 *eph*, *ep*) ; cependant leurs facies diffèrent suivant que l'on considère les angles perradiaux ou bien les faces interradiales du manubrium. Dans la première région les cellules sont moins allongées et leurs noyaux basilaires se disposent en une seule rangée (fig. XXXVI *e. p.* et 16,17). Cet épithélium descend vers le fond du manubrium, contourne la saillie, provoquée par la sousombrelle sur le plafond de la cavité gastrovasculaire, remonte sur la paroi externe des poches gastriques (fig. XXXVI, 17 *e. p.*), mais là s'arrête bientôt pour céder place aux cellules vacuolaires qui constituent le reste du revêtement des poches et des gouttières gastriques. D'autre part, il s'étend vers le bas et de chaque côté aux faces latéro-externes des tœnioles (fig. 18, 23, L *ep.*) où il devient plus riche en granules pigmentaires ; pour cette raison, nous le nommerons : *épithélium endodermique pigmentaire*. Il est limité sur les tœnioles exclusivement à leurs faces latéro-internes, les faces axiales étant tapissées, comme nous l'avons dit, par des cellules glandulaires (fig. 18 *e.g.*) ; les limites entre les deux sont assez tranchées et se trouvent suivant les arêtes latérales des columelles. Pendant toute l'évolution l'*épithélium pigmentaire* garde son caractère et sa place et à partir du stade 8 ne subit pas de variations bien considérables. Il en est tout autrement de l'*épithélium glandulaire*. Il s'étend vers le haut des faces internes des columelles aux faces perradiales du manubrium, mais il subit à partir du stade 8 un changement considérable. Ses cellules, par suite d'une multiplication très active, deviennent très allongées et tellement serrées les unes contre les autres qu'elles forcent leurs noyaux à se placer à différents niveaux en plusieurs rangées. Les cellules glandulaires à contenu granuleux disparaissent et à leur place s'en développent d'autres ovoïdes, plus grandes, à contenu spongieux (fig. XXXIX et XLII *g.s.*). Nous nommerons ce tissu l'*épithélium pharyngien*, car il

constitue la majorité du revêtement interne du manubrium. Il provient, notons-le, de la transformation de l'*épithélium glandulaire* qui tapissait primitivement l'intérieur du manubrium. En effet, au stade 8, on trouve dans cette région tous les passages entre les deux et une coexistence des cellules glandulaires à

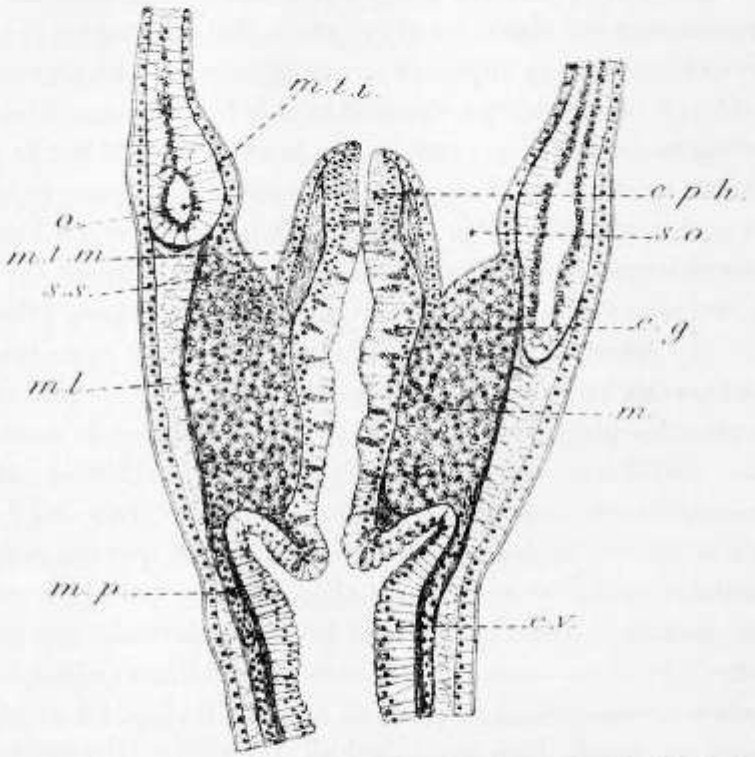


FIG. XLVI. — Coupe longitudinale interradiale du polype au début du stade à 16 tentacules, *é. g.*, épithélium glandulaire ; *e. p. h.*, épithélium pharyngien ; *é. v.*, épithélium vacuolaire ; *m. c.*, massif columellaire à nématocystes ; *m. l.*, muscle longitudinal de la tœniole ; *m. p.*, muscle pédonculaire ; *m. t. i.*, muscle tentaculaire interne ; *m. t. m.*, muscle transversal du manubrium ; *o.*, orifice septal ; *s. o.*, cavité sousombrellaire ; *s. s.*, saccule sousombrellaire, × 220.

contenu granuleux et à contenu spongieux (fig. XXXVI, XLVI *ep.h.*) Au contraire au stade 16 l'*épithélium pharyngien* gagne le fond du manubrium et dès ce moment une limite très nette et sans aucune transition s'établit entre lui et l'*épithélium glandulaire* qui lui fait suite sur les faces axiales des columelles (fig. XLVIII). Cependant aux stades suivants, il continue à s'étendre vers le

bas en passant du manubrium sur les tœnioles. La figure XLVII nous montre le début de cet envahissement sur une coupe transversale passant un peu obliquement de gauche à droite et de haut en bas. Dans la moitié gauche de la figure l'épithélium pharyngien a déjà acquis tous ses caractères : cellules très serrées, riches en protoplasma et à noyaux disposés en plusieurs rangées, entremêlées de *cellules glandulaires spongieuses*. Sur la moitié

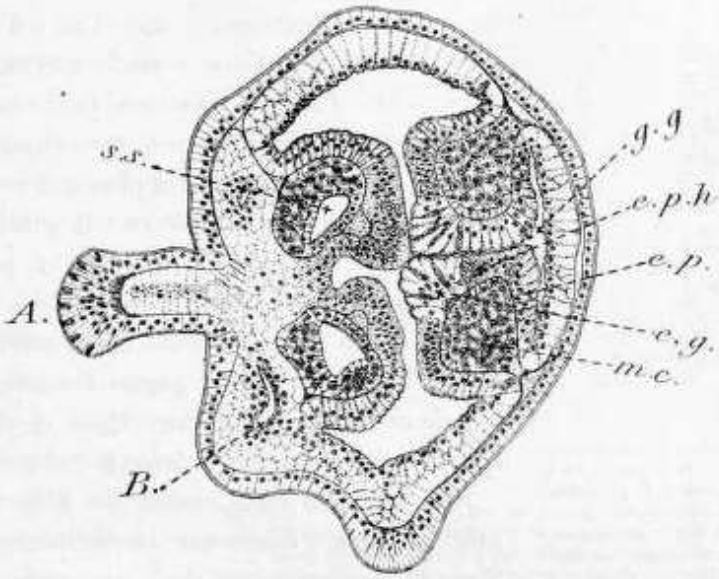


FIG. XLVII. — Coupe transversale, légèrement oblique de gauche à droite et de haut en bas, du stade à 8 tentacules. *A*, tentacule perradial ; *B.*, tentacule interradial ; *é. g.*, épithélium glandulaire ; *é. p.*, épithélium pigmentaire ; *é. p. h.*, épithélium pharyngien ; *g. g.*, gouttière gastrique ; *m. c.*, massif columellaire ; *s. s.*, saccule sousombrellaire, × 220.

droite, la coupe passant un peu plus bas entame les columelles et nous y remarquons que les *cellules glandulaires granuleuses* (*eg*) n'occupent que l'arête interne de celle-ci le reste des faces latéro-internes étant occupé par l'*épithélium pharyngien* (*e. p. h.*) Sur les coupes situées plus bas, nous retrouvons l'aspect antérieur des columelles avec ses faces axiales tapissées l'*épithélium glandulaire* et les faces latéro-externes de *cellules pigmentaires*.

Graduellement aux stades ultérieurs l'*épithélium pharyngien* descend de plus en plus sur les tœnioles en repoussant devant

lui l'*épithélium glandulaire*. Nous attirons l'attention sur ce fait que cette extension de l'*épithélium pharyngien* suit exactement l'approfondissement des saccules sousombrellaires : à chaque stade sa limite inférieure sur la columelle se trouve juste au même niveau que le fond du saccule (fig. XLII, *eph.*)

Nous avons déjà dit que l'*épithélium pharyngien* repousse devant lui l'*épithélium glandulaire*. En effet, on ne peut, à cause des limites tranchées et l'absence de transition entre les deux, interpréter l'extension de l'un d'eux comme résultat d'une transformation au dépens de l'autre. D'autre part, cette extension progressive est accompagnée de plissements de plus en plus accentués dans l'*épithélium glandulaire* : il suffit de comparer les figures 24, 25 XLII, L pour se rendre compte de ce phénomène.

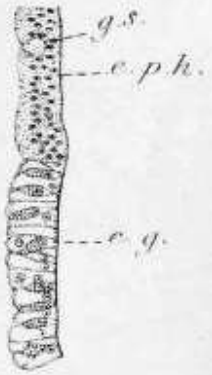


FIG. XLVIII. — Epithélium de la face axiale de la columelle ; *é. g.*, épithélium glandulaire ; *é. ph.*, épithélium pharyngien ; *g. s.*, cellule glandulaire de l'épithélium pharyngien, × 400.

Au stade à 64 tentacules environ l'*épithélium pharyngien* gagne l'extrémité inférieure des columelles. Que devient alors l'*épithélium glandulaire* ?

Son sort est étroitement lié à la formation des filaments mésentériques. Ceux-ci apparaissent déjà au stade 16, c'est-à-dire au début de l'envahissement des columelles par l'*épithélium pharyngien*. Ils se développent sur les arêtes latérales des tœnioles, vers leur extrémité inférieure (fig. XLIX) . Or, ces arêtes, nous le savons, se trouvent à la limite des *épithéliums glandulaire* et *pigmentaire*. Les filaments mésentériques y prenant exactement naissance (*f.*) présentent un revêtement pigmentaire (*e. p.*) du côté externe et glandulaire (*e. g.*) du côté interne. Sur les coupes transversales on remarque en effet, qu'ils ont une symétrie bilatérale (fig. XLII *f*), une des faces étant aplatie et formée d'étroites cellules ciliées, l'autre bombée, constituée par de nombreux éléments glandulaires.

Au moment du plissement de l'endoderme columellaire il devient très difficile de reconnaître sur les coupes ce qui appartient aux plis eux-mêmes de ce qui revient aux filaments mésentériques et de suivre la marche du développement de ces derniers. Quand l'*épithélium pharyngien* recouvre complètement les faces internes des tœnioles les plis irréguliers s'effacent en grande partie ; on constate alors que tout l'*épithélium glandulaire* a passé sur les filaments gastriques, très nombreux à ce stade. Une grande influence sur cet arrangement des tissus endodermiques me paraît être exercée par la poussée due à l'épithélium pharyngien, mais il m'est impossible de préciser les détails de la régularisation postérieure des effets de ce phénomène.

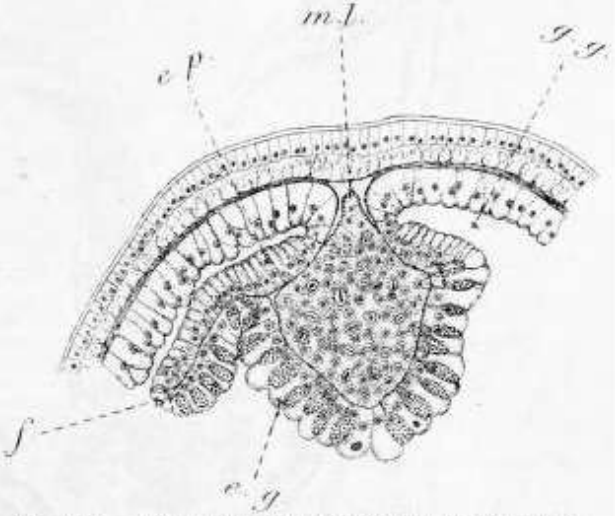


FIG. XLIX. — Coupe transversale de l'extrémité inférieure de la tœniole au stade à 16 tentacules : *é. g.*, épithélium glandulaire ; *é. p.*, épithélium pigmentaire ; *f*, filament mésenthérique ; *g. g.*, gouttière gastrique ; *m. l.*, muscle longitudinal de la tœniole, × 375.

A la fin de cette évolution les différentes parties de l'endoderme de la cavité gastrovasculaire ont acquis leur différentiation et leur distributions définitives :

épithélium pharyngien couvre les faces interradiales du manubrium et les faces latéro-internes des columelles ; y compris son arête axial ;

epithélium pigmentaire revêt les angles perradiaux du manubrium, une partie des parois externes des poches gastriques, les faces latéro-externes des calumelles et les faces externes des filaments mésentériques ;

epithélium glandulaire se retrouve seulement sur les faces internes de filaments mésentériques ;

epithélium vacuolaire tapisse toutes les autres parties : parois externes de poches gastriques, les gouttières gastriques le basigaster avec ses plis.

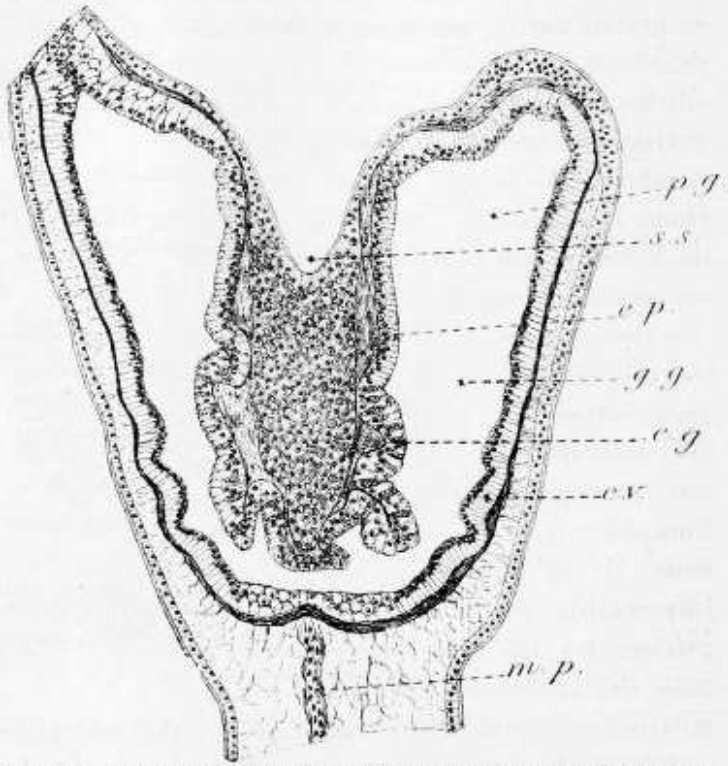


FIG. L. — Coupe tangentielle du calice au commencement du stade 24 : *e. g.*, épithélium glandulaire ; *é. p.*, épithélium pigmentaire ; *é. v.*, épithélium vacuolaire ; *g. g.*, gouttière gastrique ; *m. p.*, muscle pédonculaire ; *p. g.*, poche gastrique ; *s. s.*, saccule sous-ombrellaire, × 220.

GLANDES SEXUELLES. — Le développement des glandes sexuelles se présente comme une différenciation particulière de l'épithélium pigmentaire des tœnioles et des poches gastriques. Les glandes génitales de l'adulte se composent d'une série longitudinale de capsules situées le long de la columelle. Chaque capsule montre dès sa naissance une ébauche distincte sous forme d'une petite invagination de l'épithélium pigmen-

taire (fig. XLI, *gn*). Celle-ci plonge dans la mésoglée sous la bande à nématocystes (*b. n.*) du saccule sous ombrellaire (*s. s.*). Son fond se renfle et donne une sorte de vésicule dont la cavité communique avec la gouttière gastrique par un étroit canal. La paroi vésiculaire est composée de cellules allongées à grands noyaux ; elles passent graduellement aux cellules plus aplaties du canal, à noyaux plus petits. Le cul-de-sac génital en s'enfonçant sous l'épithélium pigmentaires le soulève en une sorte de bosse saillante à la surface de la columelle. Cette basse grandit, devient globuleuse puis se pédiculise : à ce moment, la capsule sexuelle a acquis son aspect définitif (fig. 30). Elle est constituée par une assise externe ciliée, continuation directe de l'épithélium pigmentaire (*ep.*), par une couche interne de cellules génératrices (*a. g*) des éléments reproducteurs, enfin par un canal étroit (*c. n. g.*) qui débouche à la base de la capsule et relie sa cavité interne à la gouttière gastrique. Comme dernière complication arrive le plissement de l'assise génératrice qui augmente ainsi sa surface.

Les ébauches génitales apparaissent d'abord sur la moitié supérieure de la tœniole et dans les poches gastriques dont la paroi sousombrellaire est recouverte en partie par l'épithélium pigmentaire. Plus tard, la moitié inférieure des tœnioles fournit à son tour les capsules génitales, qu'on rencontre souvent dans cette région même chez l'animal adulte à différents états de développement.

Conclusion et comparaison entre le développement des Lucernaires et des Acraspèdes supérieures.

Les Lucernaires appartiennent au groupe des Méduses Acraspèdes ou Acalephes et se placent à côté des ordres considérés comme inférieurs des *Cuboméduses* et des *Tesserides*. Ces formes se relient aux Acraspèdes supérieures, *Semostomides* et *Rhizostomides* par des groupes intermédiaires comme les *Periphyllides* et les *Ephyropsides*. Toutefois ces relations phylo-

génétiques furent établis sur des considérations purement morphologiques, car l'embryogénie était presque complètement inconnue, sauf dans les Méduses supérieures. En faisant connaître le développement des Lucernaires, il semblerait naturel que nous reprenions la discussion des rapports des Acraspèdes entre elles. Malheureusement les Lucernaires ne représentent qu'une faible partie du groupe, et, tant que le développement des chaînons qui les relient aux Méduses supérieures : *Tesseridés*, *Periphyllidés*, *Ephyropsidés*, restera ignoré, toute discussion de ce genre risque de demeurer stérile.

Nous nous bornerons donc simplement à faire ressortir les similitudes et les divergences entre le développement des Lucernaires et celui des Méduses supérieures. Celui-ci a été d'abord et surtout connu par les études de CLAUS et de GŒTTE, puis postérieurement modifié et complété par d'autres auteurs.

Nous avons insisté à propos de la division de l'œuf (*pg.* 21) sur le caractère commun que présentent les Acraspèdes et les Cœlentérés en général, dans le manque d'orientation et de fixité d'un plan de segmentation défini et constant.

La formation de l'endoderme est trop variable dans les différentes Acraspèdes, même chez des espèces voisines (voir HYDE **1894**) pour que l'on puisse faire des comparaisons ; c'est tantôt une invagination comme chez *Aurelia aurita* (KOWALEWSKY, HŒCKEL, CLAUS), *Pelagia noctiluca* (METSCHNIKOFF, GŒTTE), tantôt une migration multipolaire, comme chez *Cyanea arctica* (M. MURRICH) ou *Cotylorhiza tuberculata* (GŒTTE) ; tantôt une invagination unipolaire comme chez *Cyanea capillata* (HAMANN) ou *Chrysaora* (CLAUS); tantôt enfin une délamination comme chez *Aurelia marginalis* (HYDE). Les Lucernaires à cet égard présentent un type différent dû à l'absence de toute cavité de segmentation. Leur formation de l'endoderme peut être rapprochée le plus de celle d'*Aurelia* décrite par CLAUS (**1883**) à part chez cette dernière la présence quoique réduite d'une cavité de segmentation et un rapprochement plus grand du type de l'invagination que du type de la migration.

Les quelques planulas des Acraspèdes que l'on connaît présentent un aspect et une structure assez uniformes, celles des Lucernaires sont fort différentes. Elles présentent ce fait unique parmi les Cœlentérés d'être dépourvues complètement de cils vibratiles. Ce caractère ne peut évidemment être considéré comme primitif mais comme acquis secondairement. Les ancêtres des Calycozoaires devaient présenter, comme tous les Cœlentérés, des larves munies de cils vibratiles. Un moment même nous avons cru trouver chez les planula des Lucernaires sinon les cils vibratiles eux-mêmes au moins leurs traces. En effet, sur une préparation *in toto* colorée à l'Hématoxyline au fer nous avons remarqué une série de granulations très fines situées dans l'ectoderme contre la paroi externe des cellules. N'étions-nous pas en présence des grains basilaires de cils vibratiles dont les cils avaient disparu alors que leurs grains seuls persistaient comme le dernier vestige de leur existence ? Malheureusement, malgré plusieurs tentatives, nous n'avons pu obtenir une autre préparation analogue. Nous ne pouvons donc affirmer qu'il ne s'agissait pas simplement d'un artifice de coloration. Abstraction faite de cette préparation unique nous n'avons jamais trouvé trace de cils vibratiles.

Quant à la disposition particulière en file de cellules endodermiques on la retrouve dans la planula d'une Hydroméduse, *Aglaura hemistoma* étudiée par METSCHNIKOFF (**1886**). Chez la planula de cette méduse comme chez celle de Lucernaires le nombre de cellules endodermiques est fixe. En comparant la figure que donne METSCHNIKOFF avec la nôtre on est frappé par la ressemblance des deux larves. Un seul caractère important les distinguent : c'est la présence chez *Aglaura* de cils vibratiles. Malgré la structure morphologique presque identique de ces planules leur évolution ultérieure est toute différente.

On peut se demander à quoi est due cette disposition des cellules endodermiques chez les larves des deux méduses. Pour *Haliclystus* la réponse semble facile : par suite de la perte de cils vibratiles et de la vie rampante, conséquence de cette

perte, le corps s'est allongé, les éléments internes se sont placés les uns à la suite des autres. Quoique cette explication paraisse vraisemblable elle ne peut s'appliquer aux planula d'*Aglaura* qui conservent leurs cils vibratiles pendant toute leur existence : par conséquent c'est ailleurs que nous devons rechercher la cause de ce fait. On est tenté d'expliquer les dispositions morphologiques de ce genre, autant que possible, par des causes mécaniques ; malheureusement elles nous échappent le plus souvent d'autant plus dans notre cas que METSCHNIKOFF, qui a étudié les larves d'*Aglaura* ne dit presque rien sur les conditions et son mode de vie.

Dans les planules de certaines Narcoméduses (*Aeginopsis*, *Polyxenia*) on rencontre une tendance plus ou moins prononcée vers la disposition en file de cellules endodermiques. Les deux extrémités de la larve ne présentent qu'une rangée de cellules, mais le milieu du corps en contient deux ou trois. Cependant, cette ressemblance entre les planules des Narcoméduses et des Lucernaires ne peut être que superficielle, leur évolution ultérieure étant par trop différente.

Comme traits communs on peut citer dans les planulas des Acraspèdes supérieures et des Lucernaires, d'une part les nématocystes localisés à la région postérieure du corps et d'autre part la fixation par l'extrémité antérieure.

Les larves issues de cette fixation sont d'abord différentes dans les deux groupes : celles des Lucernaires sont dépourvues au début, de bouche et de toute cavité interne. Cette dernière apparaît plus tard, la bouche se perce au même moment et les deux sortes des larves redeviennent comparables. Toutefois dans le cycle évolutif de la larve jusqu'au polype à tentacules définitifs s'intercale un autre phénomène tout à fait particulier aux Lucernaires c'est le bourgeonnement. Nous avons discuté déjà (p. 32) la signification probable des bourgeons planuliformes des Lucernaires. Ici nous nous bornerons à remarquer qu'ils ne peuvent être les homologues ni des stolons, ni des bourgeons des polypes scyphistomes des Acraspèdes supérieures. En effet,

cette formation des bourgeons chez les larves encore dépourvues de tentacules n'est pas connue jusqu'à présent chez ces Acraspèdes. Le bourgeonnement des *Scyphopolypes* trouve son homologue dans celui des jeunes Lucernaires munis de leurs tentacules définitifs mais qui est d'ailleurs fort rare chez ces dernières, car nous ne l'avons rencontré que deux fois.

Un appui pour l'interprétation des bourgeons de larves de Lucernaires comme de formations tentaculiformes se trouve dans le fait dont M. HÉROUARD a bien voulu me faire une communication verbale. Il arrive souvent que chez les Scyphopolypes âgés, étudiés par M. HÉROUARD, les portions distales de tentacules se détachent. Les parties détachées peuvent se mouvoir un certain temps à l'aide de leurs cils vibratiles à la manière de planules, puis se fixent et donnent naissance à des polypes tout à fait normaux. Ce fait nous indique que le cas des Lucernaires n'est pas exceptionnel et que chez les autres Scyphopolypes les tentacules détachés peuvent régénérer l'être tout entier. Seules la régularité et la précocité du phénomène sont propres aux Lucernaires.

Encore aujourd'hui la question de formation de la bouche et du prétendu pharynx ectodermique chez les Acraspèdes est très discutée. Elle a donné lieu de part et d'autre à des polémiques un peu vives qui n'ont certainement pas contribué à la solution de la question ni facilité la critique objective des faits.

D'après les premiers travaux sur le développement des Acraspèdes (KOWALEWSKY **1874**, CLAUS **1877**) la bouche se formerait au fond d'une invagination de la région orale de la larve. CLAUS d'ailleurs n'attachait pas une grande importance à cette invagination et admettait qu'elle se dévagine, au moins en partie, pour former le *proboscis* du Scyphopolype. Au contraire, GŒTTE dans ses travaux sur le développement des *Aurelia*, *Chrysaora*, *Pelagia* attribuait à cette invagination ectodermique non seulement la formation du pharynx, mais encore celle d'une partie des poches gastriques et de leurs

dépendances. Ces observations furent bientôt confirmées par une de ses élèves I. Hyde (**1894**).

Les recherches plus récentes de Hein (**1900**, **1903**), Friedemann (**1902**), Hadzi (**1907**), Héric (**1907**) faites sur les mêmes espèces qu'étudia Gœtte arrivent à une tout autre conclusion. La bouche chez les larves des Acraspèdes se forme ou bien par la réouverture du blastopore (Hein) ou bien par une simple rupture des parois de la blastula. Par conséquent, le contact des deux feuillets ecto- et endodermique se fait au pourtour de la bouche, il n'y a pas formation d'un pharynx ectodermique et la cavité gastrovasculaire avec toutes ses dépendances est exclusivement revêtue par l'endoderme. Sans entrer dans la discussion, nous pouvons affirmer que chez les Lucernaires il n'y a à aucun moment formation d'un pharynx ectodermique et que la bouche se forme par une simple rupture des parois de la larve. Si à des stades avancés l'épithélium pharyngien et celui des columelles montre des caractères très distincts (voir p. 71) cela provient de la différenciation locale de l'endoderme et n'implique nullement une différence d'origine.

L'apparition de huit premiers tentacules chez les Lucernaires est tout à fait comparable à celle des autres scyphopolypes décrite par différents auteurs. Rappelons seulement l'inégalité de niveau des deux premières paires, qui fait penser aux polypes Gymnoblastes. De même par leurs tentacules capités et par leur structure externe et interne ces stades des Lucernaires présentent de grandes analogies avec certains polypes Gymnoblastes de *Stauridium* par exemple. Cependant cette période est de si courte durée chez les Lucernaires qu'il serait excessif de conclure à leur parenté proche avec les Gymnoblastes.

Quant à l'apparition des tentacules suivants, elle est très particulière chez les Lucernaires et ne trouve aucune analogie chez les autres Scyphoméduses.

Le développement de la sousombrelle ne présente rien de particulier ; rappelons seulement que le manubrium n'est pas

une postformation mais provient directement de la moitié supérieure de l'hypostome primitif.

A l'exception de Claus (**1883**) tous les auteurs sont d'accord pour croire que c'est au stade à 4 tentacules qu'apparaissent les cloisons dans la cavité gastrovasculaire du Scyphopolype. Claus reporte ce phénomène au stade 8.

D'après Gœtte les fibrilles musculaires de la tœniole sont formées par une sorte d'invagination péristomienne qu'il appelle *entonnoir septal* et qui se prolonge vers le bas en un cordon cellulaire solide, résultat de la prolifération du fond de l'entonnoir. Chez *Aurelia* l'entonnoir lui-même s'enfoncerait jusqu'à la base du pédoncule. C'est autour de cet entonnoir et de son prolongement cellulaire que seraient sécrétées les fibrilles musculaires.

Ces recherches ont été confirmées en grande partie, mais ou bien l'on accorde moins d'extension aux entonnoirs septaux (Claus) ou l'on considère même qu'ils ne sont pas assez profonds pour pénétrer dans les cloisons et y sont remplacés par des cordons cellulaires solides.

Nous reportant maintenant aux Lucernaires, nous voyons que le développement des tœnioles et de leurs muscles est dans les traits généraux conforme au type précédent, mais avec quelques différences importantes.

Les cloisons gastriques apparaissent aussi chez elles au stade 4, mais leur développement est contemporain et ne précède pas la prolifération péristomienne qui aboutit à la formation des cordons cellulaires. On ne peut même s'empêcher de voir la cause première de l'apparition des cloisons gastriques du Scyphopolype de Lucernaires dans le développement et l'extension ultérieure de ces cordons (voir page 49). Quant aux entonnoirs septaux dans le sens de Gœtte, ils n'existent pas chez elles. Sur une ou deux coupes transversales, on constate bien l'existence au stade 4 (fig. XLIV) de quatre faibles enfoncements interradiaux de la gouttière sousombrellaire, mais leur présence ne peut être relevée sur les animaux vivants et on ne

peut être assuré qu'ils ne résultent simplement de la contraction musculaire due aux réactifs. Si même nous admettons qu'il y ait au stade 4 des entonnoirs septaux leur développement en profondeur donnant naissance aux saccules sousombrellaires est tout différent. Il se fait en effet (page 58) par délamination d'une couche de cellules de la région axiale du massif columellaire. Donc ces saccules ayant une formation différente et postérieure au développement des cordons cellulaires ne peuvent être assimilés aux entonnoirs septaux de Gœtte bien que leur position et leur relation avec les tœnioles soient les mêmes.

Tous les auteurs sont d'accord pour reconnaître l'homologie chez toutes les Acraspèdes des enfoncements interradiaux de la sousombrelle appelés *saccules sousombrellaires* ou *poches subgénitales*. Il n'en est pas de même pour leur origine et leur relation avec les entonnoirs septaux. Gœtte fait directement dériver les saccules sousombrellaires de la méduse des entonnoirs septaux du Scyphopolype. Claus tout en reconnaissant l'existence des entonnoirs pense qu'ils disparaissent chez l'*Ephyra*. Enfin les recherches plus récentes comme celles de Friedemann et de Heric font considérer les saccules comme des néoformations n'ayant aucune relation génétique avec les entonnoirs de Gœtte. Nous avons vu que ceux-ci n'existent pas chez les Lucernaires, nous nous rallierons donc à la dernière opinion.

Si l'évolution de la partie pédonculaire du cordon cellulaire de la tœniole est en tous points comparable à celle décrite par les auteurs dans la tœniole des Acraspèdes supérieurs, il en est autrement dans la partie calicinale. Elle se distingue par un accroissement énorme en épaisseur, une transformation de ses cellules en nématoblastes et une délimitation des fibrilles musculaires à sa surface externe.

Cette différence entre les transformations des deux parties des cordons cellulaires s'atténue dans le cas, fort rare d'ailleurs, où les cellules de la partie pédonculaire fournissent elles aussi

des nématoblastes. Cela ne les empêche d'ailleurs pas de former des fibrilles musculaires sur toute la surface du cordon ; le muscle complètement développé présente dans ce cas une grande quantité de nématocystes dans son axe.

Par comparaison avec les Scyphopolypes des Acraspèdes, ceux des Lucernaires aux stades correspondants montrent une différenciation histologique bien supérieure (voir page 67). Nous trouvons cependant un caractère commun dans la différenciation précoce de l'endoderme tapissant le probascis. Dans les Lucernaires l'épithélium pharyngien (p. 71) se différencie d'abord sur les faces interradiales du manubrium, puis s'étend progressivement vers le bas en envahissant les faces latéro-internes des columelles. A côté de l'épithélium *pharyngien* nous avons pu déjà au stade 8 (page 67) distinguer les épithéliums *pigmentaire*, *glandulaire* et *vacuolaire* qui tous présentent des caractères tranchés et une situation déterminée et résultent de la transformation du même épithélium vacuolaire primitif. Nous insistons sur ce dernier point, car on a souvent attribué les différences histologiques des diverses régions du revêtement de la cavité gastrovasculaire à des différences d'origine. Sans vouloir trancher la question pour les Acraspèdes supérieures, nous pouvons affirmer que chez les Lucernaires les multiples structures de ce revêtement proviennent de la différenciation du même feuillet endodermique primitif.

Le principal caractère du cycle évolutif des Lucernaires réside dans la suppression radicale de la multiplication asexuée par division transversale au *strobilisation* ; autrement dit, il n'existe pas chez elles de formation d'un stade libre ou *Ephyra* des Acraspèdes supérieures. Cela n'empêche pourtant pas les Scyphopolypes des Lucernaires, tout en gardant leur mode de vie et leurs caractères polypoïdaux, d'acquérir de bonne heure, certains caractères qu'on pourrait qualifier de médusaires; tels sont, par exemple, la sousombrelle, la lobation du bord ombrellaire, les saccules, enfin les corps marginaux

comparables aux organes sensitifs des Acraspèdes. Ces caractères se localisent tous dans la partie supérieure du corps et en supposant que cette partie se sépare du reste du corps par une division transversale on obtiendrait une méduse tout à fait typique ; mais cette division n'a jamais lieu. Ici se pose la question de savoir si les Lucernaires représentent des méduses dégénérés (par rapport aux méduses supérieures) ou des Scyphopolypes arrêtés dans le cours de leur développement et ayant acquis des glandes sexuelles.

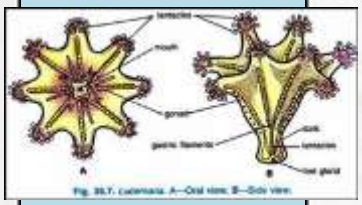
Les partisans de la première opinion sont peu nombreux (Vogt **1887**, Hornell **1893**, Hurst **1893**) (1).

A notre avis, cette opinion est sans aucun fondement. Les Acraspèdes supérieures sont incontestablement plus élevées en organisation et ont une évolution relativement plus compliquée que celles des Lucernaires ; cependant cela ne nous oblige pas encore à considérer ces dernières comme ayant acquis leur infériorité par dégénérescence. La dégénérescence demande une sorte de descente d'un stade supérieur à un stade inférieur. Or, nous ne constatons rien de pareil, ni pendant le développement, ni chez les adultes des Lucernaires. L'hypothèse d'après laquelle les Lucernaires seraient les méduses dégénérés ne nous paraît par conséquent ni probable, ni même utile pour la compréhension de relations entre les Acraspèdes.

Quant à la deuxième opinion, l'expression de « développement arrêté » me paraît impropre. Les Lucernaires ne se sont nullement « arrêtés » dans le cour de leur développement mais, plus simplement, leur évolution commence à diverger au stade 4 de celle des Acraspèdes supérieures et n'atteint pas un degré de complication aussi élevée que celle de ces dernières.

Nous nous représentons donc les Lucernaires comme des Acraspèdes inférieurs au point de vue de l'organisation et du cycle évolutif, présentant un mélange des caractères « polypoïdales » et « médusaires » des Scyphopolypes et des méduses

(1) Nous n'avons pu nous procurer des travaux de Hornell et de Hurst et nous avons été obligés de nous contenter de court résumé dans *Zoological Record*.



supérieures. Il semble qu'elles se soient séparées de la souche commune à toutes les Acraspèdes de très bonne heure (au moins au stade 4) et présentent une évolution parallèle à plusieurs points, mais distincte. On ne peut les placer sur le prolongement direct de la souche ancestrale vers les Acraspèdes supérieures et moins encore les considérer comme descendant de celles-ci par la voie de la dégénérescence.

RÉSUMÉ

1. — La segmentation est totale et égale, sans mode défini, ni constante des plans de clivage.

2. — L'endoderme se forme par une sorte de migration unipolaire se rapprochant cependant d'une invagination embolique.

3. — Planula allongée et dépourvue de cils vibratiles présentant les cellules endodermiques très vacuolaires disposées en une seule rangée.

4. — Les planulas se fixent par groupes en vue de la nutrition.

5. — Les larves fixées typiquement donnent naissance à quatre bourgeons disposés en croix ; chacun d'eux a l'aspect d'un tentacule et la structure d'une planula.

6. — La bouche se forme par une simple rupture des parois.

7. — Pendant la formation des tentacules, on peut distinguer les stades 2, 4, 8, 16, 24, 32, 40, 48. Les tentacules per- et interradiaux se transforment en corps marginaux, tous les autres forment les bouquets adradiaux situés au sommet des bras.

8. — Les bras dès leur naissance sont rapprochés par paires interradiales.

9. — Les cordons cellulaires dus à une prolifération péristomienne et les cloisons gastriques apparaissent simultanément au stade 4 ; il n'y a pas d'entonnoirs septaux.

10. — Chaque cordon se différencie en deux parties dont la

supérieure fournit le massif columellaire et l'inférieure le muscle pédonculaire.

11. — La sousombrelle se forme aux dépens d'une gouttière de la membrane péristomienne ; celle-ci provient de l'étalement de la partie inférieure de l'hypostome primitif.

12. — Les saccules sous-ombrellaires dérivent d'une sorte de délamination cellulaire de la couche interne du massif columellaire.

13. — Le cloisonnement du basigaster est indépendant de celui de la cavité gastrovasculaire et progresse de bas en haut.

14. — Dès le stade 8 le revêtement endodermique de la cavité gastrovasculaire se différencie en quatre sortes d'épithéliums ayant chacun leurs caractères distincts et leur position déterminée.

15. — Les glandes sexuelles naissent aux dépens de l'épithélium pigmentaire ; chaque capsule présente une ébauche distincte.

APPENDICE

Quelques observations sur la biologie des jeunes Lucernaires.

Si le développement des Lucernaires, qui sont pourtant les animaux les plus faciles à se procurer et en quantité voulue, est resté si longtemps inconnu, c'est que les recherches les plus minutieuses des stades jeunes dans les endroits où l'on trouve habituellement des adultes, c'est-à-dire sur les Zostères, n'ont donné aucun résultat. J'ai, pour ma part, examiné des quantités et des quantités de Zostères sans pouvoir trouver de stades inférieurs à celui à 48 tentacules qui ne présentait pour moi qu'un intérêt médiocre. Je me mis alors à faire des recherches sur les différentes espèces d'algues qui se trouvaient dans le voisinage immédiat de Zostères. Nous avons cette fois trouvé en abondance les stades jeunes à partir de celui à 2 tentacules : ils étaient sur des algues filamenteuses rouges appartenant surtout au genre *Ceramium*. Nous n'y avons pas trouvé des larves

plus jeunes encore, mais cela très probablement est dû à cause de l'exiguïté de leur taille : les polypes à 4 tentacules sont déjà suffisamment petits pour passer facilement inaperçus. Sur certaines espèces de *Ceramium*, fixées aux extrémités des *Chorda filum*, j'ai trouvé à côté des *Haliclystus*, quelques jeunes des espèces *Craterolophus* et *Lucernaria campanulata*. C'est au mois d'avril que tous ces stades sont les plus abondants.

Les recherches faites sur les feuilles de Zostères qui se trouvaient en contact immédiat avec le *Céramium* ne m'ont jamais permis de trouver des stades aussi jeunes. Or la question suivante se pose : à quoi est due la localisation de jeunes *Haliclystus* sur les algues rouges à l'exclusion de Zostères, lieu préféré pour la fixation des adultes, et, si cette localisation existe réellement, comment et à quel moment se produit la transplantation des *Haliclystus* sur les Zostères.

J'avoue que je n'ai pas trouvé une solution de nature à satisfaire complètement et je ne la présente qu'à titre provisoire.

Pour ce qui est de la localisation des stades larvaires sur certaines algues rouges, je suppose qu'elle est due à l'absence de cils vibratiles et à la vie rampante des planules. Celles-ci, par conséquent, ayant la faculté très limitée de déplacement, sont obligées de se fixer sur le lieu même ou dans le voisinage immédiat de l'endroit où l'œuf à été déposé. Or, je suppose que les œufs rejetés dans l'eau au moment de la ponte sont plus facilement retenus par les touffes serrées des filaments des algues rouges sur lesquelles on trouve les jeunes *Haliclystus* que par les feuilles larges et lisses de Zostères. J'ai essayé de reproduire le phénomène que j'ai supposé se passer dans la nature : j'ai placé dans mon aquarium quelques touffes d'algues rouges et à côté quelques feuilles de Zostères. Lorsque le moment de la ponte était venu, j'observais avec une loupe comment les œufs se comportaient par rapport aux algues et aux Zostères.

Les animaux en train de pondre étaient placés de telle façon

que le faible courant d'eau produit par le robinet d'alimentation entraînaient les œufs vers des obstacles préparés. J'ai pu facilement m'apercevoir que plusieurs œufs s'accrochaient sur les algues rouges tandis que ceux qui touchaient la surface d'une feuille de Zostères glissaient sur elle sans s'y arrêter ; cependant la majorité des œufs se dispersa sans être retenue par aucune des deux plantes.

Cette expérience enfantine souligne cependant la principale objection à la solution proposée de la question, et nous empêche de l'admettre sans réserves : c'est la petite quantité d'œufs qui s'accrocha sur les algues ; il faut se rendre compte encore que dans notre expérience, on disposait d'un courant très faible qui entraînait les œufs directement vers les plantes. En mer, au contraire, les algues rouges sont relativement rares dans la zone d'habitation des *Haliclystus*, les courants sont beaucoup plus violents et sans direction appropriée, la quantité des œufs arrêtés serait donc tout à fait infime et on se refuse à croire que tout le reste des œufs se perdraient. Il se peut cependant que cette perte énorme soit compensée par la quantité vraiment surprenante d'œufs que peut pondre une Lucernaire.

Sur le moment et le mode de transplantation des jeunes *Haliclystus* des algues rouges sur les Zostères nous n'avons que des indications indirectes.

Le fait que sur les Zostères on ne trouve que les stades ultérieurs au stade 4 nous indique que les larves ne quittent le lieu d'habitation première qu'après avoir formé au moins 4 tentacules. L'observation des larves en élevage nous fournit encore une indication intéressante. Tous les stades larvaires depuis la planula jusqu'au polype à 4 tentacules sont très fortement adhérents au substratum sur lequel la planula s'est fixée ; on peut les retirer de l'eau, fixées par exemple sur une lame de verre, avec la lame, les mettre sous un courant d'eau assez fort sans crainte de les voir se détacher. Même j'ai répété assez souvent cette opération dans le but de nettoyer mes cultures de larves des impuretés et des algues qui les envahissaient. Il n'en est pas

de même avec les larves qui ont commencé à former leurs tentacules : elles se détachent avec la plus grande facilité. Plus encore, tous les polypes qui sont arrivés au stade 4 se détachaient spontanément ; même en les tenant dans l'eau absolument calme sans courant d'aucune sorte, on les retrouvait détachés et couchés à côté de leur ancienne place de fixation.

Ce phénomène de décollement spontané des jeunes polypes se répétant avec une régularité parfaite dans l'élevage, doit probablement se produire aussi dans les conditions normales, en mer. Or, je suppose que c'est à ce moment que les polypes se laissant tomber spontanément sont entraînés passivement par les courants, s'accrochent avec leurs tentacules aux feuilles des Zostères rencontrées au hasard et s'y fixent définitivement.

Comme l'observation directe me paraît peu possible, nous sommes réduits pour le moment à cette hypothèse qui n'a d'ailleurs rien d'invraisemblable.

Paris, 12 *décembre* 1911.

OUVRAGES CITES

1892. Antipa (Gr.). Die Lucernariden der Bremer Expedition nach Ostspitzbergen. (*Zool. Jahrbücher. Abth. für System., Georg. und Biologie der Thiere*, Bd. VI, 1 Heft.)

1888. Bergh (R.-S.). Bemaerkninger om Udviklingen of *Lucernaria* (*Vidensk. Meddel. fra den natur. Forenig i Kjobenhavin Aaret* 1888).

1881. Clark (J.). Lucernariae and their Allies. (*Smithsonian Contrib. to knowledge*. Vol. XXIII.)

18883. Claus (C.). Untersuchungen über die organisation und Entwicklung der Medusen (Leipzig und Prag.).

1891. Claus (C.). Uber die Entwicklung des Scyphostoma von *Cotylorhiza*, *Aurelia* und *Chrysaora* sowie über, die systematiche Stellung der Scyphomedusen (*Arb. Zool. Inst. Wien*, 9 Bd.).

1893. Claus (C.). Uber die Entwichelung des Scyphostoma von *Cotylorhiza*, *Aurelia* und *Chrysaora*, sowie über die systematische Stellung der Scyphomedusen (*Arb. Zool. Inst. Wien*, 10 Bd).

1873. Fol (H.). Die erste Entwicklung des Geryoniden eis (*Jen. Zeitschr. f. Mediz. und Naturw.* VII Bd.).

1902. Friedemann (Otto). Untersuchungen uber die postembroyonale Entwicklung von *Aurelia aurita*. (*Zeit. f. Wiss. Zool.*, 71 Bd.)

1887. Gœtte (A.). Entwicklung der *Aurelia aurita* und *Cotylorhiza tuberculata*. (*Leipzig und Hambourg*.)

1893. Gœtte (A.). Vergleichende Entwicklung von *Pelagia noctiluca* Pér. (*Zeit. f. wiss. Zool.*, 55 Bd.).

1897. Gœtte (A.). Einiges über die Entwicklung der Scyphopolypen. (*Zeit. f. wiss. Zool.*, 63 Bd.).

1907. Hadži (J.). Uber die Nesselzellwanderung bei den Hydroïdpolypen (*Arb. Zool. Inst. Wien*, 17 Bd.)

1907 *a*. Hadži (J.). Einige Kapitel aus der Entwicklungsgeschichte von *Chrysaora* (*Arb. Zool. Inst. Wien*. 17 Bd.)

1880. Haeckel (E.). Das system der Medusen.

1881. Heackel (E.). Metagenesis und Hypogenesis von *Aurelia aurita* (*Jena*).

1900. Hein (W.). Untersuchungen über die Entwicklung von *Aurelia aurita*. (*Zeit f. wissen. Zool.* 67 Bd.)

1902. Hein (W.). Untersuchungen über die Entwicklung von *Cotylorhiza tuberculata* (*Zeit. f. wiss. Zool.* 75 Bd.)

1907. Héric (M.). Zur Kenntniss der polydisken strobilation von *Chrysaora*. (*Arb. Zool. . Inst. Wien*. 17 Bd.)

1893. Hornell (Y.). The Lucernarians as Degenerate Scyphomedusae : a Note upon the Phylogeny of the Order. (*Nat. Sc. London*. Vol. 3.)

1893. Hurst (C. H.). Biological Theories. 6. The Phylogeny of Lucernarians. (*Nat. Sc. London*. Vol. 3).

1894. Hyde (I.). Entwicklungsgeschichte einiger Scyphomedusen. (*Zeit. f. Wiss. Zool.* 58 Bd.)

1901. Kassianow (N.). Studien über das Nerwensystem der Lucernariden, nebst histologischen Beobachtungen über diese Gruppe. (*Zeit. f. wiss. Zool.* 69 Bd.)

1879. Kling (O.). Uber *Craterolophus Tethys*. Ein Beitrag zur Anatomie und Histologie der Lucernarien. (*Morph. Jahrbuch*. V Bd.)

1876. Korotneff (A.). Essai d'une étude comparative des Cœlentérés : *Lucernaria* et sa position dans la systématique (*Mémoires de la Société Impériale des Amis des Sciences naturelles, d'Anthropologie et d'Ethnographie*. Moscou. Vol. XVIII, fasc. 3 [en russe]).

1884. Kowalewsky (A.). Entwicklungsgeschichte der *Lucernaria* (*Zool. Anzeiger*. VII Bd).

1886. Metschnikoff (E.). Embryologische studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitiv Organe (Wien).

1897. Oka (A.). Note on a species of Lucernaria from Japan (*Z. Mag.* Tokyo. Vol. 9).

1891. Smith (F.). Gastrulation of *Aurelia flavidula* (*Bull. of the Museum of Harvard Comp. Zool.* Vol. 22).

1877. Iaschenberg (O.). Anatomie, Histologie und Systematik der Cylicozoa. (*Zeit. f. die gesam. Naturw.* XLIX, Bd. [N. F. Bd. I]).

1887. Vogt (C.). Sur un nouveau genre de Médusaire sessile *Lipkea ruspoliana* C. V. (*Mém. Inst. Nation. Genevois*. Vol. 17).

1910. Wietrzykowski (W.). Sur le développement des Lucernaridés (note préliminaire). (*Arch. Zool. Exp.* Tome V, Not. et Rev.)

1911. Wietrzykowski (W.). Seconde note sur le développement des Lucernaires (*Arch. Zool. Exp.* Tome VI, Not. et Rev.).

1902. Wulfert (J.). Die Embryonalentwicklung von *Gonothyrea loveni* Alm. (*Zeit. f. wiss. Zool.* 71 Bd.)

EXPLICATION DES PLANCHES

Lettres communes à toutes les figures du texte et des planches.

A. — tentacules perradiaux.
B. — tentacules interradiaux.
a. b. c. d. e. — tentacules adradiaux dans l'ordre de leur apparition.
a. g. — assise génératrice de cellules sexuelles.
b. g. — basigaster.
b. n. — bande à nématocystes.
c. b. g. — canal du basigaster.
c. l. — cloison.
c. l. m. — columelle.
c. m. — corps marginal.
c. n. g. — canal de la capsule génitale.
c. n. t. — canal tentaculaire.
c. t. — cordon cellulaire de la tœniole.
c. v. g. — cavité de la capsule génitale.
e. e. — ectoderme.
e. ch. — étui chitineux.
é. g. — épithélium glandulaire.
é. p. — épithélium pigmentaire.
é. p. h. — épithélium pharyngien.
est. — estomac.
e. v. — épithélium vacuolaire.
f. — filament mésentérique.
f. t. — fibrilles musculaires des tentacules.
g. e. — galerie faisant communiquer l'estomac avec la gouttière gastrique.
g. g. — gouttière gastrique.
g. n. — glande génitale.
g. p. g. — galerie périglandulaire du basigaster.
g. r. b. — cellule glandulaire du renflement basilaire des tentacules per- et interradiaux.
g. s. — cellule glandulaire de l'épithélium pharyngien.
i. p. — invagination (glande) pédieuse.
m. — manubrium.
m. c. — massif columellaire.
m. e. — lame mésoglœnne externe.
m. i. — lame mésoglœnne interne.
m. l. — muscle longitudinal de la tœniole.
m. l. m. — muscle longitudinal du manubrium.
m. l. s. — muscle longitudinal du saccule sous-ombrellaire.
m. p. — muscle pédonculaire.
m. s. — mésoglée.
m. t. i. — muscle tentaculaire interne
m. t. m. — muscle transversal du manubrium.
m. t. s. — muscle transversal du saccule
o. — orifice septal.
p. b. — plis du basigaster.
p. g. — poche gastrique.
p. p. — point de prolifération du cordon cellulaire de la tœniole.
r. b. — renflement basilaire des tentacules per- et interradiaux.
r. e. — renflement ectodermique à nématocystes.
s. o. — cavité sousombrellaire.
s. p. — sole pédieuse.
s. s. — saccule sousombrellaire.

PLANCHE I

FIG. 1 à 14. *Segmentation ; bourgeonnement de larves.*
FIG. 1. Passage du stade à 2 au stade à 4 blastomères × 1000.
FIG. 2. Stade à 4 blastomères × 1000.
FIG. 3. Stade à 4 blastomères dont les deux paires ont subi une rotation relative de 90° × 1000.
FIG. 4. Passage au stade à 8 blastomères × 1000..
FIG. 5 *a*, *b*. Stade 8 *a*, quatette supérieur ; *b*, quartette inférieur × 1000.
FIG. 6 *a*, *b*. Stade 8 *a*, quatette supérieur ; *b*, quartette inférieur × 1000.
FIG. 7. Stade à 8 blastomères superposés, × 1000.
FIG. 8. Stade à 8 blastomères alternant, × 1000.
FIG. 9. Un groupe de larves fixées avec un Nauplius, × 120.
FIG. 10. Une larve avec un bourgeon planuliforme, × 120.
FIG. 11. Même larve à 3 jours d'intervalle montrant deux autres bourgeons, × 120.
FIG. 12. Mêmes larves 4 jours plus âgées que la précédente et montrant l'ébauche de deux premiers tentacules, × 120.
FIG. 13. Larve à 2 bourgeons planuliformes, × 120.
FIG. 14. Larve avec un bourgeon, × 120.

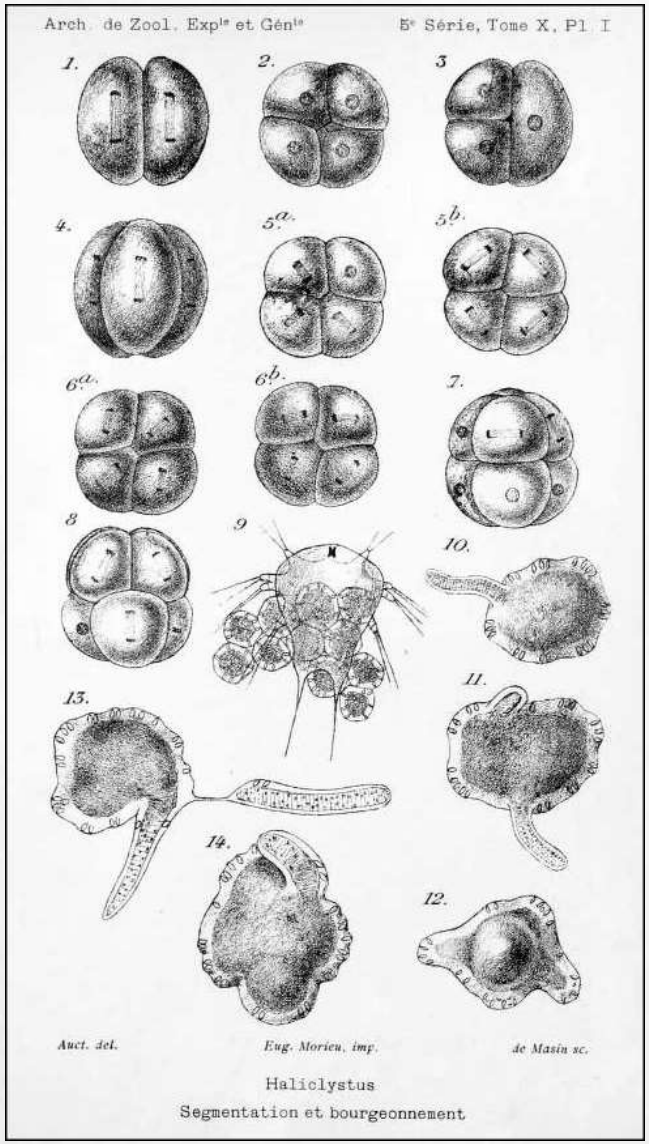
PLANCHE II

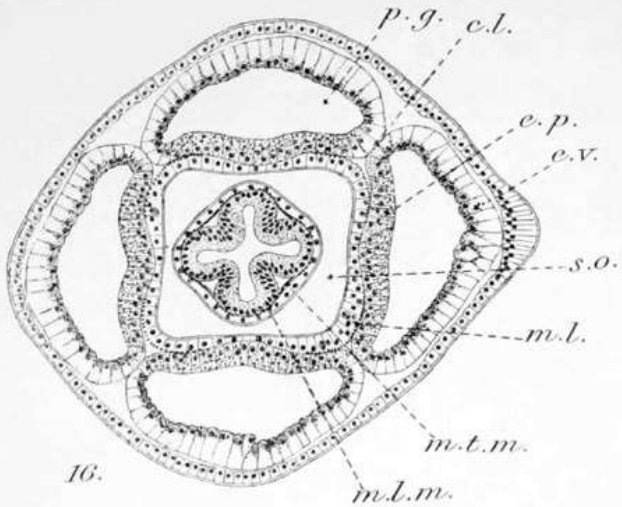
FIG. 15 à 20. *Polype à 8 tentacules en coupes transversales*, × 220.
FIG. 15. Coupe transversale du bord calicinal. *A*, tentacules perradiaux ; *B*, tentacules interradiaux ; *a*, ébauches de tentacules adradiaux ; *f. t.* fibrilles tentaculaires internes ; *m.* manubrium ; *r. b.* renflement basilaire des tentacules perradiaux ; *s. o.* saccule sousombrellaire.
FIG. 16. Coupe transversale au niveau de la sousombrelle et des poches gastriques. *c. l.* cloison : *é. p.* épithélium pigmentaire ; *é. v.* épithélium vacuolaire ; *m. l.* muscle longitudinal de la taeniole ; *m. l. m.* muscle longitudinal du manubrium ; *m. t. m.* muscle transversal du manubrium ; *p. g.* poche gastrique.
FIG. 17. Coupe transversale au niveau des ébauches des saccules sousombrellaires, *c. l.* cloison ; *é. p.* épithélium pigmentaire ; *é. p. h.* épithélium pharyngien ; *é. v.* épithélium vacuolaire ; *m. c.* massif columellaire ; *m. l.* muscle longitudinal de la taeniole ; *m. l. m.* muscle longitudinal du manubrium ; *p. g.* poche gastrique *s. s.* saccule sous ombrellaire.
FIG. 18. Coupe transversale au niveau des columelles et des gouttières gastriques. *é. g.* épithélium glandulaire ; *é. p.* épithélium pigmentaire ; *e. s. t.* estomac ; *é. v.* épithélium vacuolaire ; *g. g.* gouttière gastrique ; *m. c.* massif columellaire à nématocystes ; *m. l.* muscle longitudinal de la taeniole.
FIG. 19 Coupe transversale de pédoncule, *b. s.* basigaster ; *m. e.* lame mésoglèenne externe ; *m. i.* lame mésoglèenne interne ; *m. p.* muscle pédonculaire.
FIG. 20. Coupe transversale du pédoncule au niveau de la glande pédieuse, *c. b.* canal du basigaster ; *g. p. g.* galerie périglandulaire ; *i. p.* glande pédieuse ; *m. p.* muscle pédonculaire.

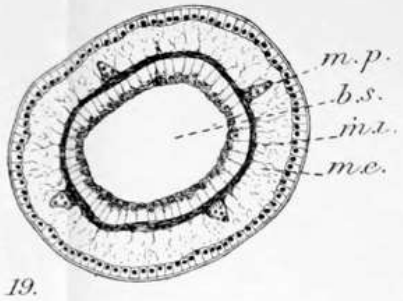
PLANCHE III

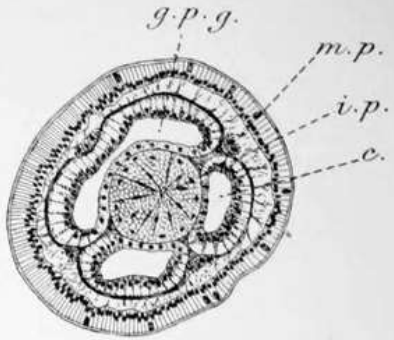
FIG. 21-24. Une série de coupes longitudinales du polype à 8 tentacules. *B*, tentacule interradial ; *b. g.* basigaster ; *c. l.* cloison ; *c. l. m.* columelle ; *é. p.* épithélium pigmentaire ; *g. g.* gouttière gastrique ; *m. c.* massif columellaire ; *m. l.* muscle longitudinal de la taeniole ; *m. p.* muscle pédonculaire ; *o.* orifice septal ; *r. b.* renflement basilaire du tentacule perradial ; *s. s.* saccule sous-ombrellaire, × 220.
FIG. 27. Coupe longitudinale interradiale du polype à 8 tentacules (stade légèrement plus avancé que le précédent), *B.* tentacule interradial ; *b. g.* basigaster ; *c. l. m.* columelle ; *é. g.* épithélium glandulaire ; *e. s. t.* estomac ; *m. p.* muscle pédonculaire ; *m. s.*

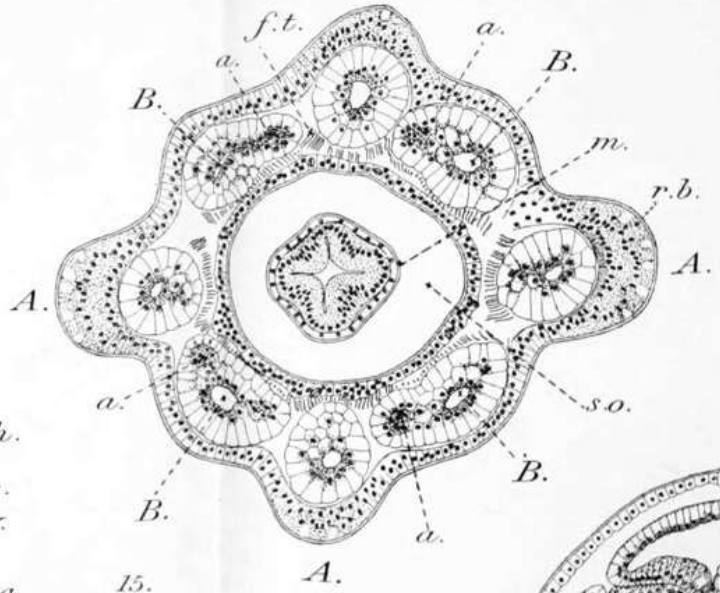
mésoglée ; *o.* orifice septal ; *s. o.* cavité sousombrellaire ; *s. s.* saccule sousombrellaire, × 220.
FIG. 6-20. Une série de coupes transversales du pédoncule montrant le cloisonnement de la cavité. *b. g.* basigaster ; *c. b. g.* canal du basigaster ; *m. e.* lame mésoglèenne externe ; *m. i.* lame mésoglèenne interne ; *m. p.* muscle pédonculaire, × 220.
FIG. 30. Coupe d'une jeune capsule génitale, *a. g.* assise génératrice ; *b. n.* bande à nématocystes ; *c. n. g.* canal de la capsule génitale ; *c. e. g.* cavité de la capsule génitale ; *a. g.* assise génératrice de produits sexuels, × 375.

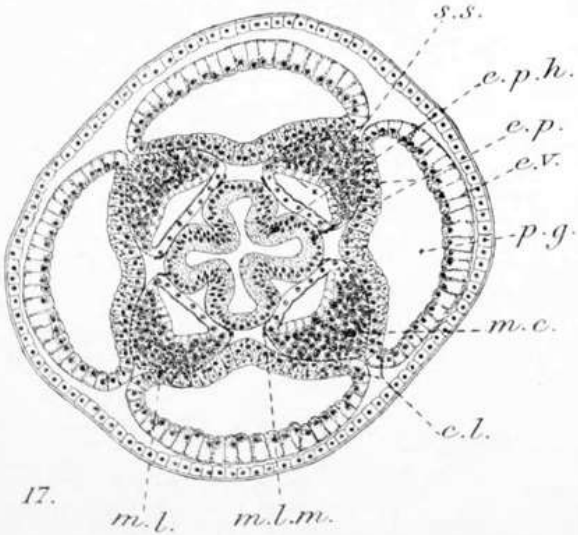


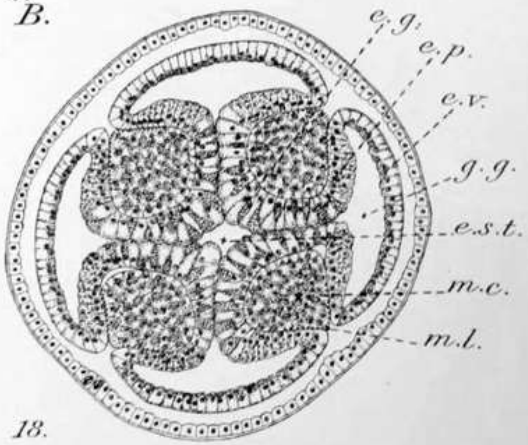










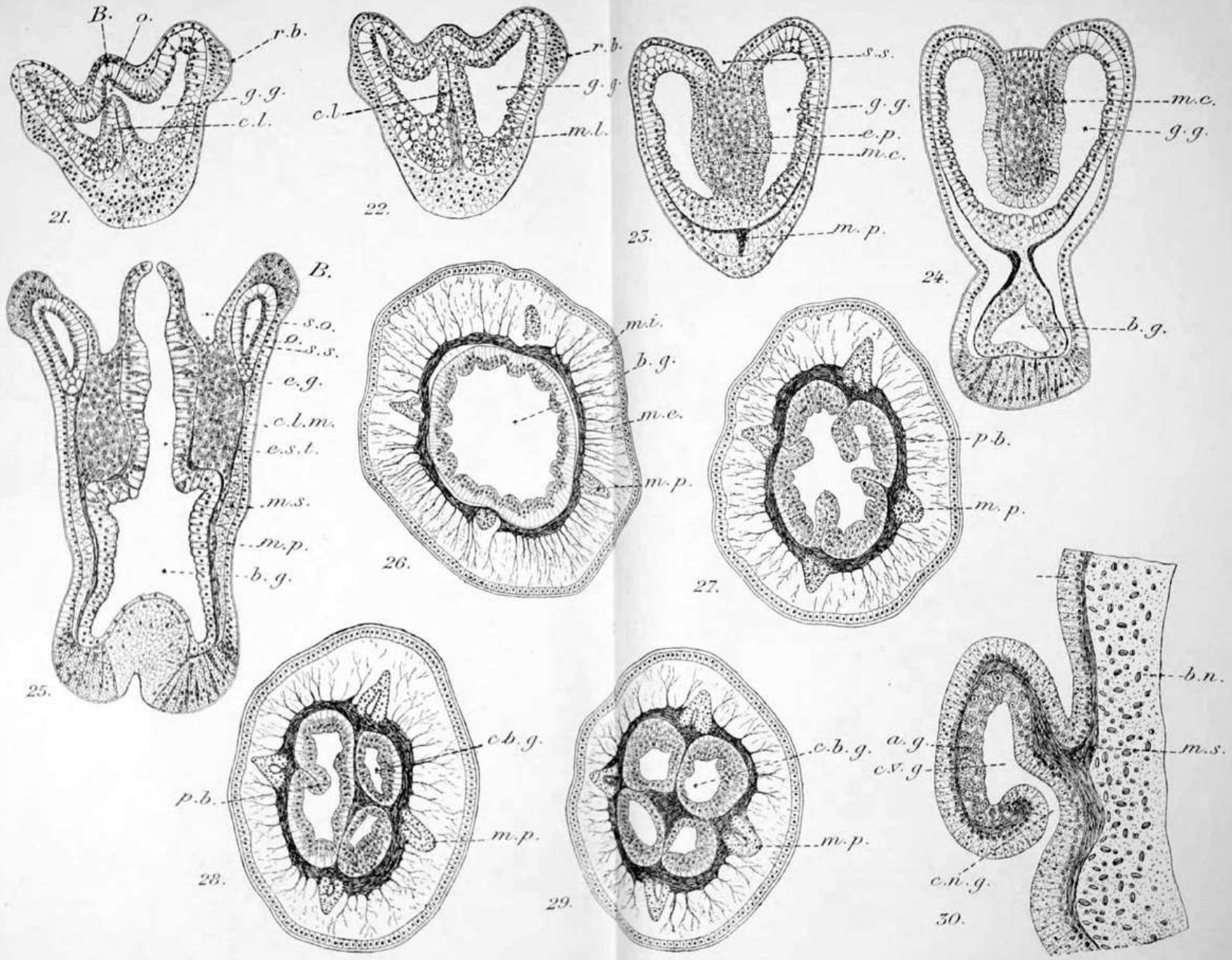


Auct. del

Eug. Morieu, imp.

de Masin, sc.

Haliclystus — Polype à 8 tentacules



Auct. del

Eug. Morieu, imp.

de Masin, sc.

Haliclystus — Organogénèse