

Sur quelques cas d'asyntaxie blastoporale chez l'*Amphioxus*

par

R. Legros

à Naples.

Avec 6 figures dans le texte et les planches 8 et 9.

Table des matières.

	Page
Introduction	440
Matériel et technique	445
1. L'asyntaxie blastoporale chez l' <i>Amphioxus</i>	451
Conclusions et remarques	460
2. L' <i>Amphioxus</i> et la théorie de la concrescence	468
Conclusions et remarques	476
3. Matériaux pour une analyse de la gastrulation chez l' <i>Amphioxus</i>	482
A. Extrémité rostrale de l'embryon	483
B. Extrémité caudale de l'embryon	497
Résumé et conclusions	514
C. Sur la gastrulation et le mésoblaste de l' <i>Amphioxus</i>	523
Index bibliographique	531
Explication des figures des Planches.	533

Pendant que j'étais occupé, au printemps de l'an dernier (1905), à recueillir un matériel d'embryons d'*Amphioxus* en vue des recherches que la généreuse bienveillance de Monsieur le Prof. A. DOHRN m'a mis à même d'entreprendre à la Station Zoologique de Naples, deux faits ont attiré mon attention: l'extrême sensibilité des œufs en voie de développement à l'action des moindres modifications du milieu ambiant et l'extrême tolérance avec laquelle les œufs et les embryons, ainsi dévoyés dans leur évolution, continuent à vivre et à se développer.

Tous ceux qui ont élevé des pontes d'*Amphioxus* savent avec quelle déplorable facilité de véritables épidémies de malformation se déclarent souvent dans les cultures sous l'influence des facteurs

les plus divers: élévation de la température de l'eau, agitation mécanique, nombre des individus confinés dans un même aquarium, etc. et, plus souvent encore, sans cause appréciable: la technique de la fécondation artificielle de l'*Amphioxus* reçoit encore des perfectionnements à chaque travail qui se publie sur ce sujet.

D'autre part, il est curieux de constater avec quelle ténacité les embryons, même les plus monstrueux, lorsqu'il sont parvenus à franchir les stades de segmentation, s'obstinent à vivre en dépit des circonstances et, souvent, parviennent à régulariser leur évolution: les facteurs tératogènes ne font alors qu'imposer à l'ontogenèse un détour qui la conduit cependant à son terme normal.

Ce sont là, évidemment, des qualités précieuses au point de vue expérimental. Si l'on tient compte, en outre, de la rapidité avec laquelle les processus se déroulent chez l'*Amphioxus*, ce qui, pratiquement, simplifie considérablement les opérations en éliminant l'intervention d'une foule de facteurs accidentels, il faut convenir que les œufs d'*Amphioxus* mériteraient de partager dans l'arsenal de l'embryologie expérimentale la place éminente qu'y occupent les œufs d'Oursin ou de Grenouille. On peut s'étonner que l'expérimentation se soit, jusqu'ici, aussi peu adressée à un matériel aussi favorable (WILSON, MORGAN). L'expérimentation seule pourrait, cependant, fournir une réponse catégorique à nombre de questions fondamentales de l'embryogenèse de l'*Amphioxus*; à celles, notamment, qui se rattachent à la topographie précise et au mode de fermeture du blastopore, à ses relations avec le système nerveux central, la chorde, etc., c'est-à-dire, en somme, aux problèmes que soulève l'application à l'*Amphioxus* des théories du blastopore et de la concrecence.

C'est, en effet, du travail de O. HERTWIG (19) que date l'importance capitale prise par la gastrulation de l'*Amphioxus* et que datent les nombreux travaux dont cette question a été l'objet. O. HERTWIG prit, comme on le sait, l'*Amphioxus* pour base de sa théorie de la concrecence, en s'appuyant sur les conclusions de la monographie de HATSCHEK (17). Celui-ci avait conclu de ses observations que l'orifice blastoporal de l'*Amphioxus* appartient tout entier à la future face dorsale de l'embryon et que cet orifice se ferme d'avant en arrière à partir de son bord antérieur (dorsal), suivant une ligne qui fournit la plus grande partie de la ligne médio-dorsale de l'embryon.

La première objection à l'emploi fait par O. HERTWIG des données de HATSCHEK en faveur de sa théorie fut soulevée par KLAATSCH

(25) au 10^e congrès de l'Anatomische Gesellschaft, au cours de la discussion d'une communication de KOPSCHEK; il fit remarquer que, d'après ses propres observations, les faits, chez l'*Amphioxus* «sprechen entschieden gegen die Coucreseenztheorie, denn *Amphioxus* besitzt keine Spur einer Gastrularaphe. Selbst HATSCHEK hat weder eine solche beschrieben noch abgebildet; daher erscheint ihre Existenz als rein theoretisch».

GOETTE avait déjà fait remarquer que «die angebliche Prostomahnah von HATSCHEK nicht wirklich gesehen, sondern in dem einseitig vorrückenden Rande bloß angenommen wurde (13 II pag. 192)»; tout en admettant qu'une «excentrische Zusammenziehung» de l'orifice, telle que la décrit l'auteur, peut dans certains cas être l'équivalent d'une suture, GOETTE repoussait cette interprétation, en ce qui concerne l'*Amphioxus*, en s'appuyant sur les propres figures de HATSCHEK.

C. RABL, dans la préface de sa Théorie du Mésoderme (39), a repris les objections de GOETTE et de KLAATSCH et fait valoir que O. HERTWIG se basait non sur des faits observés par HATSCHEK, mais sur ses conclusions, conclusions que HATSCHEK lui même n'avait formulées qu'avec certaines réserves. C. RABL note ensuite qu'en admettant même la position dorsale du blastopore et sa fermeture d'avant en arrière, il resterait à établir si cette fermeture se fait par concrècence comme le pense O. HERTWIG, ou si elle résulte d'un rapprochement général des lèvres de l'orifice, s'exécutant de telle façon que «die Ränder gegen einen exzentrisch gelegenen Punkt des Urmundes, welcher der Mitte seines hinteren Randes entspricht, vorrücken». Il se prononce formellement pour cette dernière alternative, l'absence de Naht — «und mag dieselbe auch noch so vergänglich sein» — permettant d'exclure toute concrècence.

Le problème se posait fort nettement: 1^o) la position primitive du blastopore par rapport à l'embryon futur est-elle dorsale, ou postérieure? 2^o) si, comme l'admet HATSCHEK, le blastopore est dorsal et se ferme d'avant en arrière, sa fermeture se fait-elle par accrolement et soudure progressive des lèvres latérales le long de la ligne médiane, ou tout le pourtour de l'orifice intervient-il dans le phénomène? et enfin 3^o) la suture dorsale, le raphé, considéré comme le critérium d'une concrècence, existe-t-il ou n'existe-t-il pas?

Il est inutile de refaire ici un historique des nombreux travaux qui ont pris à tâche de trancher la difficulté; je renvoie au très-complet résumé de KEIBEL (23) où la question est excellamment

mise au point. Qu'il suffise de remarquer ici l'unanimité avec laquelle les auteurs sont arrivés à se prononcer contre l'interprétation de HATSCHEK et contre les conclusions qu'en avait tirées O. HERTWIG.

LWOFF (31) ne trouva aucune trace d'une fusion des bords latéraux du blastopore, d'avant en arrière sur la ligne médiane, et aucun raphé dorsal. Pour lui, l'orifice d'invagination de la gastrula est postérieur; il se ferme de toutes parts, bien que les lèvres participent inégalement à la fermeture.

KLAATSCH (26) dans une note sans prétention qui renferme cependant quelques aperçus intéressants, et SOBOTTA (42) constatent tous deux l'absence de «Naht» dorsale. SOBOTTA, qui n'essaie malheureusement pas d'orienter ses embryons pour les couper, exclut «mit Sicherheit» la concrècence; le blastopore, primitivement à la fois dorsal et postérieur, se ferme dans tous les sens, et son dernier reste prend finalement la position dorsale notée par HATSCHEK.

MAC BRIDE (32) affirme que le blastopore est d'abord postérieur, mais devient secondairement dorsal par l'accroissement prépondérant de sa lèvre ventrale, la lèvre dorsale demeurant relativement stationnaire. L'auteur déclare clos tout débat sur la concrècence chez les Vertébrés, les faits condamnant sans appel cette théorie dans le développement de l'*Amphioxus*. CERFONTAINE (6 pag. 317) fait toutefois remarquer que MAC BRIDE «a certainement fait ses observations sur des matériaux en mauvais état de conservation» et MORGAN & HAZEN (37 pag. 572) pensent qu'aux premiers stades au moins, il a probablement confondu les faces ventrale et dorsale de ses gastrula.

SAMASSA (41) a le premier apporté dans l'examen du problème le souci d'une orientation exacte des embryons. Il vit qu'il était indispensable, pour juger des déplacements relatifs que subissent l'orifice blastoporal et ses lèvres, de pouvoir s'appuyer sur un point de repère fixe pris dans l'objet; ce point de repère, il le trouva dans le globule polaire qui, adhérant au pôle animal de la blastula, continue jusqu'à un stade avancé à marquer fidèlement ce pôle sur le profil continuuellement changeant de l'embryon. Cette persistance du globule polaire était malheureusement un fait assez exceptionnel dans le matériel examiné par l'auteur et devenait de plus en plus rare avec les progrès du développement. Nous verrons les résultats concluants qu'a donnés à CERFONTAINE (6) l'application de ce procédé de repérage à un matériel irréprochable. Un raisonnement sur lequel nous aurons à revenir plus loin conduit SAMASSA à déduire de la position du globule polaire «que le blastopore est

caudal et que l'axe de segmentation (l'axe de la blastula) coïncide avec l'axe longitudinal du corps». En raison de l'absence de «Naht» longitudinale et en raison de la forme de l'orifice blastoporal à ses différents moments, il se prononce contre la concrècence.

MORGAN & HAZEN (37), malgré un examen approfondi des faits, n'aboutissent pas à des conclusions très-fermes. Après avoir examiné les divers critères auxquels on peut recourir pour orienter l'embryon, ils reconnaissent que ses changements de forme en rendent l'emploi à peu près impossible. Comparant les différentes alternatives en présence, ils se prononcent pour une fermeture concentrique du blastopore, avec, comme LWOFF l'avait admis, déplacement final vers la face dorsale par suite de l'accroissement de la lèvre postéro-ventrale.

J'avoue que cette unanimous des observateurs n'avait pas suffi à ébranler ma confiance dans l'exactitude des observations et des conclusions de HATSCHEK. Cette revue bibliographique me paraissait démontrer moins la solidité des résultats obtenus que l'extrême difficulté de résoudre la question en s'adressant au développement normal. J'en vins à penser qu'il n'y aurait de concluantes que des observations qui pourraient prendre comme point de repère l'ébauche déjà différenciée de l'un ou l'autre organe de l'embryon: la première paire de protosomites, par exemple.

Obtenir chez l'*Amphioxus*, qui semblait devoir se prêter avec tant de complaisance à l'expérimentation, des malformations comparables aux spina bifida de la grenouille, tel me parut le but à se proposer. La période de ponte de 1905 tirait à sa fin et j'étais trop occupé par la récolte du matériel normal pour qu'il me fût possible de mettre immédiatement mon projet à exécution. Je remis donc la tentative à cette année, et ce sont les résultats de cet essai que j'exposerai ci-après.

Mes observations sont, comme il y paraîtra, fort incomplètes; la raison en est, en partie, dans les conditions défavorables où s'effectua la ponte des *Amphioxus* à Naples au printemps dernier (voir S. LOBIANCO 30). Telles qu'elles sont, je crois cependant devoir les publier dès à présent, sans attendre d'avoir pu, comme j'espère le faire l'an prochain, en combler les principales lacunes sur un matériel abondant. Les questions d'embryogenèse auxquelles touchent ces observations étant parmi les plus activement agitées de l'heure présente, il me paraît urgent de verser à l'enquête les documents que m'a fournis l'*Amphioxus*. Quant aux considérations théoriques

que je me suis risqué à y joindre, elles ne peuvent, naturellement, avoir qu'une valeur toute provisoire; mais c'est dans une note en somme préliminaire, comme celle-ci, que des hypothèses et des inductions peuvent le plus légitimement trouver place, simple matériel critique offert à la discussion, à côté du matériel de faits offert à l'interprétation de plus compétents.

Mes observations étaient terminées et les grandes lignes de ce travail arrêtées lorsque, rentrant à Naples à la fin de l'été, j'ai pris connaissance de l'important mémoire de CERFONTAINE (6), qui apporte à la question qui nous occupe un précieux contingent d'observations. Grâce à l'emploi d'un matériel irréprochable, où la persistance du globule pôleaire n'était plus, comme pour SAMASSA, une heureuse exception, l'auteur est parvenu à surmonter la difficulté d'orienter uniformément ses objets à tous les stades et il a pu trancher avec certitude la question du lieu d'apparition du blastopore, de ses positions successives, du sens et du mode de sa fermeture chez l'embryon à développement normal. CERFONTAINE en revient à l'interprétation de HATSCHEK, ce qui rouvre la voie, barrée par les conclusions des observateurs précédents, à une traduction des faits dans le sens de O. HERTWIG. Jusqu'à quel point ses observations autorisent-elles l'auteur à se rallier comme il le fait — d'une façon d'ailleurs assez peu claire — à la théorie de la concrescence ou, plutôt, à l'idée d'une concrescence des lèvres blastoporales, c'est ce que j'aurai à examiner plus loin.

Je ferai par la suite les plus larges emprunts à la copieuse moisson de faits bien observés et bien établis que nous apporte l'auteur. Si je ne suis pas entièrement d'accord avec lui sur les quelques points théoriques qu'il a abordés, je pense cependant que la rencontre de nos résultats est heureuse et la confrontation des processus normaux et tératologiques instructive.

Matériel. — Mon but ayant été purement descriptif, le résultat me justifiera, s'il ne justifie pas ma technique du reproche souvent et fort justement adressé à l' «allzu kritiklosem Probiren» (O. MAAS) qui consiste à essayer sur les œufs d'un animal l'action de tous les réactifs imaginables, pour voir ce qu'il en adviendra. Cette technique, je tiens à le dire dès à présent, reste entièrement à établir sur une base méthodique.

Je n'avais en somme pour guide que des analogies. Voulant obtenir chez l'*Amphioxus* l'équivalent des «spina bifida», c'est-à-dire d'une anomalie embryonnaire des plus banales chez la grenouille, où elle s'obtient «in almost any series of eggs in which the yolk has become injured by one means or by another» (MORGAN, 36 III), il était assez logique de recourir d'abord aux agents tératogènes qui ont cet effet chez les Amphibiens.

La ponte des *Amphioxus* ayant eu lieu cette année extrêmement tard et s'étant faite en masse, en l'espace de peu de jours, cette courte période, jointe aux tâtonnements inévitables, ne me permit pas d'instituer des séries d'expériences régulières. Sur ce terrain, tout reste à faire; je m'abstiens donc de signaler ici les résultats intéressants mais insuffisants pour notre propos, que m'a donnés l'essai sur l'œuf d'*Amphioxus* de plusieurs des réactifs couramment employés avec succès chez la grenouille.

Chlorure de lithium. Je me borne à quelques remarques sur l'action du chlorure de lithium, qui m'a fourni les curieuses «gastrula en cloche» à examiner plus loin.

L'effet le plus net et le plus constant de LiCl chez l'*Amphioxus* est, comme chez la grenouille (MORGAN, 36 II), de ralentir le développement; son action dépend de la concentration et, à concentration égale, elle est d'autant plus prononcée que l'œuf y est soumis à un stade plus précoce: le développement d'un œuf qui vient d'être fécondé ou qui commence à se segmenter est complètement arrêté par des solutions lithiques qui n'ont aucun pouvoir sur un œuf parvenu à la fin de la segmentation ou sur une blastula.

Lorsque les œufs d'*Amphioxus* sont soumis à l'action de LiCl immédiatement après la fécondation, suivant la technique de HERBST (18), ils témoignent vis-à-vis de ce sel d'une sensibilité égale à celle des œufs d'Oursin. Il en est exactement de même lorsque l'union des produits sexuels mâles et femelles a lieu dans le réactif même: ne me proposant pas d'analyser le mode d'action du chlorure de lithine, ni la causalité des anomalies à obtenir, je m'en suis tenu à ce dernier procédé qui simplifie beaucoup les manipulations. Le plus pratique est d'employer une solution de LiCl préparée d'après la formule de HERBST (dans l'eau distillée), que l'on substitue en proportions variables à l'eau de mer, volume pour volume.

Moins de 1% de liquide de HERBST n'a pas d'effet appréciable sur le développement. 4% et 5%, en revanche, permettent la fécondation et un commencement de segmentation, mais celle-ci n'est

jamais arrivée à me fournir une blastula. Entre ces deux extrêmes sont les concentrations utiles.

La substitution de 1%, 1,5% et 2% de solution de HERBST à un volume égal d'eau de mer ralentit le développement; ce ralentissement est proportionné à la teneur en LiCl; il porte parallèlement sur tous les processus de l'ontogenèse, de sorte que les embryons, si on ne tient pas compte de leur âge, paraissent normaux pendant tout leur développement.

L'effet de 2,5% à 3% de solution de HERBST est plus considérable. A côté d'un déchet assez élevé d'œufs qui ne se divisent pas même en deux, j'en note un grand nombre chez lesquels la segmentation, après avoir débuté en apparence tout à fait régulièrement, devient de plus en plus anormale et aboutit à former un amas de blastomères de tailles très-inégales qui meurent en cet état. Chez les autres œufs, le développement, ralenti, se poursuit jusqu'à des formes que je pourrai me dispenser de caractériser plus longuement, en renvoyant aux figures 27 à 30 de HATSCHEK (17). Aucun de ces embryons ne put franchir ce stade et tous moururent sans avoir commencé à tourner dans leur coque.

Parmi eux s'en trouvaient un bon nombre de très-remarquables, présentant la forme d'une cloche à bord évasé ou retroussé en dehors. Je les décris et j'en figure un cas d'après mes croquis et mes notes, n'ayant malheureusement conservé et microtomisé aucun de ces embryons, dont l'importance m'échappa sur le moment.

La calotte des cellules végétatives y est incomplètement (plus ou moins selon les objets) invaginée dans l'hémisphère animal; un vaste blastocèle persiste entre les deux feuillets épithéliaux. Au niveau de l'orifice blastoporal, «endoblaste» et «ectoblaste» s'inclinent en dehors et se continuent, soit en courbe régulière, soit à arête vive, dans un rebord circulaire qui s'évase plus ou moins brusquement. Ce rebord est formé, comme le reste de la paroi embryonnaire, de deux assises cellulaires; mais les cellules y sont arrondies, assez lâchement unies les unes aux autres, présentant les caractères bien connus qu'ont, chez l'embryon normal, les cellules en prolifération; leur saillie bosselle les deux faces de la clochette et donne

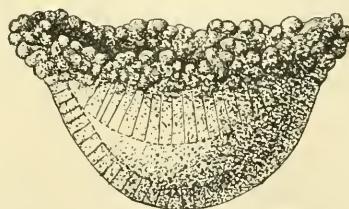


Fig. 1. «Embryon en cloche» au chlorure de lithium.

à son bord libre un aspect festonné. Je n'ai pas remarqué (ni cherché) de symétrie bilatérale.

Ces «embryons en cloche» moururent en cet état; ils n'avaient attiré mon attention que par leur forme hétéroclite et je ne les avais notés qu'à titre de curiosité, sans soupçonner leur importance. L'étude des embryons anormaux obtenus par une autre méthode m'a convaincu, par la suite, que j'avais passé près du but sans le reconnaitre. Très-probablement, ces «embryons en cloche» étaient de jeunes stades des «spina bifida» désirées chez lesquels une invagination hypoblastique incomplète, avec persistance d'une vaste cavité blastocellulaire (indiquée sur le croquis par une ligne pointillée,) s'accompagnait d'une formation tout à fait irrégulière de ce que j'appeleraï plus loin l'étage dorsal, mésoblastique, de l'embryon.

Les essais au chlorure de lithium méritent d'être repris dès que ce sera possible; ces embryons en cloche, dont il faudra obtenir la survie, sont d'ailleurs très-faciles à produire dans les cultures additionnées de 2%, 2,5% et même 3% de liquide de HERBST.

Fécondation retardée. L'analogie avec les œufs de grenouille permettait aussi de supposer que le résultat désiré pourrait être obtenu en conservant pendant quelque temps les œufs pondus, avant de les mettre en contact avec le sperme. C'est la voie qui m'a conduit au but, après, toutefois, assez bien d'échecs dus à ce que, par comparaison avec ce qui se passe chez *Rana*, j'étais porté à exagérer la durée de la période de claustration de mes œufs et n'obtenais plus même de fécondation. L'expérience qui m'a fourni quelques indications sur la durée convenable de cette attente est née en somme d'un incident de pêche et n'est pas à l'abri de tout reproche, d'autres facteurs que le temps ayant pu intervenir. Je la résume d'après mes notes:

Le 21 Juin, à 5.30 h. s., deux femelles pêchées à Posillipo pondent. Elles sont séparées des œufs déjà pondus, rincées et placées dans un vase contenant environ un litre d'eau puisée au large (vraisemblablement pure de spermatozoïdes), où elles continuent à pondre pendant quelques minutes (5 à 10). Aucun mâle ne donne de sperme. Nous reprenons la route de Naples, emportant avec nous un certain nombre des animaux chez lesquels nous avions guetté en vain l'élimination des produits sexuels.

A 6.30 h., un mâle commence à émettre du sperme; celui-ci est recueilli à la pipette et déversé dans le bocal où sont les deux femelles et leurs œufs; les femelles sont éliminées.

La fécondation se fait régulièrement: à 7.30 h., presque tous les œufs sont au stade de 2 blastomères. Le premier lot d'œufs, pondus avant isolement des femelles, est resté stérile.

A 11 heures, blastula d'aspect tout à fait normal. A minuit, stades d'in-vagination (figs. 22 à 24 de HATSCHEK). A 1 h. m., gastrula hémisphérique (figs. 26, 27 de HATSCHEK). A partir de ce moment, le caractère anormal du développement devient évident, l'orifice blastoporal ne se fermant pas : à 3.30 h., les embryons commencent à tourner dans leur coque, mais leur forme extérieure, qui devrait être à ce moment celle des figs. 31, 32 de HATSCHEK, en est restée à l'état de cupule hémisphérique comme deux heures et demie auparavant, ou de dé à contre (figs. 26, 27 de HATSCHEK).

Entre 5 h. m. et 5.30 h. m., la première paire de protosomites devient parfaitement reconnaissable, bien que l'embryon en soit demeuré, comme forme générale, au même état que précédemment. Vu de dos, son aspect est celui de la fig. 28 de HATSCHEK, mais l'extrémité antérieure des lèvres blastoporales latérales est occupée, à droite et à gauche de l'orifice, par les ébauches somitales; devant celles-ci et de l'une à l'autre s'étend transversalement le bord libre de la lèvre antérieure.

A partir de ce moment, l'orifice blastoporal commence à se fermer chez la majorité des embryons : les deux protosomites droit et gauche se rapprochent transversalement l'un de l'autre vers le plan médiо-dorsal.

Entre 6 h. et 6.30 h. m., la seconde paire de protosomites a fait son apparition. Etat du blastopore variable; chez une partie des embryons, l'orifice est clos dans sa partie antérieure, jusqu'au niveau, inclus ou exclus, où se forme la 2^e paire; chez d'autres, il est encore au stade de la fig. 28 de HATSCHEK.

Le développement se poursuit régulièrement, mais ses caractères tératologiques ne s'effacent que très-lentement. A 10 h. m., les embryons possèdent plusieurs paires de protosomites, mais l'orifice blastoporal est encore béant sur une étendue variable à l'extrémité postérieure de la face dorsale. Les embryons n'ont pas éclos: ils tournent dans leur coque au fond du vase sans s'élever vers la surface. A midi, tous sont ou bien morts, ou bien éclos et parfaitement normaux.

Il est clair que nous ne pouvons pas nous prononcer avec certitude sur la causalité des malformations produites, les conditions de l'expérience étant assez complexes et mal définies. Il me semble toutefois indubitable que le retard subi par la fécondation y joue le rôle capital. Une heure s'écoula entre le moment où les femelles pondirent leurs premiers œufs et le moment de la fécondation; environ cinquante minutes entre l'émission des derniers œufs et la fécondation. Cet intervalle peut paraître insignifiant à côté du stage très-prolongé en chambre humide que tolèrent les œufs de grenouille; mais l'expérience démontre qu'il est considérable lorsqu'il s'agit de petits œufs marins dont toute l'évolution embryonnaire s'accomplit en quelques heures. On se rappellera à ce sujet les observations de MORGAN (34) chez *Ctenolabrus*: les œufs éliminés par la femelle étant reçus dans de l'eau bouillie, privée de spermatozoïdes, il suffit d'attendre dix minutes avant d'y ajouter le sperme pour n'obtenir plus qu'un commencement de développement tout à

fait anormal; après deux ou trois heures, quelques œufs seulement sont encore en état d'être fécondés et de se segmenter. Il serait aisé de multiplier les exemples; je me borne à citer encore celui des Ascidiés, dont la tératogénèse expérimentale est, à notre point de vue, particulièrement intéressante. Chez *Ciona*, chez *Phallusia*, les œufs que l'on a soigneusement extraits de l'oviducte sans mélange de sperme et placés dans l'eau de mer paraissent, après une heure d'être, profondément altérés et ont complètement perdu leur enveloppe folliculaire. La fécondation (à l'aide de sperme frais) se fait cependant régulièrement; mais la segmentation, au cours de laquelle bon nombre d'embryons périssent, et le développement ultérieur sont nettement tératologiques. La durée du séjour dans l'eau est ici seule responsable de l'altération de l'œuf, quelle que soit la nature de cette altération et quel que soit le mécanisme des anomalies qui en résultent.

Une remarque s'impose cependant chez l'*Amphioxus*. Les œufs qui sortent de l'ovaire tombent dans la cavité péribranchiale, sont conduits au pore abdominal et sont expulsés. Le séjour des œufs dans la cavité péribranchiale, c'est-à-dire dans le courant d'eau de mer qui la traverse continuellement, peut être très-court; CERFONTAINE (6) pense «qu'il est avantageux que les œufs ne séjournent pas dans la cavité péribranchiale, parce que les œufs, au moment de quitter la cavité ovarienne sont prêts à recevoir le spermatozoïde, et il est à supposer que la copulation des produits sexuels doit se faire, normalement, aussitôt que les œufs arrivent dans l'eau de mer. La raison en est que, au contact de l'eau, les membranes se gonflent et se détachent complètement de l'œuf, après un temps relativement court.»

Mais ce séjour des œufs dans l'eau de la cavité péribranchiale peut aussi être très-prolongé sans aucun dommage. J'ai vu une femelle, rapportée un soir au laboratoire avec l'extrémité antérieure de la cavité atriale tapissée d'œufs, conserver ces œufs, sans en émettre un seul, jusqu'au lendemain soir. Elle pondit alors; un mâle me donnant du sperme à ce moment, la fécondation eut lieu immédiatement et le développement fut parfaitement normal. Si même, au moment de la ponte, quelques œufs frais étaient venus des ovaires s'ajouter aux œufs gardés de la veille dans l'atrium, cela ne fausserait en rien le résultat de l'expérience: sur la quarantaine d'œufs qui furent émis, quatre ou cinq seulement restèrent stériles. Ceci semble démontrer qu'un séjour de vingt-quatre heures dans la cavité péribranchiale n'avait eu aucune influence sur les œufs.

D'autre part, chez une femelle semblable, qui ne pondait pas

spontanément bien que la paroi péribranchiale fut tapissée d'œufs, j'ouvrirai la paroi abdominale pour libérer ces œufs; mais la fécondation échoua, ou du moins les œufs ne se segmentèrent pas. Cette dernière expérience a été répétée à plusieurs reprises, toujours avec le même résultat négatif. Le séjour dans la cavité péribranchiale n'agit-il pas comme le séjour dans l'eau extérieure? Le séjour dans le corps de la mère est-il dans certains cas nécessaire à une parfaite maturation des œufs, entre leur sortie de l'ovaire et leur expulsion? Questions qui devraient être résolues, pour qu'il soit légitime de parler de «fécondation retardée» dans le cas de mes embryons.

Les embryons furent fixés par le liquide de LO BIANCO: mélange à parties égales de liqueur de Flemming et de formol 40% (cinq à dix minutes; lavage à l'eau; passage graduel par les aleools jusqu'à aleool 100; inclusion). Si peu rationnelle que puisse paraître, au point de vue microtechnique, cette formule destinée dans l'esprit de son auteur à la fixation rapide des organismes très-contractiles, les résultats qu'elle m'a fournis, tant pour les jeunes stades du développement de l'*Amphioxus* que pour ses stades larvaires et pour les jeunes individus pendant ou après la métamorphose, sont remarquables, et je préfère ce réactif au liquide de Flemming pur.

Les embryons furent inclus et orientés dans le mélange de celloïdine et essence de girofles, puis réenchâssés en paraffine, suivant le procédé en usage à l'Institut de Zoologie de l'Université de Liège, procédé que CERFONTAINE expose en détail dans son travail (6)¹. — Sections à 3 μ . — Coloration sur porte-objets par l'hématoxiline ferrique, coloration plasmatique à l'Orange G.

1. L'asyntaxie blastoporale chez l'Amphioxus.

Je prendrai pour base de cette étude l'embryon le plus monstueux que j'ait obtenu. J'en figure une série de coupes transversales, Pl. 9, figs. 1 à 11, et sa reconstitution par la méthode de BORN est représentée par les photographies stéréoscopiques de la Pl. 8. On trouvera à l'explication des figures (p. 533), les indications

¹ Je dois la connaissance de cette méthode, excellente et sûre, à l'extrême obligeance de M. le dr. M. de Sélys Longchamps et je saisis avec plaisir l'occasion de l'en remercier.

relatives à la manière dont le modèle de cire a été partagé et photographié en deux pièces, afin d'en exposer le détail intérieur, et à la manière dont il faut, par la pensée, réajuster ces deux moitiés pour se faire une idée de l'ensemble et pour en retrouver les détails sur les coupes transversales.

Cet embryon, que j'appellerai mon embryon *Ma*, a été fixé onze heures après la fécondation. Il offre, à première vue, l'aspect d'une «gastrula» d'un stade approximativement semblable à celui des figs. 26 et 27 de HATSCHEK (17). C'est une demi-sphère creuse, dont un vaste orifice, l'orifice blastoporal, occupe presque toute la face plane, équatoriale, et dont la paroi est formée par deux feuillets cellulaires, se réfléchissant l'un dans l'autre au pourtour de l'orifice.

Mais cette apparente «gastrula» est déjà le siège de différenciations considérables. Son feuillet interne ne présente pas la constitution simple et uniforme qu'il présenterait dans une gastrula normale, où il résulte simplement de l'invagination de l'hémisphère végétatif dans l'hémisphère animal de la blastula. Dans toute la région voisine de l'orifice blastoporal, région que nous pouvons dès à présent appeler d'orsale, règnent deux gouttières longitudinales, les gouttières mésoblastiques droite et gauche. Et vers leur extrémité céphalique ou rostrale, ces gouttières sont segmentées par des replis transversaux qui en isolent les deux premières paires de protosomites. Malgré la grandeur de l'orifice blastoporal, il ne s'agit donc plus ici d'une «gastrula», mais d'un embryon. Au point de vue du développement de son mésoblaste, notre embryon *Ma* correspond aux embryons représentés en coupe optique par les figs. 42, 43, et en coupe transversale par les figures 78 à 81 du travail de HATSCHEK.

Je commencerai par décrire cet embryon d'une façon assez détaillée; les données que nous fournira cet examen pourront alors, plus brièvement, être complétées par la comparaison avec d'autres embryons, anormaux aussi, mais à des degrés divers, du même âge ou plus âgés.

Cette étude nous permettra, je pense, de pénétrer dans l'analyse d'un certain nombre de phénomènes qu'il est difficile de dissocier dans leurs différents éléments au cours de l'ontogenèse normale, hâtive et condensée, de l'*Amphioxus*.

Orifice blastoporal. L'orifice blastoporal est à peu près circulaire. On pourra se représenter assez exactement ses dimensions par rapport aux diamètres rostro-caudaux de l'embryon à l'aide des

quelques chiffres suivants. L'objet mesurait, dans la celloïdine, environ 0,11 mm. Il fut débité en 37 coupes transversales d'une épaisseur de 3 μ . Si nous prenons cette épaisseur de 3 μ pour unité,

le diamètre rostro-caudal de l'embryon, mesuré à la surface de l'épiblaste entre ses deux pôles extrêmes = 37 unités;

le diamètre rostro-caudal maximum, mesuré à la surface externe de l'endoblaste = 28;

le diamètre rostro-caudal de la cavité de l'embryon, mesuré depuis le fond du cul-de-sac entérique antérieur (A de la fig. 2) jusqu'au fond du cul-de-sac postérieur (α de la fig. 10) = 22;

le diamètre rostro-caudal de l'orifice blastoporal, depuis sa lèvre antérieure (fig. 3, 10^e coupe, *U. L. a.*) jusqu'à son bord postérieur (30^e coupe) = 19 unités.

Quant à l'étendue transversale de l'orifice blastoporal, l'examen du modèle et des coupes montre que cet orifice occupe toute la largeur de la face dorsale actuelle.

Cavité de l'embryon. Cette cavité représente la «cavité d'in-vagination», la «cavité gastruléenne», ou l'«archenteron» de l'embryon normal. Elle communique largement avec l'extérieur par le vaste orifice du blastopore. Elle est divisée en deux étages superposés — l'un, dorsal, que je décrirai sous le nom d'étage mésoblastique de l'embryon, et l'autre ventral, étage intestinal ou hypoblastique — par une crête continue, extrêmement sensible sur les photographies. Cette crête marque la limite entre l'intestin et les gouttières mésoblastiques; c'est la «Darmlippe» des embryons normaux. Elle circonsercit l'orifice conduisant dans la cavité intestinale; cet orifice, je crois nécessaire, en raison de son importance morphologique, de l'opposer nettement à l'orifice blastoporal et de le désigner sous un nom particulier; je l'appellerai orifice prostomial et j'appellerai lèvres prostomiales (ou «Darmlippen») la crête saillante qui l'encaadre, quitte à discuter ultérieurement le plus ou moins d'à propos de ces termes.

La crête prostomiale n'est pas strictement parallèle, dans toute son étendue, au bord libre des lèvres du blastopore. Dans la moitié rostrale de l'embryon (Phot. 1), où les deux paires de protosomites sont différencierées et très-développées dans le sens dorso-ventral, elle coupe les parois latérales de l'embryon vers le milieu de leur hauteur; mais vers l'extrémité caudale (Phot. 2), les lèvres prostomiales droite et gauche se rapprochent de la face dorsale de l'embryon, en même temps qu'elles convergent vers le plan médian, et

elles finissent par se rejoindre, en décrivant une courbe à concavité antérieure insérée dans la courbe du bord postérieur de l'orifice blastoporal — mais à un niveau plus ventral. Une crête médiane très-légère et très-irrégulière joint le milieu de la lèvre prostomiale postérieure au milieu de la lèvre blastoporalement postérieure; cette crête n'est due qu'à la saillie superficielle de cellules en mitose et n'est guère appréciable sur le modèle de cire.

L'étage ventral de la cavité de l'embryon représente, comme je l'ai déjà dit, la cavité intestinale; sa paroi est constituée par l'hypoblaste. Chez un embryon normal du même stade, le blastopore est clos et les organes axiaux dorsaux se sont différenciés; la cavité intestinale possède alors une voûte encadrée par les «Darmlippen», voûte formée sur la ligne médiane par la corde dorsale et, latéralement, par les gouttières mésoblastiques; normalement, le processus serait même plus avancé encore à l'extrémité rostrale, où l'orifice prostomial, se fermant à son tour par rapprochement de ses lèvres latérales, serait en train d'exclure les protosomites de leur participation à la constitution de la voûte intestinale.

A l'extrémité rostrale de notre embryon *Ma*, la cavité intestinale se termine, au niveau d'un plan transversal passant par la lèvre antérieure du blastopore, en un très-court cul-de-sac (*A*, phot. 1); elle se termine de même en cul-de-sac (*a*, phot. 2) à son extrémité caudale, sous l'arc postérieur de la lèvre prostomiale.

L'examen des coupes transversales précisera les détails de cette description générale.

Les figs. 4, 5 et 7 (coupes transversales 14, 17, 23 de l'embryon) ne présentent aucune particularité en ce qui concerne la cavité intestinale (*E*); elle y apparaît comme une gouttière épithéliale semi-eylindrique, bordée dorsalement par la saillie des lèvres prostomiales latérales (*dl*).

La 10^e coupe de l'embryon (fig. 3) rase la lèvre antérieure du blastopore (*U. L. a*) au niveau de l'extrémité antérieure de la cavité intestinale. L'enteron communique dorsalement avec les deux protosomites de la première paire (*US¹*, *US¹*). Une saillie médiane verticale, dépendant de la paroi antérieure de l'embryon, sépare ces deux protosomites (voir Phot. 1); son tubercule inférieur forme l'extrémité antérieure du rebord prostomial, où viennent se réunir dans le plan médian ses lèvres latérales (*dl*).

Sur la 9^e coupe de l'embryon, non représentée, la cavité entérique ne communique plus qu'avec la premier protosomite du côté

droit. Sur la 8^e coupe (fig. 2) elle se termine enfin en un court cul-de-sac (*A*), lequel disparaît sur la coupe immédiatement précédente.

Il nous reste à examiner sur les coupes l'étage intestinal de notre embryon à son extrémité caudale. Les lèvres prostomiales (*dl*) y deviennent de plus en plus saillantes et tendent à se réunir sur la ligne médiane (coupes 24 et 26, figs. 8 et 9); elles s'y rencontrent enfin (coupes 27, non représentée, et 28, fig. 10) de telle façon que la cavité intestinale se termine sous elles en un cul-de-sac entérique postérieur (*a*); ce cul-de-sac se prolonge encore sur les coupes suivantes, non figurées, et une tache sombre, ainsi que la disposition des noyaux, en marque encore la paroi postérieure sur la coupe 32 (fig. 11).

Etage dorsal, mésoblastique, de l'embryon. Il résulte déjà des descriptions précédentes que cet étage n'a ni voûte ni plancher. Ses parois latérales (abstraction faite de l'extrême bord libre des lèvres blastoporales, sur lequel nous reviendrons tantôt,) sont constituées par les gouttières mésoblastiques droite et gauche.

Dans la moitié rostrale de l'embryon (Phot. 1, et figs. 2 et 5) chaque gouttière mésoblastique, large et fortement concave, est subdivisée par deux crêtes transversales en deux saccules placés l'un derrière l'autre; ce sont les deux premiers protosomites (*US¹*, *US²*). Ces crêtes et les dépressions somitales qu'elles délimitent sont parfaitement nettes sur le modèle de cire, malheureusement la déformation stéréoscopique les a nivelées sur les photographies. La section en escalier qui a divisé le modèle en deux moitiés traverse sa paroi droite entre les coupes 21 et 22 de l'embryon, c'est-à-dire au niveau de la crête qui borne en arrière le second protosomite droit. Les deux somites droits (*US¹* et *US²*) sont donc compris tout entiers dans la moitié antérieure du modèle (Phot. 1, côté gauche de l'image). Le plan de section traverse au contraire la paroi gauche entre les coupes 16 et 17 de l'embryon, c'est-à-dire à l'extrémité antérieure du 2^e somite. La moitié antérieure du modèle contient donc le premier somite gauche et le commencement du second (Phot. 1, côté droit de l'image), tandis que la moitié postérieure du modèle comprend le fond et l'extrémité postérieure du second somite gauche (Phot. 2, côté gauche de l'image; le plan est trop fuyant pour que le détail y apparaisse).

A leur extrémité rostrale, les deux somites de la 1^{ère} paire se terminent côté-à-côte en cul-de-sac sous la lèvre antérieure du blasto-

pore (fig. 2, coupe 8, *US¹*, *US¹*). Sur la 10^e coupe de l'embryon (fig. 3), les deux protosomites de la première paire communiquent ventralement avec la cavité intestinale. La coupe 14 (fig. 4) intéresse encore ces deux premiers somites près de leur extrémité postérieure. La coupe 17 (fig. 5) passe par les deux protosomites de la seconde paire (*US²*, *US²*), tandis que la coupe 23 (fig. 6) passe en arrière des somites, par les gouttières mésoblastiques non encore segmentées (*ms*).

Si l'on suit ces gouttières mésoblastiques vers l'extrémité caudale de l'embryon (Phot. 2), on les y voit converger vers le plan médian sagittal, en même temps qu'elles s'inclinent en dehors; leur concavité, qui regardait directement en dedans, s'incline de plus en plus en avant et dorsalement, en même temps qu'elle s'atténue; les deux gouttières mésoblastiques finissent par se rejoindre au dessus du cul-de-sac entérique postérieur (α), en entourant comme un demi-entonnoir le pourtour postérieur de l'orifice prostomial. Toutefois, la légère crête médiane que nous avons déjà signalée à ce niveau, tendue sur la ligne médiane comme la ligne de faite entre deux vallées, indique que les deux versants de l'étage mésoblastique conservent leur individualité jusqu'au bord postérieur de l'orifice blastoporal. Cette disposition de l'étage dorsal de l'embryon à son extrémité caudale est importante.

Nous avons vu jusqu'ici l'orifice blastoporal délimité par un rebord très-net: d'une part, la lèvre antérieure du blastopore est coupée à pic et l'ectoblaste s'y réfléchit à angle droit dans le feuillet interne de l'embryon; d'autre part, les lèvres latérales se terminent (abstraction faite de certaines irrégularités sur lesquelles nous reviendrons bientôt) par un bord net et tranchant. Le bord postérieur de l'orifice blastoporal est, au contraire, extrêmement émoussé. A son niveau, les versants de l'étage mésoblastique de l'embryon, contigus sur la ligne médiane, se continuent dans l'ectoblaste embryonnaire à angle très-obtus; le bord postérieur de l'orifice n'est qu'un sourcil à peine marqué, au niveau duquel la surface externe, convexe, de l'embryon se déprime et se continue dans l'étage mésoblastique. La photogr. 2, Pl. 8 ne permet guère de se rendre compte de la façon dont les versants de l'étage dorsal se comportent vis-à-vis du revêtement ectoblastique à l'extrémité postérieure de l'orifice blastoporal: ce rebord postérieur y est à peine visible.

Jusqu'à quel point le plan incliné qui s'étend du rebord blastoporal postérieur à l'arête vive de la lèvre prostomiale (Phot. 2) est-il

«mésoblastique», comme nous l'avons supposé jusqu'ici? L'étude des coupes va nous fournir quelques renseignements à ce sujet, mais l'interprétation des faits ne sera possible qu'après examen d'autres embryons.

La 23^e coupe de l'embryon *Ma* (fig. 7) passait en arrière des somites, à travers les gouttières mésoblastiques (*ms*).

Sur la 24^e coupe (fig. 8) la direction générale des gouttières mésoblastiques est déjà moins voisine de la verticale; ces gouttières (*ms*) s'inclinent l'une vers l'autre et se rapprochent du plan médian par leur extrémité inférieure. L'orifice blastoporal (*Bl*) présente encore le même diamètre transversal que sur la coupe précédente, mais les lèvres prostomiales (*dl*) sont fortement saillantes et l'orifice prostomial s'est rétréci.

Tous ces changements s'accentuent notablement sur la 26^e coupe (fig. 9): l'orifice blastoporal (*Bl*) conserve encore la même largeur et occupe encore toute la face dorsale de l'embryon; mais l'orifice prostomial est presque fermé et ses lèvres (*dl*) vont se rejoindre sur la ligne médiane. Les deux gouttières mésoblastiques (*ms*) se rapprochent de plus en plus du plan médian par leurs bords ventraux qui arrivent presque au contact l'un de l'autre, et leur inclinaison progressive est assez rapide pour être sensible dans l'épaisseur même de la coupe. On notera le caractère d'epithelium prismatique simple, très-régulier, à noyaux tous situés au même niveau, que présentait jusqu'ici la paroi des gouttières mésoblastiques; ce caractère commence à se perdre dès la 24^e coupe (fig. 8), l'epithelium s'épaissit et devient irrégulier, des mitoses y apparaissent (fig. 9). La 28^e coupe (fig. 10) est importante: l'orifice prostomial est clos, les lèvres prostomiales latérales se sont réunies dans le plan médian et, sous elles, la figure nous montre le cul-de-sac entérique postérieur (α) délimité par une couche de cellules prismatiques. D'autre part, la coupe passe immédiatement en avant du bord postérieur de l'orifice blastoporal; la largeur transversale de cet orifice se réduit, l'ectoblaste tendant à recouvrir, de droite et de gauche, toute la face dorsale de l'embryon, de sorte que les versants mésoblastiques ne sont plus superficiels que suivant une zone médiane étroite. La paroi dorsale de l'embryon, comprise entre le cul-de-sac entérique et l'orifice blastoporal, est formée dans le plan médian par une masse cellulaire formant un épais septum, au niveau duquel il est impossible de distinguer les limites des diverses ébauches. Ventralement, ce septum se continue avec la voûte du cul-de-sac

entérique. Dans toute sa hauteur, il est constitué par l'accolement dans le plan médian de deux masses cellulaires, droite et gauche, dans lesquelles nous reconnaissions sans difficulté l'extrémité postérieure des deux versants mésoblastiques latéraux, redressés et unis par leurs faces dorsales devenues internes. Dorsalement, ce septum arrive encore à la surface suivant une étroite zone médiane riche en mitoses, dernier reste de l'entonnoir mésoblastique, qui se continue à droite et à gauche dans l'ectoblaste.

La signification de ce septum et sa valeur de suture (suture prostomiale) ne deviendront claires que plus tard, lorsque l'étude d'autres embryons nous aura fait assister à sa genèse.

La 32^e coupe de l'embryon, dernière figurée (fig. 11), passe par l'extrémité la plus reculée du eul-de-sac entérique (α); à la face dorsale de ce eul-de-sac se dressent deux crêtes latérales, derniers restes des versants mésoblastiques. Ces crêtes se continuent-elles sans limite tranchée avec l'hypoblaste intestinal, ou en sont-elles nettement distinées? Il m'est impossible d'en juger, à cause de l'accumulation des granulations vitellines colorées par l'hématoxyline ferrique (dont les figures ne donnent qu'une image imparfaite). Entre ces deux crêtes règne une cavité dans laquelle on peut reconnaître un dernier reste du blastocèle.

Ebauches chordales. Nous avons parlé jusqu'ici des gouttières mésoblastiques, sans tenir compte de leur limite dorsale et sans nous occuper de la valeur morphologique des éléments cellulaires qui bordent l'orifice blastoporal. Chez un embryon normal pourvu de deux paires de protosomites, la voûte de la cavité embryonnaire est formée par l'ébauche impaire et médiane de la chorde dorsale, interposée entre les gouttières ou les diverticules mésoblastiques. Chez notre embryon, nous trouvons les éléments constitutifs de la chorde répartis sous forme de deux demi-ébauches droite et gauche au bord libre des lèvres blastoporales latérales. Leur développement y est d'ailleurs extrêmement rudimentaire et ces ébauches ne sont reconnaissables que sur une partie de leur longueur. Leur degré de différenciation est, de plus, fort inégal d'un côté à l'autre de l'embryon, comme cela est d'ailleurs fréquent dans les cas de «spina bifida» de grenouille. L'identification de ces demi-ébauches chordales ne fait cependant aucun doute.

La demi-gouttière chordale droite se présente sur la fig. 5 (*ch.d*) comme une lame cellulaire relativement large, formant biseau au bord libre de la lèvre blastoporaile. La fente blastoëcienne inter-

posée entre le second protosomite droit (*US²*) et l'ectoblaste bifurqué et embrasse l'ébauche chordale entre ses deux bras. La demi-gouttière chordale se présente avec une disposition identique dans toute la longueur du 2^e protosomite, de la 16^e à la 21^e coupe; les cellules qui la constituent sont claires, relativement peu chargées de vitellus et, sur ces coupes où la demi-lame chordale est bien développée, elle ne présente pas une seule figure mitosique, sauf, unique exception, celle que montre la fig. 5.

Si l'on suit cette ébauche chordale vers l'extrémité rostrale de l'embryon, on voit, dans l'étendue du 1^{er} protosomite droit (fig. 4), s'effacer sa disposition en gouttière; le bord de la lèvre blastoporale est arrondi, irrégulièrement bosselé à sa surface par la saillie que font de nombreuses cellules en voie de division; un remaniement local est évidemment en train de s'opérer à ce niveau et l'activité du bord de la lèvre contraste avec le repos cellulaire complet qui règne dans l'ectoblaste et dans la gouttière somitale. Qu'il s'agisse ici d'une prolifération cellulaire ayant pour but un apport de nouveaux matériaux à la région voisine du feuillet interne de l'embryon, c'est-à-dire au protosomite, me semble inadmissible. Il ne s'agit pas non plus, ici, d'un phénomène, quelqu'il soit, ayant trait à la fermeture du blastopore indépendamment de la formation de la chorde — les embryons que nous aurons à étudier par la suite le démontrent; nous sommes donc forcés d'admettre que ce cordon cellulaire, riche en mitoses, n'est autre chose que le prolongement vers l'avant de la demi-gouttière chordale qui occupe sa place sur les coupes suivantes, et d'admettre qu'il représente également la demi-ébauche chordale droite.

Au niveau du bord gauche de l'orifice blastoporal, nous retrouvons également les indices de la différenciation d'une demi-ébauche chordale gauche, dans toute la longueur des deux premiers protosomites; mais ici, cette ébauche en est partout restée au même stade rudimentaire que nous venons de reconnaître au niveau de la lèvre blastoporale droite, dans l'étendue du 2^e protosomite: une étroite bandelette de cellules en voie de prolifération (figs. 4, 5, 6, 7, Pl. 9 *ch. g.*).

Si peu différencierées que soient ces ébauches, leur identité ne me paraît pas douteuse, et je tiens pour établie l'existence, chez notre embryon, de deux demi-ébauches chordales, droite et gauche, siégeant au bord libre des lèvres blastoporales latérales.

Aux dépens de combien de cellules du rebord blastoporal se

forment ces ébauches, nous ne pouvons pas le déterminer; chez notre embryon *Ma*, elles sembleraient naître d'un très-petit nombre de cellules, qui se multiplient et qui se disposent secondairement en une lame épithéliale. Nous pourrons constater le même fait, le nombre extrêmement restreint des cellules chordales originelles, chez tous les embryons que nous étudierons par la suite; chez tous, la différenciation des cellules chordales suit pas à pas la fermeture de l'orifice blastoporal comme une conséquence — ou un facteur — de la soudure de ses lèvres. Notons enfin que notre embryon ne nous fournit aucune donnée sur l'étendue des ébauches chordales dans le sens longitudinal et sur leurs relations avec les extrémités rostrale et caudale du blastopore.

Lames neurales. On n'observe, chez notre embryon, encore aucune trace de la différenciation du système nerveux central. Pour juger du retard considérable que présente leur développement, que l'on y compare les figs. 79 à 81 de HATSCHEK (17), empruntées à un embryon possédant comme le nôtre deux paires de protosomites.

Conclusions et remarques.

La comparaison avec une série d'autres embryons, affectés à des degrés divers de la même monstruosité que notre embryon *Ma* et chez lesquels la différenciation des organes est plus ou moins avancée sera nécessaire pour préciser nombre de points importants de notre description.

Ce que nous avons vu jusqu'à présent nous permet cependant d'anticiper sur l'exposé des faits, pour fixer la terminologie à leur appliquer et pour déterminer le point de vue auquel nous devrons nous placer dans leur interprétation.

Pour nous en tenir aux grands traits de son organisation qui frappent à première vue, notre embryon *Ma* nous offre deux gouttières mésoblastiques, droite et gauche, déjà différencierées dans leur partie antérieure en deux paires de protosomites, coexistant avec la persistance d'une orifice blastoporal immense. Celui-ci s'étend dans toute (ou presque toute) l'étendue de la face dorsale future de l'embryon, depuis l'extrémité antérieure de la première paire de protosomites, jusqu'à un point (à préciser plus loin) voisin de l'extrémité postérieure actuelle de l'embryon. C'est au bord libre des lèvres latérales de ce blastopore qu'apparaissent les deux demi-ébauches droite et gauche, paires et symétriques, de la chorde dorsale; c'est

à ce niveau également, de part et d'autre de l'orifice blastoporal, que vont se différencier aux dépens de l'ectoblaste (bien que notre embryon ne fournisse encore aucune indication à ce sujet), les deux demi-ébauches, droite et gauche, paires et symétriques, du système nerveux central.

Nous définirons dès à présent qualitativement, quitte à en apprécier plus loin le degré, le genre d'anomalie que nous avons sous les yeux.

a. A un point de vue purement descriptif, la monstruosité qui affecte notre embryon et dont la littérature amphioxologique ne rapporte encore, je crois, aucune observation, appartient évidemment au groupe des malformations par défaut dont toutes les classes de Vertébrés fournissent des exemples, qui ont acquis une juste célébrité chez la grenouille sous les noms de diastasis ou asyntaxia medullaris (ROUX) et de spina bifida (O. HERTWIG).

ROUX (40) fut conduit par l'attention qu'il accordait à la répartition, dans l'œuf segmenté, du matériel destiné à l'édification du système nerveux, à caractériser et à baptiser les malformations embryonnaires qu'il avait sous les yeux d'après l'anomalie de ce système. De là le nom d'asyntaxia medullaris, terme excellent en ce qu'il se borne à enrégistrer à un point de vue descriptif le fait saillant, la diastase actuelle des deux demi-lames neurales, et le caractère primitif et non régressif de cette non-union.

O. HERTWIG (19), pour unifier les observations chez la grenouille avec les faits établis chez les Téléostéens et les cas équivalents notés chez les Vertébrés supérieurs, a adopté pour toute cette classe de malformations le nom de spina bifida. ROUX et d'autres après lui, ont relevé à plusieurs reprises combien le choix de ce terme est malheureux; je me permets de penser aussi que le nom de spina bifida devrait être laissé à l'anatomie pathologique qui l'a créé, ou qu'il devrait, tout au moins, être réservé aux anomalies du même genre, telles qu'elles se présentent chez les Vertébrés les plus élevés, avec tout le cortège de malformations accessoires qui s'y joignent d'habitude et qui n'ont aucune relation directe avec l'essence morphologique du phénomène.

Le terme de spina bifida est, en tout cas, trop étroit pour caractériser un phénomène ayant des racines aussi profondes dans l'histoire du développement embryonnaire. Mais ce reproche peut s'adresser également au terme employé par ROUX: les asyntaxies qui

nous occupent ne sont pas seulement médullaires, pas plus qu'elles ne sont uniquement spinale ou chordales.

De plus, elles s'affirment à une période si précoce du développement, qu'il peut se présenter des cas — mon embryon *Ma* en est un — où nous aurons indubitablement affaire à une «asyntaxie médullaris» typique, alors qu'il n'existe encore aucune ébauche des lames médullaires.

Enfin, ce même embryon *Ma*, lorsqu'il commença à tourner dans sa coque, neuf heures après la fécondation, présentait déjà des caractères nettement tératologiques (voir introduction pag. 449), son anomalie consistant en une grandeur exagérée de l'orifice blastoporal. Cette anomalie, comment la qualifier? Nous savons que si elle ne se corrige pas à temps, elle aboutira fatalement à une «asyntaxie médullaire» au moins temporaire. Mais elle peut aussi se corriger et l'embryon peut redevenir parfaitement normal, avant que le système nerveux centralait commencé à se différencier: lorsque ce dernier apparaîtra, il le fera sous la forme d'une plaque cellulaire médiane, ne présentant plus aucune trace d'une origine aux dépens de demi-ébauches symétriques; le cas est fréquent et il ne manquait pas grand chose à la régularisation des embryons *Mc* et *Mk* que je décrirai plus loin (figs. 13, 14 et figs. 15 à 17, Pl. 9) pour en fournir des exemples. Il est clair que dans ce dernier cas, le nom «d'asyntaxie médullaire» ne peut servir à qualifier la fugace période anormale qu'a traversée l'ontogenèse.

Persistance anachronique d'un orifice blastoporal trop vaste chez le jeune embryon et diastase des lames médullaires chez l'embryon plus âgé ne sont que deux manifestations, également précoces comme origine et, souvent, également éphémères comme durée, d'un même trouble de la cinématique embryonnaire: l'une a simplement duré un peu plus longtemps que l'autre. Le nom à leur appliquer devrait, pour bien faire, résumer leur définition; or ce sont évidemment des «asyntaxies» et ce premier mot reste aequis; mais asyntaxies de quoi? On peut songer immédiatement au terme «asyntaxie gastruléenne» (qui, je pense, a déjà été proposé): il aurait, semble-t-il, l'avantage d'être assez large pour embrasser toutes les modalités de l'anomalie et celui d'en reporter l'origine à leur source commune, à la gastrula. Une raison de principe me paraît devoir faire rejeter absolument ce terme, non plus seulement comme insuffisant, comme trop étroit ou trop large, mais comme radicalement faux. Je me bornerai à la formuler ici comme une thèse dont la justification

découlera de toute la suite de cette étude: 1) la gastrula, en tant que gastrula, ne se ferme pas et il ne peut par conséquent être question d'asyntaxie gastruléenne; 2) la gastrula et la gastrulation n'ont, chez l'*Amphioxus*, rien à voir avec le blastopore.

Ce qui se ferme chez l'embryon (et non dans la gastrula), c'est le blastopore; et le fait de sa non-fermeture en temps normal, l'asyntaxie de ses lèvres, est le fondement morphologique de toutes les diastases, chordales, médullaires, etc., que nous examinons. Je pense donc que le nom d'asyntaxie blastoporelle répond mieux que les autres et répond même seul aux conditions requises par une bonne terminologie.

b. Toute spéulation sur la dynamique des malformations que nous étudions ici, m'est naturellement interdite par l'insuffisance de la technique opératoire. Il est cependant une interprétation causale sur laquelle je m'arrêterai un instant, parcequ'elle ne tend à rien moins qu'à dénier toute valeur morphologique aux cas d'asyntaxie blastoporelle. GURWITSCH (16), s'appuyant notamment sur le fait que, chez ses embryons d'Amphibiens à la caféine et à la strychnine, le bouchon vitellin augmente progressivement de volume, gonfle au cours du développement et fait une saillie de plus en plus prononcée par l'orifice blastoporal, veut voir dans la malformation qui affecte ces embryons non pas un «Hemmungsprodukt» comme l'admet O. HERTWIG, mais un «Berstungsprodukt», le résultat d'un «Berstungs- oder Sprengungs-Process». L'asyntaxie, en d'autres termes, ne serait pas primitive et progressive, mais régressive, secondaire. D'où la conclusion que, peut-être, «die Spinae bifidae keine für die Erklärung der normalen Entwicklung wichtige Produkte sind» (pag. 237).

Les objections de GURWITSCH ont été acceptées par divers auteurs qui, ne trouvant dans l'ontogenèse normale des Amphibiens aucun indice en faveur de la théorie de la concrècence, se refusent aussi à voir un argument pour cette théorie dans les spina bifida de grenouille, dont ils cherchent une explication mécanique. ZIEGLER (44) entre autres croit pouvoir conclure des descriptions et des figures de O. HERTWIG que le «Dotterpfropf», siégeant à peu près au niveau du canal nérentérique, «sprengt von da die Medullarplatte und die Chorda auseinander» (pag. 272). Il résume son opinion dans les termes suivants: «Ich halte die Spinae bifidae für eine monströse Bildung, aus welcher man das normale Geschehen nicht erkennen kann.»

On voit le rôle singulièrement important que ces interprétations

accordent au «Dotterpropf» dans le génèse de la malformation. Pour m'en tenir à l'*Amphioxus*, je ne crois pas qu'il puisse donner prise à un scrupule de ce genre; la vaste cavité de l'embryon y est, en tout cas, fort dépourvue de toute espèce de propriétés explosives et incapable des merveilleux effets que l'on attribue au bouchon vitellin.

Il me semble hors de conteste que les cas d'asyntaxie blastoporaire d'*Amphioxus* et de *Rana* sont morphologiquement équivalents; leur interprétation causale doit s'éclairer mutuellement et ne peut être contradictoire; mais aussi, les objections que l'on adresse aux uns ne sont elles valables que si elles peuvent s'adresser aux autres.

c. A part cette digression, d'ailleurs toute négative, je n'ai considéré jusqu'ici les cas d'asyntaxie blastoporaire qu'à un point de vue exclusivement descriptif. Les quelques remarques suivantes sur la cinématique de ces anomalies n'y apportent en vérité aucun aperçu neuf et original; mais il est instructif d'examiner jusqu'à quel point s'appliquent à un matériel nouveau, comme l'*Amphioxus*, des données théoriques acquises presque uniquement par l'étude des Amphibiens.

Le nom de «Hemmungsmissbildungen» par lequel O. HERTWIG caractérise ses «spina bifida» introduit dans la définition purement actuelle et graphique de l'anomalie la double notion a) d'une cause perturbatrice agissant b) à un moment donné d'une évolution. Cette considération du temps, de l'ordre chronologique des processus sur lequel porte l'agent tératogène est exprimée plus nettement encore par le mot de ROUX «Verzögerungsprodukte». Et c'est ROUX qui a fait ressortir avec le plus de force et avec la plus claire conscience de son importance capitale, le fait qu'un grand nombre des différences, des «variations» qui s'observent au cours du développement, soit que l'on compare entre eux des œufs provenant de localités différentes, ou des œufs recueillis au commencement et à la fin d'une période de ponte ou encore (comme dans la plupart des cas expérimentaux) des œufs d'une même ponte soumis à des influences différentes, «wohl hauptsächlich nur auf Anachronismen in der Differenzierung und dem Wachsthum der verschiedenen Theile beruhen» (40, XXII, pag. 438).

Ces anachronismes, qui peuvent s'observer à toutes les périodes de l'ontogenèse, comme l'auteur en fournit des exemples (40, XVIII, pag. 203), doivent s'interpréter dans ce sens «dass nicht die Processe an sich wesentlich verschieden sind, sondern dass bloß eine

,chronologische^e Verschiedenheit bezüglich des Anfangs des Processes besteht» (40, XVI, pag. 114).

Les spina bifida, telles que les décrit O. HERTWIG (19) chez la grenouille, appartiennent à cette classe de malformations par anachronisme du développement. De même, [nos cas d'asyntaxie blastoporale chez l'Amphioxus nous offrent autant de cas d'anachronismes purs — anachronismes d'ailleurs complexes, car l'étude des extrémités rostrale et caudale de nos embryons y montrera, combinés à la «Verzögerung des Blastoporusschlusses» qui domine le tableau tératologique, plusieurs de ces «kleine Anachronismen», dont Roux à montré l'importance pour l'interprétation des données embryologiques (40, XXII, pag. 458).

Certains embryologistes paraissent ne pouvoir se défaire d'un sentiment de défiance à l'égard des données de la tératogénèse et de leur emploi pour la solution des problèmes morphologiques généraux. Il jugent que les questions, telles que les pose l'étude de l'ontogenèse normale, sont déjà assez complexes et difficiles à définir avec précision, pour qu'il soit peu recommandable de les compliquer et de les obscurcir encore par la foule de détails accidentels et de questions accessoires qui s'accumulent autour des développements anormaux. Le reproche est sans doute très-légitime à l'égard de diverses classes de monstruosités, mais il ne peut s'adresser aux anomalies par anachronisme. Celles-ci n'introduisent en effet dans l'évolution aucun élément parasite, pas plus qu'elles n'en suppriment aucun élément normal. Comme cela ressort avec plus d'évidence encore de l'examen des embryons asyntaxiques d'*Amphioxus* que de ceux de grenouille, les anachronismes ne font que pervertir l'ordre chronologique des processus, sans altérer ces processus eux-mêmes. De sorte que loin de «compliquer» l'ontogenèse, ils l'«expliquent», et ils en fournissent autant d'explications différentes — bien qu'essentiellement identiques — que leurs combinaisons produisent de formes anormales différentes.

De là la valeur des anachronismes comme instrument d'analyse embryologique: ils dissocient les groupements de processus qui, par leur coexistence habituelle dans le cours de l'ontogenèse, forment les phases, les stades successifs, normaux de celle-ci; ils isolent ces processus, ou les font rentrer dans d'autres groupements. Ce n'est pas le moment de nous demander quelle serait, théoriquement, la limite de ces dissociations, dans la hiérarchie des processus ontogénétiques. Les asyntaxies blastoporales qui nous occupent ont, à

titre d'anachronismes complexes (et, chez l'*Amphioxus*, purs), une portée analytique pratiquement bien définie; leur juridiction s'étend sur tout l'ensemble des processus qui se succèdent depuis le stade blastula jusqu'à la constitution d'un embryon à blastopore clos.

Parmi tous les processus, extrêmement inégaux comme valeur phylogénétique et infiniment variables dans l'ordre chronologique de leur apparition chez les différentes formes animales, qui remplissent cette période du développement, il en est un certain nombre qui coopèrent à un acte particulier, d'une importance morphologique capitale, s'accomplissant d'une façon parallèle chez tous les Métazoaires — à la gastrulation.

Chez tous les Métazoaires il y a une gastrulation et nous admettons que la «gastraea» fondamentale soit résumée dans l'évolution individuelle de chacun d'eux par un ensemble constant et uniforme de processus élémentaires — de mouvements cellulaires, si l'on veut. Mais on ne peut en conclure a priori que l'on doive retrouver chez tout animal donné un instant de son ontogenèse où son ébauche présentera, objectivement, les caractères de la «gastraea», c'est-à-dire que l'on doive trouver chez lui un «stade gastrula». De même que nous constatons des anachronismes accidentels au cours du développement de l'individu, nous pouvons admettre et l'observation nous oblige à admettre que des anachronismes se sont «phylogénétiquement» introduits et fixés dans le cours de ce développement et font aujourd'hui partie intégrante de l'ontogenèse: on peut dire, à ce point de vue que la plupart, sinon toutes les ontogenèses que nous étudions sont normalement anaéchroniques.

Concurremment avec les processus propres à la gastrulation — et souvent même avant ceux-ci, dès la blastula — peuvent s'ébaucher ou s'accomplir, chez la plupart des formes animales, une foule de phénomènes absolument différents. C'est cette immixion, dans la gastrulation, de processus hétérogènes qui place l'embryologie comparée en face de difficultés insurmontables, lorsqu'elle s'applique à comparer la «gastrula» des divers Métazoaires, tandis que l'analyse embryologique devrait se proposer de définir ce qui appartient en commun, dans leur développement embryonnaire, à la «gastrulation». Aussi me paraît-il d'un scepticisme prudent, lorsqu'on ne peut éviter ce terme de «gastrula», source de tant de malentendus, de spécifier, comme le faisait DRIESCH (9) que «das Wort Gastrula nur ein Bequemlichkeitsausdruck ist». Mais, n'en déplaise à l'auteur et à son mépris pour «phylogenetische Phantasien und haltlose Vergleichung»,

je crois beaucoup moins légitime d'admettre que «der Gastrulationsbegriff umfasst Vorgänge der allerheterogensten Art»: ce ne serait vrai que du «Gastrula»begriff¹.

La nécessité de clarifier la notion de gastrula ou, plutôt, la seule notion qui réponde à une réalité objective de l'ontogenèse, celle de gastrulation, s'est affirmée surtout depuis les travaux de LWOFF; de LWOFF date la réaction contre les définitions de plus en plus surchargées de particularités spécifiques qui tendraient à faire de la gastrulation des Vertébrés, comme le dit fort bien BRACHET (5), «une gastrulation spéciale, difficilement comparable à celle des autres Métazoaires» et dépouillée de sa haute portée morphologique.

Les étapes de cette féconde tendance analytique sont bien connues. HUBRECHT et KEIBEL en étant arrivés à dissocier la gastrulation traditionnelle en deux phases, HUBRECHT (21) limita ensuite le processus à la première de ces phases et montra que son prétendu second temps appartient à un ordre de processus tout différents, qu'il nomma la «notogenèse». Grâce à la mise au point qui s'en suivit (KEIBEL 23, HUBRECHT 22, KEIBEL 24) l'accord tend à se faire aujourd'hui sur cette question fondamentale dont dépend, en somme, en grande partie, l'avenir de l'embryologie comparée. Les recherches de BRACHET chez les Amphibiens (4, 5) l'ont, indépendamment et presque en même temps que HUBRECHT, conduit, quant à la nécessité de dissocier les processus généralement confondus sous le nom de gastrulation, à des conclusions qui s'accordent parfaitement avec les vues de ce dernier: confirmation d'autant plus importante, qu'elle est fournie par les Vertebrés inférieurs dont l'ontogenèse est la plus démonstrative au point de vue comparatif.

Si mince que soit la présente récolte de faits chez l'*Amphioxus*, la suite de ce travail suffira, je pense, à montrer qu'il y a quelque ingratitudo dans la déclaration de guerre de HUBRECHT à l'*Amphioxus*, «als ganz ungeeigneter Ausgangspunkt für die Ontogenese der Verte-

¹ Bien entendu, les exemples de «gastrulation» invoqués par DRIESCH (*Echinus*, *Nereis*, *Geryonia*) ne touchent point à notre sujet; que la gastrulation se fasse par invagination, par épibolie ou autrement, ce sont là des modalités, aujourd'hui inexplicables et, d'ailleurs, souvent encore mal définies, qu'il faudrait analyser et dont il faudrait établir les relations exactes avec la gastrulation proprement dite, avant d'en tirer argument. Mais si l'on cherche des exemples de «gastrula» dans les traités, neuf fois sur dix on y trouvera figurés sous ce nom de beaux et bons embryons: les classiques «gastrula» d'*Amphioxus* en sont un exemple et les «gastrula» d'échinodermes pourraient bien rentrer dans la même catégorie.

braten» (21, pag. 67); l'ingratitudo se double ici d'une mauvaise politique, car l'*Amphioxus* et surtout l'*Amphioxus* asyntaxique semblent devoir être les plus fermes alliés de l'auteur: chez peu de formes animales, les faits embryologiques s'harmonisent aussi parfaitement avec les vues de HUBRECHT, de KEIBEL et de BRACHET, et démontrent plus clairement la nécessité de réduire la gastrulation à la différenciation de l'hypoblaste intestinal.

C'est sur l'étude des cas d'asyntaxie blastoporale et, d'une façon générale, des anomalies par anachronisme, qu'il est permis de compter pour fixer les notions encore assez incomplètement définies de «céphalogenèse» et de «notogenèse» (au sens de HUBRECHT) et pour préciser les relations de la notogenèse avec le mode d'édition du mésoblaste des Chordés. A côté des résultats importants qu'a fournis la grenouille et de ceux que promet une expérimentation méthodique chez l'*Amphioxus*, il serait extrêmement désirable de voir cette enquête s'étendre à nombre de formes (*Petromyzon*, Ascidies, etc.) chez lesquelles le succès expérimental est certain et donnera à peu de frais des résultats aussi neufs que précieux.

2. L'*Amphioxus* et la théorie de la concrescence.

L'embryon *Ma* est, de tous mes embryons asyntaxiques, celui chez lequel la diastase blastoporale est la plus complète; elle y est même totale, comme nous le verrons par la suite. Chez mes embryons, on peut observer tous les degrés de fermeture du blastopore; cette fermeture s'accomplit chez eux, comme chez l'*Amphioxus* normal, presque entièrement (mais pas exclusivement) dans le sens rostro-caudal.

J'emprunte à CERFONTAINE sa description du processus chez l'*Amphioxus* normal: «la lèvre antéro-dorsale du blastopore progresse d'avant en arrière de façon à recouvrir dorsalement l'orifice de la cavité archentérique; les bords latéraux de l'orifice participent à ce mouvement de reul dans des portions de plus en plus rapprochées de la lèvre postéro-ventrale et en même temps ces bords latéraux se relèvent vers la face dorsale» (6, pag. 340). Ce mouvement général des lèvres antérieure et latérales, qui s'accompagne d'une prolifération cellulaire active sur tout le pourtour de l'orifice blastoporal, fournit les éléments de la «voûte archentérique», en même temps qu'il amène ces éléments à leur place définitive. Ce n'est qu'à un stade ultérieur, que s'ébaucheront les différenciations

organogénétiques, dans cette voûte primitivement formée d'une double assise cellulaire.

Chez nos embryons, la succession normale des processus est intervertie: les organes qui doivent être amenés à droite et à gauche de la ligne médiane par le fait de la fermeture de l'orifice blastoporal s'ébauchent en premier lieu loin de cette ligne médioc-dorsale, à droite et à gauche de l'orifice, et les organes impairs et médians apparaissent au niveau des lèvres blastoporales latérales sous forme de deux demi-ébauches symétriques; la différenciation des demi-lames neurales, dont nous allons faire la connaissance dans un instant, la formation des gouttières mésoblastiques et la différenciation des demi-ébauches chordales forment un premier groupe de processus, groupe hétérogène dans lequel peuvent, d'ailleurs, intervenir toutes sortes d'anachronismes subalternes.

Vient alors, en second lieu, l'agencement de ces organes à la voûte de la cavité embryonnaire, avec, éventuellement, union sur la ligne médioc-dorsale de leurs demi-ébauches. C'est là une seconde série de phénomènes, qui s'accomplissent progressivement d'avant en arrière, plus ou moins tôt ou plus ou moins tard, plus rapidement ou plus lentement, mais avec l'uniformité qui caractérise, au point de vue analytique, un processus unique et morphologiquement homogène: c'est la formation du dos de l'embryon.

Les observations de CERFONTAINE laissent indécise la part de collaboration qui revient aux lèvres blastoporales latérales et à la lèvre blastoporelle antérieure dans cette édification de la «voûte archentérique». Considérons les cellules qui forment le bord libre de la lèvre antérieure au moment où cette lèvre va commencer son présumé «mouvement de recul». Retrouverons-nous de ces cellules ou des éléments cellulaires de leur lignée dans le bord antérieur de l'orifice blastoporal, lorsque celui-ci sera au quart, à demi, aux trois quarts clos? Si schématiquement que je le formule, tel est le problème dont dépend toute l'interprétation du mode de fermeture du blastopore et du mode de formation du dos de l'embryon. Mais les mouvements cellulaires dont il s'agit ne sont guère accessibles à l'observation, et l'étude du développement normal de l'*Amphioxus* se heurte ici à une difficulté à peu près insurmontable. De là résulte, visiblement, l'inconsistance des conclusions que CERFONTAINE a pu tirer de ses excellentes observations, quant à la question de la concrecence chez l'*Amphioxus*.

Chez les embryons asyntaxiques, la dissociation chronologique

des processus nous place dans des conditions d'observation beaucoup plus favorables. Au moment où débutent la fermeture du blastopore et la notogenèse, les éléments cellulaires qui constituent les lèvres latérales de l'orifice sont déjà impliqués dans des phénomènes d'organogenèse; leur «prospektive Bedeutung» est clairement définissable et leurs rapports topographiques mutuels sont définitivement fixés.

Il suffit d'observer le phénomène sur l'embryon vivant (voir pag. 449, les caractères de mes embryons à 5 h. m.) pour déterminer le rôle qu'y jouent respectivement les lèvres antérieure et latérales du blastopore: les lèvres blastoporales latérales droite et gauche s'inclinent en bloc l'une vers l'autre et s'unissent bord à bord sur la ligne médio-dorsale; les organes siégeant au niveau de ces lèvres, à l'état d'ébauches plus ou moins différenciées suivant le retard qu'a subi le processus, sont amenés par ce mouvement transversal à leur place définitive au dos de l'embryon. Le phénomène débute à l'extrémité antérieure des lèvres latérales et se propage progressivement vers l'arrière. Chez mes embryons, les deux protosomites de la première paire étaient différenciés à l'extrémité antérieure des lèvres latérales dès 5 h. ou 5.30 h.m., heure où commença, chez la majorité d'entre eux, la fermeture du blastopore: le premier indice de cette fermeture fut le rapprochement dans le sens transversal de ces protosomites droit et gauche¹.

Quant au rôle joué par la lèvre antérieure dans ce phénomène, il est nul. Chez nos embryons asyntaxiques, il n'y a, à proprement parler, aucun «recul», aucune «progression vers l'arrière» de la lèvre blastoporalement antérieure: cette lèvre et son bord sont choses fixes, que nous tâcherons de définir plus loin. Le «bord antérieur» qui limite du côté rostral l'orifice blastoporal à chaque stade de sa fermeture, n'a rien à voir avec la «lèvre antérieure»;

¹ La rotation des embryons sur leur axe rend l'observation assez délicate, mais on ne peut guère y remédier. En raison de la petite taille des objets, tout essai de contention aboutit à une compression difficile à graduer et à une réduction de la quantité d'eau entourant l'animal, auxquelles il ne tarde pas à succomber. L'addition à l'eau de mer d'une trace de bleu de méthylène ou, mieux, de Neutralroth (plus inoffensif) est fort bien supportée par les embryons et n'entrave pas leur développement: ils s'y colorent vivement, surtout au niveau des organes en voie de différenciation (protosomites), que l'œil suit alors beaucoup plus facilement malgré la rotation. Il est prudent, toutefois, lorsque les objets sont bien colorés, de les reporter dans l'eau pure.

il n'est, morphologiquement, rien, et n'a qu'une valeur descriptive, la valeur d'un accident momentané du stade que l'on étudie.

Nous reviendrons par la suite sur la lèvre blastoporale antérieure et sur l'importance qu'ont, pour l'édification de l'extrémité céphalique de l'embryon, les mitoses et l'invagination de cellules de l'ectoblaste dont cette lèvre est le siège (CERFONTAINE).

Laissons provisoirement de côté les extrémités rostrale et caudale de l'embryon et examinons de quelle façon s'opère la soudure des lèvres blastoporales latérales sur la ligne médiane du dos.

Le phénomène est surtout intéressant chez des embryons assez âgés, chez lesquels la différenciation des organes a été poussée assez loin avant que la fermeture du blastopore s'opère à leur niveau. Tel est l'embryon *Mk*, qui a fourni les figures 15, 16 et 17, Pl. 9. Il est âgé de $16\frac{1}{2}$ heures environ et pourvu de cinq paires de protosomites; la soudure des lèvres latérales du blastopore a atteint la 4^e paire de protosomites.

La fig. 17 est prise à une coupe transversale passant par la 5^e paire de protosomites (les deux moitiés de la coupe étant semblables, il a suffi d'en représenter une, la droite). L'orifice blastoporal (*Bl*) est largement ouvert; la figure montre la lèvre latérale droite du blastopore, le 5^e protosomite droit (*US⁵*) et la demi-lame neurale droite (*N*). Celle-ci, qui donne son principal intérêt à la coupe, s'est isolée du restant de l'épiblaste et commence à en être recouverte.

Nous constatons de visu l'existence de la demi-lame neurale et du protosomite et nous devons logiquement conclure qu'entre eux, au bord libre de la lèvre blastoporale, siège l'ébauche de la demi-chorde droite; mais quelles cellules au juste lui appartiennent et où sont ses limites, tant du côté du système nerveux que du côté du mésoblaste, il nous est impossible de le dire.

La coupe de la fig. 16 passe par le point où les deux lèvres blastoporales latérales arrivent au contact l'une de l'autre sur la ligne médiane. Dorsalement par rapport au point d'union des deux lèvres (indiqué par un noyau en mitose), nous trouvons les deux demi-lames neurales (*N*); ventralement, règne une gouttière médiane qui représente de toute évidence la gouttière chordale (*Ch*): il est visible que ses deux versants droit et gauche appartiennent respectivement aux lèvres droite et gauche du blastopore. Où finissent les demi-lames neurales et où commencent les demi-lames chordales, nous ne pouvons toujours pas en décider.

Cette coupe rase tangentiellelement le bord libre de la pseudo-«lèvre blastoporale antérieure». Cinq coupes plus loin dans la direction rostrale (cinq fois 3μ), nous obtenons la coupe représentée fig. 15, qui traverse le dos de l'embryon. Cette coupe est spécialement démonstrative parce que la suture blastoporale s'y est opérée d'une façon un peu vicieuse; au moment où les lèvres latérales se sont unies à ce niveau, la lèvre droite s'étendait horizontalement jusqu'à un peu au delà de la ligne médiane, tandis que la lèvre gauche, plus courte et enroulée sur elle-même, n'atteignait pas le plan médian. Il en résulte que leur ligne d'union est un peu reportée vers le côté gauche de l'embryon, dont la voûte est, par suite, un peu asymétrique; la demi-lame neurale droite est plus longue que la gauche et la gouttière chordale est un peu déviée vers la gauche¹.

Bien que la soudure des lèvres blastoporales soit un fait accompli, leur indépendance passée se reconnaît encore nettement à l'orientation des cellules; la continuité primitive de chaque demi-lame neurale avec la demi-chorde correspondante est encore parfaitement marquée. Le remaniement qui séparera complètement la lame neurale unifiée de la gouttière chordale n'intervient que plus tard; nous ne l'observons chez notre embryon que plusieurs coupes en avant de la fig. 15: il y a là une zone de transition dont je ne donne pas de figure, parce que l'arrangement des cellules y est trop difficile à analyser; plus rostrolement encore, le dos de notre embryon est exactement semblable à celui d'un embryon normal.

L'orifice blastoporal de cet embryon est, en somme, déjà fort réduit; si le développement avait pu se poursuivre encore pendant une demi-heure ou une heure, avant l'intervention du liquide fixateur, nous aurions certainement trouvé le blastopore clos, le dos parfaitement régularisé, et plus rien n'aurait révélé chez l'animal la période tératologique traversée par son ontogenèse. Si près que l'embryon

¹ Ces soudures vicieuses sont fréquentes chez mes embryons; chez ceux, surtout où le blastopore ne se ferme que tard, à une époque où les somites, etc. sont déjà très-différenciés; il semble que ces organes formés dans les bords latéraux de l'orifice enlèvent à ceux-ci quelque chose de leur flexibilité et gênent leur parfaite coaptation. Parfois, la suture ne se fait pas suivant une ligne antéro-postérieure médiane, mais en zig-zag. Je signale en passant sans y insister, faute d'avoir pu l'analyser, un embryon du même âge et du même stade que celui-ci, chez lequel la soudure des lèvres latérales s'est faite tellement en dehors du plan médian, que la gouttière chordale tout entière semble appartenir, sur certaines coupes, à une même lèvre; la «Nalit» aboutit ventralement à l'union de la gouttière chordale et du somite.

soit d'un retour complet à la normale, nous devons cependant le tenir pour très-monstrueux, vu que, dans les cas reposant comme celui-ci sur une perversion de l'ordre chronologique des processus, nous jugeons le degré de l'anomalie par l'écart anaéchronique entre le stade de l'embryon (cinq paires de protosomites) et l'état de son blastopore.

Adressons-nous, à présent, à un degré léger d'anomalie.

Les deux coupes transversales dont la partie dorsale est représentée par les figs. 13 et 14, Pl. 9, proviennent d'un embryon (*Me*) du même âge que notre embryon *Ma*, mais pourvu seulement d'une paire de protosomites.

Cet embryon ayant été débité en coupes de $3\text{ }\mu$, comme l'embryon *Ma* et ayant fourni 38 coupes, la comparaison topographique est facile. Sa 19^e coupe rase tangentiellement le bord antérieur de l'orifice blastoporal, et celui-ci est ouvert sur la 20^e. La fig. 14 représente la 17^e coupe de l'embryon et correspond sensiblement à la 17^e coupe de l'embryon *Ma* (fig. 5). La fig. 13 représente la 14^e coupe de l'embryon. De ces deux coupes, l'une (fig. 14) passe à 3 coupes (3 fois $3\text{ }\mu$), l'autre (fig. 13) à 6 coupes (6 fois $3\text{ }\mu$) en avant de l'orifice blastoporal.

Sur la coupe de la fig. 14, les deux lèvres blastoporales conservent encore leur individualité; leurs bords libres délimitent un sillon vertical, comblé, sur la figure, par quelques éléments cellulaires appartenant au plan antérieur de la coupe. Nous passons, à ce niveau, par le fond, par l'extrémité antérieure d'une courte et étroite fissure médiane qui se prolonge sur les deux coupes suivantes (18^e et 19^e) et se continue, sur la 20^e coupe, dans l'orifice blastoporal. Sur l'épaisseur de trois coupes, les lèvres blastoporales se sont donc réunies bord à bord, mais ne se sont pas encore soudées. La fente qui les sépare n'est que virtuelle; sa lunière n'est réelle sur la 17^e coupe (fig. 14) que par suite des mitoses préalables à la soudure et de l'arrondissement des corps cellulaires qui les accompagne.

Sur la coupe de la fig. 13, la voûte de l'embryon est en train de s'égaliser et la continuité s'établit d'une lèvre à l'autre, feuilletté à feuilletté. Mais ici encore, l'affrontement des deux bords s'étant fait un peu irrégulièrement, le feuillettum cellulaire interne de la lèvre gauche recouvre celui de la lèvre droite: la ligne de soudure est oblique.

Chez cet embryon, il n'existe encore aucun signe d'une différenciation de la chorde et du système nerveux.

Ces deux embryons *Mk* et *Me* nous présentent deux modalités un peu différentes du mode d'union des lèvres blastoporales latérales:

l'un nous montre un raphé dorsal, l'autre une fissure dorsale. Le processus, toutefois, est le même et nous pouvons, pour le résumer, employer les paroles mêmes de RABL (38) et dire que les lèvres latérales du blastopore «von zwei Seiten her symmetrisch gegenüber rücken, so dass stets korrespondirende Punkte der beiden Seitenränder zur Verwachsung kommen».

Là où nous voyons s'effectuer la concrècence des lèvres blastoporales latérales, nous constatons la formation du système nerveux central et de la chorde aux dépens de deux demi-ébauches latérales et symétriques.

Mais je noterai dès à présent la lacune considérable que laisse dans mes observations le manque de tout renseignement sur la façon dont se terminent à leur extrémité rostrale ces demi-ébauches neurales et chordales. Passent-elles dans la lèvre blastoporale antérieure de façon à entourer comme un anneau l'extrémité antérieure de l'orifice, ou sont-elles confinées dans l'étendue des lèvres blastoporales latérales, je l'ignore. Seuls, des embryons très-avancés au point de vue de l'organogenèse et présentant encore une diastase totale des lèvres blastoporales pourront nous dire si la chorde de l'*Amphioxus* est une formation purement blastoporale ou si elle présente à son extrémité rostrale (primitive, avant tout remaniement secondaire) une portion préblastoporale.

L'étude du développement normal de l'*Amphioxus* me paraît incapable de trancher la question.

La genèse de la chorde chez l'*Amphioxus* a été jusqu'à présent interprétée par les auteurs en conséquence des vues où les avait conduits leur examen du mode de fermeture du blastopore, c'est-à-dire dans un sens hostile à l'«Urmundtheorie». CERFONTAINE est logiquement ramené à concevoir la chorde comme un organe blastoporal et à déduire du mode de fermeture du blastopore que l'ébauche chordale «fait son apparition sur tout le pourtour de l'orifice d'invagination et qu'elle s'accroît en longueur par concrècence des parties latérales qui se trouvent dans la zone d'accroissement de l'embryon, d'abord à droite et à gauche de l'orifice d'invagination, plus tard à droite et à gauche du canal neurentérique» (6, pag. 354). De sorte que l'ébauche chordale «a d'abord la forme d'un croissant; ensuite ce croissant s'agrandit, par extension d'avant en arrière, de ses pointes et de son bord concave; enfin ses pointes se rejoignent en arrière et l'ébauche prend la forme d'un ruban circulaire» (pag. 347).

L'«invagination des petites cellules ectoblastiques» fort bien décrise par l'auteur, lui permet de conclure justement à l'origine ectoblastique de la chorde. Mais nous verrons plus loin que cette invagination ectoblastique pourvoit, au niveau de l'extrémité postérieure de l'embryon, à l'édification du mésoblaste caudal. Nous devons donc faire tontes nos réserves sur cette identification admise par l'auteur entre l'extrémité postérieure de ce «ruban circulaire» et l'extrémité postérieure d'une ébauche chordale annulaire; cette «zone étroite de cellules ectoblastiques qui contourne les lèvres latérales et la lèvre postéro-ventrale de l'orifice d'invagination» (pag. 346) est, en partie au moins et probablement en totalité, l'ébauche du mésoblaste caudal, derrière le canal neurentérique (voir pag. 497 et sq.).

Quant à la forme de croissant, embrassant par sa concavité le pourtour antérieur de l'orifice blastoporal (en voie de fermeture) que CERFONTAINE reconnaît à la plaque notochordale, elle ne permet aucune conclusion sur le point important de la question, c'est-à-dire sur la participation ou la non participation de la lèvre blastoporale antérieure vraie à la constitution de la chorde. Les observations de CERFONTAINE ne nous montrent ce croissant chordal que lorsque la voûte «archentérique» est en train de s'édifier, c'est-à-dire, comme l'enseignent mes embryons asyntaxiques, lorsque les lèvres blastoporales latérales ont commencé à s'unir sur la ligne médiane à leur extrémité antérieure; la partie médiane de l'ébauche s'allonge vers l'arrière à mesure que recule le bord antérieur de l'orifice blastoporal. Mais la chorde résulte-t-elle de la soudure de deux demi-ébauches purement latérales, et son aspect de fer-à-cheval n'est-il qu'un secondaire et, morphologiquement, faux, comme est fausse la «lèvre blastoporale antérieure» mobile, dans l'épaisseur de laquelle elle s'accroît vers l'arrière¹? Ou bien les deux ébauches chordales

¹ C'est ce qui me paraît le plus vraisemblable, sans que j'ose l'affirmer. Il n'est pas douteux, au contraire, que le névraxe provienne d'une ébauche en fer-à-cheval réellement périblastoporelle, à la constitution de laquelle participent des éléments cellulaires de la lèvre blastoporale antérieure vraie, en avant de l'encoche blastoporelle primitive. Toutefois le fait n'est pas objectivement démontré chez notre *Amphioxus*.

La forme en croissant des ébauches chordale et neurale et l'origine de la chorde et du névraxe aux dépens de demi-ébauches latérales symétriques ont été établies pour la première fois par E. VAN BENEDEN & C. JULIN dans leur monographie des Tuniciers (3). Leurs conclusions, auxquelles ne manquait que le mot concrescence, ont été confirmées notamment par v. DAVIDOFF (7, 8);

latérales se continuent-elles, dès le début, l'une dans l'autre, à leur extrémité antérieure, au niveau de la lèvre blastoporelle antérieure vraie par un pont transversal préblastoporal? Si importante que soit la solution du problème pour définir la valeur morphologique de la chorde de l'*Amphioxus*, ni les observations de CERFONTAINE ni mes embryons ne peuvent le résoudre.

Conclusions et remarques.

J'ai rappelé au début de cette étude en quels termes se posait la question de la concrècence chez l'*Amphioxus*, après la thèse de O. HERTWIG (19) et sa critique théorique par RABL (39). Et l'on sait que les travaux des auteurs qui s'efforcèrent de trancher objectivement la question les ont conduits à rejeter unanimement les conclusions de HATSCHEK sur lesquelles O. HERTWIG avait édifié sa théorie.

a. Le développement normal de l'*Amphioxus* et la théorie de la concrècence.

CERFONTAINE (6) ayant réussi à déterminer avec certitude l'orientation de l'orifice blastoporal par rapport à l'axe de l'embryon et le sens dans lequel s'opère la fermeture de cet orifice, en est revenu à ce que l'on peut appeler l'interprétation de HATSCHEK. C'est là un résultat définitivement acquis.

Mais l'auteur croit ensuite pouvoir conclure de ses observations, que la fermeture du blastopore résulte d'un phénomène de concres-

les considérations théoriques par lesquelles ce dernier terminait ses observations sur *Distaplia* répondent, comme on le sait, parfaitement à la théorie qu'édifiât à la même date O. HERTWIG dans son «Urmund und Spina bifida».

A part la fin de non recevoir, assez expéditive, opposée par C. RABL (39) aux conclusions de DAVIDOFF, les Tuniciers n'ont, depuis, joué qu'un rôle assez effacé dans le débat sur la théorie de la concrècence. Pour les mêmes raisons que chez l'*Amphioxus*, le développement normal ne permet guère, chez eux, de se prononcer avec certitude sur une foule de questions relatives au mode de fermeture du blastopore, aux relations de ses lèvres avec la chorde, le système nerveux et le mésoblaste, etc., que les cas d'asyntaxie blastoporelle permettraient de trancher ou de poser avec précision. Aussi serait-il hautement désirable de voir l'expérimentation s'adresser à des Ascidiés simples, comme *Ciona*, *Ascidia* sp., etc., dont les œufs, volumineux, relativement transparents et à développement rapide, fournissent un matériel excellent, très-sensible à toutes les influences tératogènes.

cence, et que la genèse et l'accroissement de la chorde et du système nerveux sont également l'effet d'une concrescence de leurs parties latérales. Jusqu'à quel point la déduction est-elle légitime? Il est nécessaire de l'examiner, pour juger de l'appui mutuel que peuvent se prêter à ce sujet le développement normal et le développement asyntaxique.

CERFONTAINE constate que la fermeture du blastopore débute à son extrémité antérieure avant que l'invagination gastruléenne se soit complétée à l'extrémité postérieure de l'embryon. Le bord postérieur reculant par le fait de l'invagination, tandis que les bords antéro-latéraux progressent vers l'arrière, l'orifice lui-même change de place et est reporté vers la future extrémité caudale de l'embryon. Ces changements dans la topographie de l'orifice blastoporal et les changements de forme et de dimensions qui les accompagnent sont en relation avec le mouvement d'extension des lèvres de l'orifice. L'étendue du blastopore se réduit «parce que la lèvre antérieure continue à progresser vers l'arrière, les lèvres latérales se rapprochent l'une de l'autre et la lèvre postéro-ventrale se relève vers la face dorsale» (pag. 328). Du rapprochement de tous ces faits, l'auteur finit par conclure: «Il semble qu'en tenant compte de la façon dont l'orifice se déplace en même temps qu'il diminue d'étendue, on puisse admettre, sans pouvoir en faire l'observation directe, qu'au niveau de l'extrémité antérieure de l'orifice sur la médio-dorsale, s'accomplice un rapprochement progressif des parties latérales et dans ce rapprochement on peut voir un phénomène de concrescence» (pag. 345).

L'auteur résume à plusieurs reprises son interprétation, en nous parlant d'*«un processus de concrescence»*, d'*«une concrescence»*, etc.; mais à quelle concrescence entend-il se rallier? Si peu pertinente que puisse paraître la question, toutes ses conclusions en dépendent, et je me permettrai de m'y arrêter un instant. Il est à noter que le terme de concrescence, en devenant d'usage courant dans le langage embryologique, y est devenu, trop souvent, d'usage banal. C'est ainsi que nous apprenons parfois que l'on observe, chez tel embryon, *«une sorte de concrescence»* ou même *«un certain degré de concrescence»*, une concrescence *«limitée à une certaine région du corps»* et c'est dans le même courant d'idées que nous entendons parfois repousser *«la concrescence»* comme une hypothèse superflue *«attendu que les faits s'expliquent aussi bien sans elle»*.

Rien de plus déplorable, à mon avis, que cet usage exclusive-

ment descriptif du mot. Abstraction faite de la vérité ou de la fausseté de la théorie de la concrècence, ce qui fait sa valeur et son importance n'est point d'être un schéma descriptif sous lequel se rangent certaines modalités plus ou moins fréquentes de la cinématique embryonnaire, mais d'être une théorie, c'est-à-dire une vue synthétique et explicative des phénomènes ontogénétiques.

La causalité historique ne pouvant être séparée de la causalité mécanique dans l'explication du développement individuel, la théorie de la concrècence aboutit, pour celui qui s'y rallie, à poser un certain nombre de conditions nécessaires auxquelles doit satisfaire toute spéculation sur la filiation généalogique des formes animales, embryonnaires ou adultes. Bien que O. HERTWIG ait formellement défendu sa théorie de toute compromission avec les «phylogenetische Folgerungen, welche ja ihrer Natur nach nur Hypothesen von sehr zweifelhaftem Werth sein können» (19, pag. 374), il est permis de penser qu'elle implique forcément une hypothèse phylogénétique générale et qu'elle doit et ne pourrait faire autrement que de se traduire en hypothèses phylogénétiques spéciales.

Ces théories admettent, implicitement ou explicitement, à travers les remaniements «cénogénétiques» qui peuvent masquer l'ordre naturel et la signification des processus, le même fait capital: la coaptation symétrique des lèvres blastoporales latérales, coaptation ayant pour effet d'amener à leur place définitive, à la voûte neurale de l'embryon, des organes ou ébauches d'organes se répondant par couples d'un côté à l'autre de la ligne médiane, dès leur origine et par leur origine. Que ces ébauches soient rigoureusement symétriques, il n'importe; mais, à part les mouvements résultant éventuellement de l'accroissement des organes ou de l'embryon, cette édification de la face neurale se ferait transversalement, sans déplacements dans le sens longitudinal et sans intervention de la lèvre blastoporale antérieure¹.

¹ Les vues déjà anciennes de SEDGWICK et de CALDWELL et la théorie esquissée dès 1891 par E. VAN BENEDEN (1) sur «l'existence d'organismes cérianthiformes dans la lignée ancestrale des Artiozoaires» — théorie épousée par HUBRECHT (21) avec des sentiments de tuteur — ont été en somme, avant la publication du mémoire de O. HERTWIG, une application anticipée de la double doctrine de l'*«Urmund»* et de la concrècence. Et aucune hypothèse n'implique plus rigoureusement et plus logiquement les postulats fondamentaux de cette théorie. Je ne puis me permettre une opinion sur les homologies qu'elle présume quant au mésoblaste; mais il est intéressant de remarquer avec quelle précision mes embryons asyntaxiques rappellent, anatomiquement, la *Cerianthula* théorique

Sur quelques cas d'asyntaxie blastoporale chez l'*Amphioxus*. 479

Tel semble devoir être le postulat fondamental de toute hypothèse phylogénétique fondée sur la concrescence — et de toute concrescence. A ce premier point de vue, le rôle prépondérant (et fût-il si minime, la conclusion resterait la même) que CERFONTAINE accorde à la lèvre blastoporale dans l'édification de la voûte archentérique, devrait, s'il n'est pas une des images trompeuses dont le développement normal, rapide et condensé de l'*Amphioxus* est si riche, interdire de tirer argument de ce dernier en faveur de la théorie de la concrescence. Je ne puis trouver, dans le travail de l'auteur, les motifs qui l'ont déterminé à se rallier à cette interprétation plutôt qu'à l'interprétation opposée de RABL; toute sa description eût dû, semble-t-il, le faire opter de préférence pour la probabilité d'une «extension des bords antérieur et latéraux vers un point excentriquement placé au voisinage de l'extrémité postérieure de l'orifice blastoporal», plutôt que pour celle d'un accollement symétrique des lèvres blastoporales latérales.

Si parfaitement que les observations de CERFONTAINE nous rendent compte de la marche observable des processus, elles laissent le problème de la concrescence chez l'*Amphioxus* dans l'état où l'avait placé la polémique de RABL. Abstraction faite de la difficulté née de sa conception du rôle de la lèvre antérieure, difficulté que nos embryons asyntaxiques lèvent en montrant la non-participation, chez eux, de la lèvre blastoporale antérieure à la notogenèse, le résultat positif de ces observations est cependant important. Elles nous démontrent définitivement la validité des conclusions de HATSCHEK quant à l'orientation de l'orifice blastoporal et à son extension primitive dans toute l'étendue de la face dorsale future de l'embryon; de sorte qu'on ne peut plus exclure a priori la possibilité de la concrescence chez l'*Amphioxus*, alors que les résultats concordants de tous les observateurs, depuis KLAATSCH jusqu'à MORGAN,

du travail de 1891 de VAN BENEDEEN. Interprété dans ce sens, mon embryon Ma (Phot. Pl. 7) serait presque une variété discoïdale de *Cerianthula mediterranea* du stade I (à 6 loges) (2, pag. 113 sqq.). Le retard de développement que présente, chez cet embryon, le «vordere Darmdivertikel», joint à son apparence intercalation ultérieure entre les extrémités rostrales des zones mésoblastiques droite et gauche, pourront faire penser à ces organes antérieurs médians (loge directrice, etc.) qui, chez les Cérianthides, se forment après les loges et les sarcoseptes voisins et, moins anciens dans l'ordre évolutif que les organes antérieurs latéraux, s'intercalent secondairement entre eux (2, pag. 119). Le «vordere Darmdivertikel» de l'*Amphioxus*, comme nous le verrons plus loin, n'appartient pas, génétiquement, à l'étage dorsal, mésoblastique de l'embryon.

en impliquaient la négation radicale. Mais la réalité de la concreseence ne semble, déeidément, pas objectivement démontrable chez l'embryon normal.

b. Le développement asyntaxique de l'*Amphioxus* et la théorie de la concreseence.

La fermeture du blastopore et la notogenèse présentent de façon évidente et typique, chez nos embryons, tous les caractères nécessaires pour que la théorie de la concreseence puisse prendre sur eux un appui. Avec quelle légitimité pouvons-nous appliquer au développement normal de l'*Amphioxus* les conclusions que nous fournit son développement ataxique et, dans ce cas spécial, de quel droit pouvons-nous appliquer les données de la tératogenèse à la solution du problème embryologique?

Pour admettre la concreseence au sens de O. HERTWIG, RABL réelamait que «müsste man vor dem jeweiligen Vorderende des sich verkleinernden Urmundes stets eine Verwachsungsspur, eine Naht — und mag dieselbe auch noch so vergänglich sein — nachweisen können» (39, pag. XVI).

Il est un fait que ni HATSCHEK, qui ne la chereha pas spécialement, ni les auteurs qui se sont par la suite attachés à trancher la question de la concreseence chez l'*Amphioxus*, en prenant précisement pour criterium cette suture, ne l'ont pas trouvée; l'on peut conclure aujourd'hui qu'il n'y a pas de «Naht» observable et, en somme, qu'il n'existe pas de «Naht» chez l'*Amphioxus* à développement normal.

Mais son absence a-t-elle un valeur démonstrative? Pas plus chez l'*Amphioxus* que chez *Distaplia* par exemple, où v. DAVIDOFF n'a pu la représenter, ce qui permit à RABL de rejeter en bloc ses conclusions, si voisines de celles de O. HERTWIG. Comme le remarque KEIBEL, dans son excellent article (24, pag. 1030), «wenn man eine Naht nachweist, dann ist freilich die Concreseenz oder wenn man will Connaseenz bewiesen. Sie ist aber keineswegs widerlegt, wenn man keine Nahtspur nachweisen kann.»

O. HERTWIG (20, pag. 716) explique d'une façon fort plausible l'absence de toute suture visible chez l'*Amphioxus*, par le fait que la soudure des lèvres latérales s'opère chez lui très-progressive-ment, n'intéresse que très-peu de cellules à la fois et est immédiatement suivie d'une séparation des deux feuillets, interne et externe. Nos embryons asyntaxiques fournissent la preuve du bien fondé de

cette explication; le processus de fermeture du blastopore étant retardé ou ralenti, la «Naht» apparaît et c'est, naturellement, chez les embryons où les ébauches ou demi-ébauches d'organes ont eu le temps d'atteindre le plus haut degré de différenciation avant leur mise en place définitive à la voûte dorsale, que la suture sera la plus marquée: très-nette et relativement longue chez l'embryon âgé *Mk* (figs. 15 à 17, Pl. 9), elle est courte chez l'embryon jeune et peu monstrueux *Me* (figs. 13 et 14, Pl. 9).

Nous voyons la suture dorsale s'affirmer ou s'effacer suivant le degré de l'anomalie. C'est là une forte présomption en faveur de l'existence d'une «Naht» virtuelle ou fonctionnelle dans l'édition de la «voûte archentérique» de l'embryon normal:

Chez nos embryons asyntaxiques, le cours des processus n'est altéré que pour autant qu'ils devraient conduire à la constitution de la voûte dorsale: les organes s'ébauchent en leur temps, à droite et à gauche du blastopore largement ouvert, aux dépens de cellules qui contribuent, à ce moment, à former les lèvres latérales de l'orifice. Lorsque, ultérieurement, l'anomalie se corrige, le sens des mouvements cellulaires qui accompagnent et qui amènent l'agencement des organes à la voûte embryonnaire est, en somme, d'une extrême simplicité; de ce processus sont, visiblement, exclues «die bei einer exzentrischen Zusammenziehung des Blastoporus stattfindenden Zellenverschiebungen» dont KOPSCH (28) oppose l'intervention éventuelle à toute conclusion en faveur de la concrècence.

Tous les embryons asyntaxiques, considérés isolément, nous fournissent les mêmes résultats quant à la topographie originelle des ébauches d'organes et quant au processus par lequel se régularise secondairement leur anomalie, quel que soit leur degré d'asyntaxie, jusqu'au degré trop léger ou trop tôt corrigé où tout critérium commence à nous manquer. Est-ce au delà de ce degré, chez l'embryon normal, qu'il faut admettre des remaniements cellulaires capables de rompre le parallélisme entre les deux modalités normale et anormale du développement? C'est peu vraisemblable; mais en outre, il est à remarquer que tous les cas d'asyntaxie que nous observons représentent simplement, abstraction faite des processus organogénétiques qui s'y établissent, des stades divers du développement normal, figés anachroniquement en cet état pour une période variable: tout ce qui est chez eux développement, y est développement normal. Je crois donc absolument légitime d'appliquer directement à l'élucidation des processus du développement normal de l'*Amphi-*

oxus les données fournies par l'examen des cas d'asyntaxie blastoporale. A défaut d'un cell-lineage s'étendant jusqu'aux dernières phases de l'embryogenèse, l'analyse des divers degrés de diastase blastoporale suffit à établir que toute la différence entre les deux modalités de la cinématique embryonnaire se réduit à une pure question chronologique.

Développement asyntaxique et développement normal consistent dans le même total des mêmes mouvements cellulaires. Les principes de la théorie de la conerescence trouvant leur vérification rigoureuse dans le mode de fermeture du blastopore et dans les phénomènes d'organogenèse qui accompagnent la notogenèse anachronique chez les embryons asyntaxiques, il est légitime de tenir pour démontré, encore que les faits échappent à l'observation, que la fermeture du blastopore et la constitution de la voûte archentérique se font, chez l'*Amphioxus* normal, par conerescence.

3. Matériaux pour une analyse de la gastrulation chez l'*Amphioxus*.

L'embryon *Ma* servira de point de départ à cette étude. La question qui se pose maintenant à son sujet est celle-ci: A quel degré s'est arrêtée chez lui la fermeture du blastopore? Nous présentent-il une «totale Urmundspalte» (O. HERTWIG), est-elle un «embryon annulaire», ou un état intermédiaire entre l'asyntaxie blastoporale totale et l'état normal? La question est plus complexe qu'elle ne paraît à première vue et sa solution exigerait que nous définissions à quel moment, chez l'*Amphioxus*, la gastrulation proprement dite doit être tenue comme achevée. Si nous employons la terminologie courante, notre question se formulerait en demandant à quel stade la gastrulation s'est arrêtée chez notre embryon, pour céder le pas aux différenciations organogénétiques; nous trouvons encore cette terminologie dans le traité de O. HERTWIG (20, pag. 715 sq.) et CERFONTAINE paraît n'avoir pas su s'en dégager; s'il n'ose plus appeler «gastrula» ses embryons dont le blastopore est presque fermé, il en caractérise encore le stade comme la «fin de l'invagination gastruléenne» (pag. 412, explication de la fig. 8, Pl. 20, et passim); j'ai déjà dit que les phénomènes de fermeture du blastopore chez les embryons asyntaxiques rendent cette interprétation inacceptable et démontrent, dans la formation de la voûte embryonnaire, un ordre

de processus absolument indépendants de la gastrulation proprement dite.

Nous examinerons à présent les extrémités rostrale et caudale de nos embryons, dont nous n'avons pas tenu compte jusqu'ici. Ces embryons présentent entre eux les plus grandes inégalités dans la marche des processus à leurs extrémités antérieure et postérieure; un embryon plus âgé qu'un autre et plus avancé que lui dans le développement de son mésoblaste (dans le nombre de protosomites différenciés) peut être considérablement en retard sur cet autre quant à l'évolution de son extrémité rostrale, ou de son extrémité caudale, ou des deux à la fois; ce sont là les «petits anachronismes», indéfiniment variés, qui nous permettront, par la combinaison des images fournies par les différents embryons, de construire une forme réunissant les traits les plus primitifs de chacun d'eux. Pour cela, nous devrons en appeler aux stades antérieurs de l'ontogenèse. Je m'appuierai surtout sur les données de CERFONTAINE, dont les scrupuleuses observations doivent inspirer toute confiance, et dont les figures ont le mérite d'être rationnellement orientées.

A. Extrémité rostrale de l'embryon.

La fig. 12, Pl. 9, représente une coupe d'un embryon (*Mb*) du même âge que notre embryon *Ma* et pourvu, comme ce dernier, de deux paires de protosomites. La coupe est longitudinale et passe par l'axe de l'embryon; mais elle est oblique, de telle façon qu'elle intéresse, du côté droit de l'embryon, les deux protosomites (*US¹*, *US²*) et le fond de la gouttière mésodermique non segmentée (*ms*), tandis qu'elle passe, de l'autre côté, par la paroi ventrale du tube digestif, à gauche du plan médio-ventral. Il est facile de se rendre compte de l'orientation exakte de la section, si on la rapproche des figs. 79, 80, Pl. 7 de HATSCHEK (17), et l'on comprendra qu'elle rase tangentiellellement la chorde dorsale (*ch*). La persistance anachronique d'un orifice blastoporal largement ouvert révèle immédiatement le caractère anormal de l'embryon à son extrémité postérieure; nous le figurons surtout en vue de cette dernière, à étudier plus loin; toute la région antérieure de l'animal en avant de l'orifice blastoporal, étant parfaitement normale, nous servira ici de point de comparaison. A son extrémité rostrale, la cavité intestinale (*E*) se termine en un eul-de-sac, le eul-de-sac entérique antérieur (*A*); celui-ci ne constitue, au point de vue descriptif, que l'extrémité antérieure de

l'enteron, avec lequel il se continue sans que rien indique la limite entre les deux. Comme on le sait, HATSCHEK (17) a fait connaître l'évolution très-particulière de ce «vordere Darmdivertikel» et établi qu'il donne naissance aux «diverticules céphaliques» droit et gauche, qui jouent un rôle important dans la constitution de l'extrémité rostrale et de la cavité buccale définitive¹. HATSCHEK a tracé la destinée de ce eul-de-sac antérieur de l'enteron à partir du moment où apparaissent les replis mésodermiques de l'embryon; ceux-ci s'étendent depuis le quart antérieur jusqu'à l'extrémité caudale du corps; en avant d'eux, «in der vordere Region des Embryo, in welche sich die Mesodermfalten nicht erstrecken, wird das Entoderm niedriger (fig. 35, 36)» (pag. 38): c'est là le «vordere Darmdivertikel».

Ce eul-de-sac se retrouve, avec les mêmes caractères, chez tous les embryons normaux; il s'y présente comme un sac spacieux, dont la paroi cellulaire demeure en repos jusqu'au moment où s'édifient les diverticules latéraux. Dès le moment où le blastopore commence à se fermer, ce sac forme l'extrémité antérieure de la cavité embryonnaire.

Si nous revenons à présent à notre embryon *Ma* (Pl. 8, Pl. 9 figs. 1 à 11) nous remarquerons immédiatement le peu de développement que présente chez lui le eul-de-sac antérieur de son étage ventral. La lèvre antérieure du blastopore est ici coupée à pie et le cul-de-sac (4) est tout à fait rudimentaire. Les figs. 1 à 3, Pl. 9 complètent à ce sujet les renseignements fournis par la photographie. La 6^e coupe de l'embryon (fig. 1) traverse la paroi antérieure du eul-de-sac; la 7^e coupe (non figurée) rase tangentiellement cette paroi; la 8^e (fig. 2) traverse la cavité; la 9^e et la 10^e (fig. 3) passent par la lèvre blastoporale antérieure et montrent l'endroit où le eul-de-sac se continue dans l'enteron et communique, par son intermédiaire, avec l'étage dorsal de l'embryon. Comme étendue dans le sens antéro-postérieur, la cavité du eul-de-sac ne mesure donc que l'épaisseur de deux coupes. Mais les nombreuses mitoses que nous constatons dans ses parois (5^e à 8^e coupes, fig. 1 et 2), tant à sa voûte qu'au niveau de ses faces latérales et à sa paroi antérieure, y témoignent d'une activité cellulaire considérable. Des états rudimen-

¹ Dans un travail publié en 1898, j'ai eu pouvoir soutenir que, contrairement à l'opinion de HATSCHEK, le «diverticule céphalique gauche» ne naissait pas, comme le diverticule droit, du «vordere Darmdivertikel», mais résultait d'une invagination de l'ectoderme à la face latérale gauche de l'embryon. Il est à peine nécessaire de dire que c'était une erreur. Tout ce mémoire de 1898, observations et conclusions, doit, sur ce point, être tenu pour non avenu.

taires moins prononcés du «vordere Darmdivertikel», appréciables seulement par une comparaison minutieuse avec les formes normales et par des numérisations de coupes, s'observent chez d'autres embryons de ma série asyntaxique: ils s'accompagnent constamment d'une abondance de figures mitosiques, qui contraste avec le repos complet de l'épithelium du cul-de-sac chez les embryons où cet organe a acquis en temps normal son développement régulier, et qui contraste également avec le repos de l'épithelium intestinal proprement dit. Il semble naturel et légitime de conclure que le diverticule en question, en retard dans son évolution chez ces embryons, y est activement occupé à regagner le temps perdu.

Ces cas nous présentent donc une anomalie très-nette, un sensible défaut de parallélisme dans le développement de l'étage ventral de l'embryon. Si nous tenons compte du processus par lequel s'édifie normalement cet étage ventral au cours des phénomènes d'invagination qui transforment la blastula en embryon à deux feuillets, la dislocation chronologique du processus chez nos embryons nous apparaîtra non comme un simple ralentissement, mais comme une véritable interversion, comme un anachronisme, qui doit nous engager à examiner les faits de très-près et à nous demander si l'enteron et son cul-de-sac antérieur sont bien, morphologiquement, une seule et même formation.

L'examen de la question nous oblige à remonter jusqu'à des stades très-précoce de l'ontogenèse, sur lesquels nos embryons asyntaxiques ne peuvent nous fournir aucun renseignement objectif. Je puiserai donc largement dans la description que CERFONTAINE nous a donnée de cette période du développement; outre que ses résultats doivent inspirer la plus grande confiance par la précision et le soin des observations, mes observations personnelles, pour autant qu'elles ont porté sur ces stades de l'embryogenèse normale, concordent avec les siennes et je tiens pour établir les faits qu'il décrit.

Définissons d'abord le «vordere Darmdivertikel» au point de vue topographique.

La figure 12, Pl. 20 de CERFONTAINE permet de se rendre compte de l'étendue et de la position de l'organe chez un embryon normal, plus jeune que celui de notre fig. 12, Pl. 9, c'est-à-dire avant toute différenciation mésoblastique et chordale. En conséquence de toutes ses observations, avec lesquelles je suis pleinement d'accord, l'auteur indique sur sa figure, par un cercle noir, la position approximative de l'extrémité antérieure future des ébauches chordale

et somitale, ainsi que le niveau transversal où a fait son apparition, à un stade antérieur, la première ébauche de l'orifice blastoporal (l'encoche blastoporelle primitive) et de son bord, la lèvre blastoporelle antérieure. Le point correspondant, tel qu'il résulte de l'examen de la chorde et des protosomites sur la série des coupes, est marqué dans ma fig. 12 par une étoile.

La description que j'ai donnée de l'embryon *Ma* (Pl. 8; figs. 1 à 11, Pl. 9), jointe à notre interprétation du mode de fermeture du blastopore chez les embryons asyntaxiques font déjà prévoir en quel sens doit s'expliquer la topographie de l'extrémité rostrale de cet embryon *Ma*: c'est sur sa 9^e ou sa 10^e coupe (fig. 3) que tomberaient le cercle noir de CERFONTAINE ou mon étoile. Notre embryon *Ma* représente, par son extrémité antérieure (seule en question ici) une «totale Urmundspalte» un cas d'asyntaxie blastoporelle complète. Son orifice blastoporal n'a pas encore commencé à se fermer et le bord antérieur de cet orifice (fig. 3) représente encore la véritable lèvre blastoporelle antérieure morphologique (*U.L.a.*).

Nous apercevons à présent, entre le «vordere Darmdivertikel» (*A*) et le reste de l'enteron (*E*) une différence qualitative que la figure schématique 2 dans le texte aidera à définir. Ce schéma résume l'embryogenèse de l'*Amphioxus* (asyntaxique et normal) telle que je la conçois; ce n'est en somme qu'une coupe sagittale, simplifiée et demi-réelle, du modèle de cire de l'embryon *Ma*, à laquelle je superpose une voûte embryonnaire telle qu'elle résulte de la soudure des lèvres blastoporales latérales; les limites des proto-

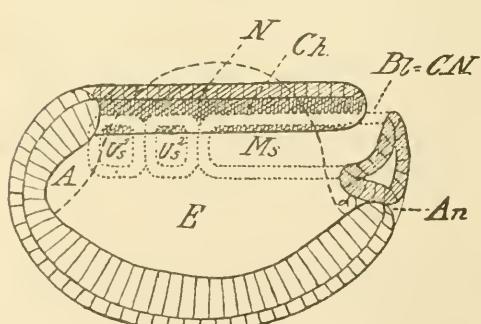


Fig. 2.

somites (*US¹*, *US²*) et des gouttières mésoblastiques (*ms*) y sont projetées dans le plan médian et j'indique par des hachures ce qui prend la place de l'orifice blastoporal, soit par congrescence formelle (notogenèse), soit par suite du «relèvement de la lèvre blastoporelle postérieure» (paroi posté-

rieure de l'embryon depuis l'anus [*An*] jusqu'au canal neurentérique [*C.N.*]: voir plus loin). J'y fais naturellement abstraction de la question de savoir si les ébauches chordale (*Ch*) et neurale

(*N*), qui occupent la ligne médio-dorsale, s'étendent dans le sens rostral au delà de la zone hâchurée, n'ayant aucun renseignement quant à la participation positive ou négative de la lèvre blastoporale antérieure à leur édification.

Le cul-de-sac entérique (*A*) siège sous la lèvre antérieure du blastopore. Tout le reste de la cavité entérique (*E*) n'acquiert une voûte que par le fait de la conerescence: conerescence des lèvres blastoporales d'abord, qui lui fournit comme voûte provisoire les ébauches mésodermiques et la chorde, conerescence ensuite des «Darmlippen» latérales, qui ferme l'orifice prostomial et isole définitivement le tube intestinal.

Le cul-de-sac entérique antérieur, au contraire, n'a rien à voir avec la conerescence; il est préblastoporal, et reçoit une voûte ab initio, par le fait des processus d'invagination qui donnent naissance à la lèvre blastoporale antérieure.

En éliminant la formation du mésoblaste et la notogenèse des phénomènes propres à la gastrulation, et n'y comprenant que l'édification de l'étage ventral de l'embryon, nous pourrions, provisoirement, dire avec GARBOWSKY (12) qu'il n'y a de formées dans la gastrula, que la paroi antérieure et la paroi ventrale de l'embryon. Ces deux parois ont-elle même origine et même signification? C'est ce que nous devons à présent examiner.

Les faits établis ou confirmés par les recherches de CERFONTAINE, qu'il est nécessaire de se rappeler en vue de cette analyse sont les suivants:

Comme SAMASSA (41) fut le premier à le noter, l'invagination «gastruléenne» (nous employons le mot, sous bénéfice d'inventaire) s'accomplit progressivement d'avant en arrière. La calotte de macromères de la blastula (son hémisphère végétatif) s'aplatit et la première ébauche de l'orifice blastoporal apparaît comme une encoche transversale siégeant à l'extrémité antérieure de cette zone aplatie. Cette encoche résulte d'un mouvement d'abaissement de la plaque des macromères le long de son bord antérieur et cette dénivellation est elle-même en relation avec une active prolifération des petites cellules de la blastula; ces petites cellules «sont entraînées à l'intérieur et tapisseront du côté antéro-dorsal l'encoche produite par la dépression des macromères» (6, pag. 321).

Dès ce moment, il est important de le noter, la lèvre blastoporale antérieure est définitivement formée et, comme nous l'avons conclu de l'examen des embryons asyntaxiques, sa position, la posi-

tion de son bord libre, sont fixes et immuables; c'est à sa face profonde qu'émigrent les petites cellules de la blastula.

Poursuivons le résumé des observations de l'auteur. Tandis que le mouvement de descente de la lame de macromères se prononce de plus en plus à son extrémité antérieure et tandis que, la prolifération des petites cellules continuant à son niveau, l'encoche blastoporaire primitive s'approfondit et se transforme en eul-de-sac, les mêmes phénomènes s'accomplissent de proche en proche d'avant en arrière. La multiplication et l'invagination des petites cellules de la blastula se propagent le long des bords latéraux de la zone des macromères; celle-ci s'enfonce toute entière sous le niveau primitif de la paroi blastuléenne et les lèvres blastoporales latérales apparaissent. La lèvre antérieure (l'encoche transversale) et les lèvres latérales se contiennent l'une dans l'autre, entourant comme un fer à cheval à concavité postérieure l'orifice blastoporal désormais nettement délimité.

Ces observations de CERFONTAINE complètent et corrigent de la façon la plus heureuse celles de LWOFF et dissipent l'obscurité qui résultait, chez ce dernier, de son interprétation fausse de l'orientation de l'orifice blastoporal par rapport à l'axe de l'embryon. Pour tous ces processus, qui se déroulent préalablement à toute fermeture du blastopore, la description est évidemment valable chez nos embryons asyntaxiques. Chez eux aussi, nous devons admettre «qu'il se produit une inflexion de petites cellules sur tout le pourtour du blastopore, mais que cette invagination se produit plus tôt au niveau de la lèvre antéro-dorsale pour s'étendre ensuite progressivement sur les bords latéraux et gagner en dernier lieu la lèvre postérieure» (pag. 325). Ce sont là des phénomènes communs aux deux types de développement, normal et asyntaxique.

Mais en même temps que tous ces processus s'accentuent (avec l'avance que conserve toujours l'extrémité antérieure) et en même temps que la plaque hypoplastique finit, en effaçant le blastocèle, par prendre sa place définitive au plancher de l'embryon, l'orifice blastoporal commence à se fermer.

Dès ce moment, le développement normal et le développement asyntaxique divergent.

Nous avons déjà vu plus haut dans quel sens une interprétation du mode de fermeture du blastopore fondée sur l'examen de mes embryons doit s'écartez des conclusions de CERFONTAINE. Celui-ci, en

raison surtout de l'importance de la prolifération cellulaire au niveau de la lèvre blastoporale antérieure, a été amené à attribuer à cette dernière un rôle prépondérant dans l'occlusion de l'orifice blastoporal, rôle si considérable que ce n'est pas fausser le sens de ses conclusions que de dire que, pour lui, la voûte archentérique se constitue non seulement aux dépens de la lèvre antérieure, mais aussi des lèvres latérales.

Chez nos embryons asyntaxiques, au contraire — qui nous fournissent indubitablement la vraie traduction morphologique des faits — le dos de l'embryon se forme par conerescence des lèvres blastoporales latérales, et la lèvre antérieure ne prend aucune part au phénomène. Cette lèvre antérieure reste fixe, là où elle a apparu lors de la formation de l'encoche primitive; lorsque le dos de l'embryon se forme, elle cesse d'être visible par le simple fait que les lèvres latérales s'unissent immédiatement derrière elle. Schématiquement, on peut se représenter le système de sutures qui résulte de la fermeture du blastopore comme se terminant à son extrémité antérieure en forme de T.

La lèvre blastoporale antérieure n'intervient pas dans la fermeture du blastopore. Il en résulte que tout le matériel de petites cellules dont CERFONTAINE nous montre fort bien l'active prolifération et l'invagination au niveau de cette lèvre antérieure, n'appartient pas à la même formation morphologique que les deux zones latérales de petites cellules qui s'invaginent le long des lèvres latérales du blastopore. Celles-ci sont blastoporales et vont contribuer à édifier, en tout ou en partie, la «voûte archentérique» de l'embryon normal ou ce que j'ai appelé l'étage dorsal, mésoblastique de l'embryon asyntaxique. Nos petites cellules de la lèvre antérieure, au contraire, préblastoporales par leur origine et préblastoporales par leur «prospective Bedeutung», n'ont rien à voir avec l'étage dorsal de l'embryon.

Où les retrouverons-nous chez l'embryon? A la face profonde de la lèvre antérieure; c'est-à-dire, si nous nous rappelons le mode d'invagination, à son extrémité antérieure, de la plaque des macromères — de l'hypoblaste —, à la paroi antérieure ou antéro-dorsale de l'étage ventral de l'embryon. Mais cette paroi antérieure appartient, dès les premiers stades, au cul-de-sac entérique antérieur: et c'est donc dans la constitution de la paroi de ce cul-de-sac qu'interviennent, pour une part qu'il est d'ailleurs impossible de déterminer avec précision, les cellules en question.

Il me semble que l'on peut conclure avec quelque vraisemblance, de cette laborieuse analyse, que la paroi du cul-de-sac entérique antérieur a, en partie au moins, pour origine les petites cellules de l'hémisphère animal de la blastula qui prolifèrent et s'invaginent au niveau de la lèvre blastoporale antérieure.

Ou, en d'autres termes: le tube intestinal de l'embryon d'*Amphioxus*, hypoblastique dans sa presque totalité, présente à son extrémité rostrale une région (dont les limites ne sont pas actuellement établies, «vordere Darmdivertikel» en tout ou en partie) non hypoblastique, provenant d'une invagination de cellules de l'hémisphère animal de la blastula au niveau de l'extrémité antérieure du blastopore. Cette zone cellulaire, à laquelle rien, dans le développement normal de l'*Amphioxus*, ne permettrait de soupçonner une origine ectoblastique, c'est l'édition de l'étage dorsal de l'embryon, c'est-à-dire la notogenèse, particulière aux Chordés, qui *a*) intercepte sa communication primitive avec l'extérieur; *b*) rompt ses connexions avec l'épiblaste; et *c*) la confine sous le plan de l'orifice prostomial à l'état d'enclave de l'hypoblaste¹.

Deux remarques sont ici nécessaires:

1. J'ai laissé de côté, dans tout ce qui précède, la considération du système nerveux central et de la chorde, faute de renseignements suffisants sur leurs relations avec l'extrémité antérieure morphologique de l'orifice blastoporal. Mais une objection est à prévenir: on pourra opposer à mon interprétation que les petites cellules ectoblastiques qui s'invaginent au niveau de l'encoche blastoporale primitive ne sont autre chose que l'ébauche de la chorde dorsale, entourant en anneau le bord antérieur du blastopore. J'ai déjà fait mes réserves au sujet de cette nature annulaire vraie de l'ébauche chordale, à

¹ Comme il ne s'agit ici que d'une «Arbeitshypothese», je me bornerai à renvoyer le lecteur qui jugerait qu'il vaille la peine de préciser les termes du problème, aux nombreux travaux sur le développement du tractus stomodéal des Invertébrés et, tout particulièrement, aux recherches de ZELINKA sur les Rotifères (43) et à la belle Embryologie des Capitellides de H. EISIG (10). La distinction fondamentale établie par EISIG entre les ébauches du stoma et de l'œsophago-pharynx, stomatoblastes et œsophagoblastes, et ses aperçus sur la valeur embryologique et phylogénétique différente de ces deux portions du stomodaeum sont, au point de vue de la question que nous occupe, d'une importance capitale.

laquelle je ne crois pas, pas plus chez l'*Amphioxus* que chez les Amphibiens; en l'admettant même, il ne s'agirait que d'une étroite bandelette cellulaire de peu d'importance, à l'extrême bord libre de la lèvre blastoporale antérieure, tout à fait insuffisante à nous rendre compte de l'active prolifération cellulaire qui accompagne l'abaissement, sous le niveau superficiel de la blastula, de la plaque hypoblastique à son extrémité antérieure. Cette prolifération donne naissance à une véritable plaque cellulaire, interposée entre l'épiblaste et l'hypoblaste.

2. Si nous devons exclure la nature chordale de cette plaque, nous devons aussi exclure la nature somitale de ses dérivés présumés, des diverticules céphaliques de HATSCHEK, et ceci est ma seconde remarque.

Dans la dernière partie de son mémoire, beaucoup moins approfondie que la première, CERFONTAINE examine, assez hâtivement, un certain nombre de questions relatives au mode de développement des somites de l'*Amphioxus*. Il nous déclare à ce sujet: «En avant de la première paire de somites dans l'ordre chronologique, se développe tardivement une nouvelle paire de vésicules qui seront les premières dans l'ordre topographique . . . Cette formation a été décrite par HATSCHEK sous le nom de „Bildung zweier vorderer Endoderm-Säckchen“ (6, pag. 371 et 373). Ce sont les diverticules céphaliques, nés du cul-de-sac entérique antérieur, et l'auteur croit pouvoir conclure à leur sujet: «D'après l'exposé de HATSCHEK, ces diverticules ont une destinée différente de celle des suivants, mais il me paraît évident, d'après leur mode de formation, et d'après leur aspect dans les premiers temps de leur existence, que ces vésicules de la première paire, topographiquement, ont la même signification morphologique que celles qui sont situées plus en arrière» (pag. 373).

Abstraction faite de toutes les considérations émises plus haut, c'est là une conclusion que je nie formellement: ni le mode de formation de ces diverticules, sur lequel l'auteur ne nous fournit d'ailleurs aucun détail, ni leur «aspect», ni leurs relations topographiques et génétiques avec la première paire de protosomites et leur «Kopffortsatz» ne permettent de supposer que cette «paire de diverticules qui se constitue tardivement à l'extrémité antérieure doive être considérée comme l'équivalent d'un segment primordial» (pag. 376). Ceci est, à mon avis, absolument faux; j'espère le démontrer prochainement dans l'étude d'organogenèse que je prépare sur

cette question et sur le développement de l'extrémité rostrale de l'*Amphioxus*¹.

C'est à l'expérimentation à confirmer ou à condamner les conclusions auxquelles m'a conduit l'analyse des processus qui se déroulent à l'extrémité antérieure du blastopore. Je ne les donne qu'à titre provisoire, moins comme le point de départ de considérations morphologiques très-prématurées que comme un programme d'observations à venir.

Mon but actuel étant avant tout de réunir des matériaux, je me bornerai à rapprocher des données fournies par l'examen de mes

¹ Je note à ce propos, pour n'y plus revenir, que CERFONTAINE s'efforce de distinguer chez l'*Amphioxus* un mésoblaste gastral et un mésoblaste péristomal, tout en reconnaissant que «ce ne sont que deux parties d'une même formation morphologique» (pag. 368) et il invoque à l'appui de sa thèse les «vordere Darmdivertikel».

Il déduit, des caractères spéciaux qu'y présente l'*«entérocélie»*, que «les trois premières paires de vésicules mésoblastiques antérieures [y compris les diverticules céphaliques, prétendue première paire] se distinguent des suivantes, et cette étude au sujet du caractère entérocélique de l'*Amphioxus* nous confirme dans notre opinion qu'on peut distinguer dans le mésoblaste une portion antérieure se formant à la voûte de l'archenteron, dans l'étendue de la gastrula (mésoblaste gastral) et une portion postérieure (mésoblaste péristomal) évoluant aux dépens de la zone d'accroissement» (pag. 374). Pourquoi?

Après avoir conclu que l'alternance qui s'observe chez l'adulte entre les somites de droite et de gauche est «primitive» (lisez «très-précoce»): c'est dans ce sens que la perforation de l'anus à gauche est primitive), l'auteur fait des réserves pour «les deux premières paires topographiquement parlant» [y compris toujours les diverticules céphaliques] (pag. 381), et il ajoute: «la nécessité de faire cette réserve au sujet des vésicules qui se développent à la voûte de la cavité archentérique, dans l'étendue de la gastrula, est une nouvelle confirmation de ce fait que nous pouvons distinguer une portion gastrale et une portion péristomale dans le mésoblaste de l'*Amphioxus*» (pag. 390). Encore une fois, pourquoi??

Je ne trouve pas, dans le travail de CERFONTAINE, d'autre argument en faveur de cette distinction, à laquelle il paraît attacher tant d'importance. Encore faudrait-il s'entendre: adjuge-t-il au mésoblaste gastral les deux premières paires de protosomites vrais (argument tiré de l'*entérocélie*) ou seulement la première paire (argument de l'alternance)? Mon embryon *Ma* (Phot. 1 et 2, Pl. 8) suffit à démontrer qu'elles sont toutes deux «péristomales»! Quant aux diverticules céphaliques de HATSCHEK, ils sont hors de question; si l'on veut trouver chez l'*Amphioxus* un mésoblaste gastral, au sens que BRACHET (4) donne à ce terme chez les Amphibiens, ce n'est pas dans le «vordere Darmdivertikel» qu'il le faut chercher, mais dans les «*Kopffortsätze*» des somites de la première paire.

embryons asyntaxiques d'*Amphioxus* quelques faits du développement normal et anormal de la grenouille, qui pourront peut-être les éclairer et s'en éclairer.

1. L'étude de ses spina bifida a fourni à O. HERTWIG, sur la «Kopfdarmhöhle» de la grenouille, des renseignements auxquels il serait intéressant de pouvoir comparer les indications tirées des cas d'asyntaxie blastoporale de l'*Amphioxus*. Après avoir reconnu que l'«épibolie bilatérale» de W. ROUX doit s'interpréter comme la concrescence des lèvres blastoporales latérales, O. HERTWIG insiste sur l'importance et sur la variété des phénomènes d'invagination qui interviennent dans la gastrulation de *Rana*, concurremment aux phénomènes épiboliques.

Pour ROUX, à côté des processus qui conduisent à l'enveloppement de l'hémisphère blanc de l'œuf, «eine Einstülpung kommt dabei bloß insoweit vor, als das Nahrungsdottermaterial der unteren Hälfte zugleich nach oben gegen das Dach der Furchungshöhle hinwandert oder verdrängt wird bis zur vollkommenen Berührung derselben, also bis zum Schwunde der Furchungshöhle» (40, XXIII, pag. 529). Mais O. HERTWIG nous montre d'autres invaginations: «so bildet sich durch eine echte Einstülpung, die vom dorsalen Urmundrand ausgeht, die ansehnliche Kopfdarmhöhle aus» (voir Pl. 17, figs. 1, 9, 15, 16, etc.). Il semblerait que ce phénomène doive être considéré comme différent et indépendant de l'invagination vitelline, car, même dans les cas de malformation les plus extrêmes, interprétés par ROUX comme des cas d'anentoblastie, «ist eine bald mehr oder minder geräumige, zuweilen in Buchten auslaufende Kopfdarmhöhle vorhanden, die lediglich durch Einstülpung entstanden ist» (19, pag. 427, 428).

C'est, il est à peine besoin de le remarquer, tout à fait dans le même sens que j'ai, en me basant sur l'examen de mes embryons asyntaxiques et sur les données de CERFONTAINE (6), conclu à la nécessité de distinguer, chez l'*Amphioxus*, entre la formation du cul-de-sac entérique antérieur (en tout ou en partie) et la formation de l'enteron.

Que l'on veuille bien comparer mon schéma, fig. 2, pag. 486 (en supprimant la voûte embryonnaire due à la concrescence, ce qui le ramène à une coupe sagittale de mon embryon *Ma*) avec la fig. 9, Pl. 17 de O. HERTWIG (coupe sagittale de l'embryon représenté in toto fig. 10, Pl. 16). Ce sont deux cas de «totale Urmundspalte» (quant à leur extrémité céphalique tout au moins; nous nous occuperons

plus loin de l'extrémité caudale), chez lesquels le bord antérieur de l'orifice blastoporal n'a encore subi aucune modification du fait de la concrecence et représente encore la lèvre blastoporelle antérieure vraie. Supposons, chez notre *Amphioxus*, l'hypoblaste épaisse de façon à égaler en importance l'amas de cellules vitellines de la grenouille (jusqu'au niveau de la ligne pointillée du schéma, par exemple); la correspondance topographique de la «Kopfdarmhöhle» (*Kdh*) de l'une, du cul-de-sac entérique antérieur (*A*) de l'autre sera évidente: position préblastoporelle, fait de posséder dans la lèvre blastoporelle antérieure une voûte qui ne doit rien à la concrecence, nous retrouvons chez la grenouille asyntaxique tous les caractères anatomiques par lesquels j'ai défini ce cul-de-sac chez l'*Amphioxus*. On pourrait ajouter que HERTWIG a noté chez ses divers embryons un développement très-inégal de la «Kopfdarmhöhle», laquelle peut manquer complètement (fig. 8 Pl. 17): cette variabilité dans l'époque où se forme ce diverticule serait encore un trait commun, si l'on se rappelle ce que j'ai dit, notamment, de mon embryon *Ma*¹.

Ce parallèle purement topographique n'autorise évidemment aucune conclusion; l'apparente indépendance de la «Kopfdarmhöhle» des embryons de HERTWIG vis-à-vis du reste de l'enteron, ainsi que sa nature purement entérique et non «archentérique» (sa nature d'étage embryonnaire ventral) devraient être confirmés par son développement. Celui-ci nous fournit-il chez la grenouille quelque indice d'une formation comparable à ce que je considère chez l'*Amphioxus* comme une zone ectoblastique intercalée à l'extrémité rostrale du tube intestinal? Pour autant que je puisse me permettre un jugement sur l'ontogenèse des Amphibiens, la question me paraît encore insoluble actuellement. La «Kopfdarmhöhle» de l'embryon normal («cul-de-sac archentérique antérieur» de BRACHET) est, dès son apparition comme cavité, un tout complexe; les éléments qui interviennent dans la formation de sa voûte sont hétérogènes et les

¹ Il faut noter que O. HERTWIG, s'il indique nettement les caractères de la «Kopfdarmhöhle» chez ses embryons totalement asyntaxiques, s'écarte, dans la suite de son travail, de cette description qui pouvait sembler une définition. A en juger par ses figures, il ne maintient pas de limite nette entre le cul-de-sac intestinal céphalique et le tube intestinal qui se forme par la suite; lorsqu'il décrit des embryons chez lesquels la concrecence a déjà fait des progrès considérables (embryon O, Pl. 16, figs. 11 et 12, et Pl. 17, fig. 4), les mêmes lettres *Kdh* et la même étoile servent à indiquer respectivement la cavité et le débouché extérieur d'une portion du tube digestif qui n'est évidemment plus la «Kopfdarmhöhle» proprement dite, «lediglich ans Einstülpung entstanden».

ébauches d'organes qui s'y différencient sont d'origine et de valeur très diverses; quant à sa cavité, nous ne sommes encore définitivement fixés ni sur son mode d'extension vers l'avant, ni sur l'amplitude de ce qui, dans cette extension vers la face antéro-ventrale de l'œuf, est réellement rostral¹.

S'il était bon de noter, par provision, la possibilité, chez les Amphibiens, d'une interprétation des faits semblable à celle que suggère l'*Amphioxus*, il est inutile de presser plus une homologie problématique.

2. Chez l'embryon asyntaxique d'*Amphioxus*, la lèvre antérieure du blastopore, sitôt formée, reste fixe: l'orifice blastoporal se ferme derrière elle par apposition et soudure des lèvres latérales; il en est certainement de même chez l'embryon normal, bien que les faits n'y soient pas accessibles à l'observation directe. Aussi ai-je combattu l'emploi du nom de «lèvre blastoporale antérieure» pour désigner le bord antérieur de l'orifice en voie de fermeture.

Un ensemble de travaux trop imposant a traité du mouvement de recul, du cheminement vers l'arrière, de l'abaissement de la «lèvre blastoporale antérieure» des Amphibiens, pour que la prescription ne soit pas acquise en faveur de ce terme chez la grenouille. Il est bon de noter, toutefois, pour prévenir les malentendus, que chez la grenouille, normale et asyntaxique, comme chez l'*Amphioxus*, le bord antérieur de l'orifice blastoporal, qui recule à mesure que cet orifice se rétrécit, n'est pas la lèvre blastoporale antérieure morphologique, et que le matériel de cette lèvre antérieure vraie n'intervient pas dans l'édition du dos de l'embryon.

Bien que KOPSCHE se refuse à admettre une concrècence chez la grenouille, il constate que «die Wachstumszone für Rumpf und Schwanz liegt in der Gegend der freien Schenkel des U-förmigen Blastoporus» et que «während der Gastrulation kommen linke und rechte Hälften der Wachstumszone für Rumpf und Schwanz miteinander zur medianen Vereinigung» (29, pag. 77, 78).

¹ «En avant et au dessus du repli cérébral transverse, l'archenteron se prolonge en un vaste cul-de-sac, duquel part même un court diverticule qui n'est que l'ébauche du foie» (BRACHET 4 pag. 155). Evidemment, ce n'est point jusqu'à ce niveau que s'étend l'extrémité morphologiquement rostrale de la «Kopfdarmhöhle» proprement dite. Vraisemblablement, celle-ci ne répond (MORGAN & TSUDA) qu'à la seule extrémité antérieure de la tête; mais «how much of the embryo is formed in front of the first position of the dorsal lip is still a matter of dispute» (MORGAN 36, I).

BRACHET (4) prend acte des déclarations de KOPSCII relativement à l'origine des matériaux qui concourent à la notogenèse, et les confirme. Il se prononce en faveur de la concrecence; toutefois, l'importance de principe qu'a, pour la théorie, la question de l'intervention ou de la non intervention de la lèvre blastoporale antérieure dans la notogenèse semble n'avoir pas attiré son attention. Pour lui, «la distinction entre lèvre dorsale et lèvres latérales n'a qu'une valeur purement descriptive» (pag. 143) et «la lèvre dorsale s'abaisse par accroissement et soudure de proche en proche avec les¹ lèvres latérales» (pag. 161). L'auteur, visiblement, ne considère que le bord blastoporal antérieur mobile et non la lèvre antérieure.

Après s'être d'abord prononcé contre la valeur, comme faits ou comme interprétation, des expériences de ROUX et après avoir admis un recul réel de la lèvre blastoporale dorsale (34), MORGAN est revenu par la suite sur ses objections; il conclut de ses propres expériences que le matériel de la lèvre dorsale ne s'étend pas vers l'arrière pour produire les lèvres blastoporales latérales, mais que ces dernières, chez l'embryon asyntaxique comme chez l'embryon normal, se forment *in situ* (35, 36 I pag. 253). Cette vue est mise au point et clairement résumée dans la dernière publication de l'auteur sur la question:

«The dorsal lip appears first and advances rapidly backwards, while the lateral lips are forming. In fact, the advance of the dorsal lip is largely due to the incorporation into it of the material that is being constantly brought up to the middle line by the lateral lips. As the lateral lips develop faster nearer the anterior end, the result is that the dorsal lip appears to advance more rapidly backwards than the lateral lips advance from the sides; but there can be little doubt that this backward advance is not due, to any extent, to the material that first appears at the dorsal lip moving backwards but to the lateral lips coming up to the middle line» (36 X pag. 603).

Je crois bon de citer le passage *in extenso*, parce qu'il n'est pas seulement la traduction morphologique des faits chez la grenouille, mais également chez l'*Amphioxus*, auquel il peut s'appliquer textuellement. Il implique formellement, dans la conception de la

¹ Souligné par moi: «avec les lèvres» ou «des lèvres»? Là serait précisément la question.

notogenèse chez l'Amphibien normal, ce rôle négatif de la lèvre antérieure que démontrait l'examen de mes embryons asyntaxiques d'*Amphioxus* et qui, comme je l'ai soutenu plus haut, est un postulat essentiel de la théorie de la concrescence.

3. Comme le dit fort justement BRACHET, «lorsque les lèvres blastoporales se soulèvent, lorsque de virtuelles elles deviennent réelles, c'est que le blastopore va commencer à se fermer et c'est que le dos de l'embryon va commencer à se former» (4). La fermeture du blastopore et ses différenciations ultérieures sont des phénomènes qui transforment la gastrula en un embryon de Chordé et qui donnent naissance, depuis le repli cérébral transverse jusqu'à l'anus, à tous les organes axiaux caractéristiques du Chordé.

Mais dans cette notogenèse particulière aux Chordés et résultant, du moins chez l'*Amphioxus*, du mode d'édition de l'étage mésoblastique de l'embryon, seules les lèvres blastoporales latérales entrent en ligne de compte; la lèvre antérieure reste un témoin passif de toute cette série de processus qui lui sont étrangers: ceci pourrait nous amener à nous demander si la lèvre antérieure de l'orifice blastoporal mérite réellement le nom de lèvre «blastoporale» et si elle est morphologiquement et phylogénétiquement comparable aux lèvres blastoporales latérales.

B. Extrémité caudale de l'embryon.

LWOFF (31) s'est le premier élevé contre l'opinion de HATSCHEK relative au rôle tout à fait passif, à la non intervention de la lèvre postérieure dans la fermeture de l'orifice blastoporal. De ses observations et de l'examen des figures mêmes de HATSCHEK, il conclut que la face ventrale de l'embryon se recourbe progressivement et devient convexe, ce qui s'accompagne d'un mouvement d'élévation de son bord (le bord ventral ou postérieur du blastopore). Il en résulte que ce dernier participe à la fermeture de l'orifice, qui «hauptsächlich infolge dieses Prozesses seine frühere Stellung verliert und allmählich nach der Rückenseite verschoben wird». Et il en résulte aussi que le dernier reste de l'orifice blastoporal (qui, comme l'avait noté HATSCHEK, persiste longtemps à l'extrémité postérieure du dos de l'embryon et finit par être inclus dans le canal neurentérique dont il partage le sort) «ist auf solche Weise, streng genommen, keineswegs der hinterste Theil desselben» (pag. 15).

Tous les auteurs qui suivirent, se ralliant à l'idée que le blastopore est, par son origine, postérieur et non dorsal, en ont appelé à ce relèvement de la lèvre blastoporale postérieure pour expliquer la position dorsale de son dernier reste perméable et du canal neurentérique (KLAATSCHE, SOBOTTA, SAMASSA, MORGAN & HAZEN).

CERFONTAINE, tout en reconnaissant la position dorsale du blastopore et le sens rostro-caudal de sa fermeture, confirme entièrement les conclusions de LWOFF quant au déplacement final du bord postérieur de l'orifice vers la face dorsale, en même temps qu'il nous fournit quelques renseignements importants sur les phénomènes cellulaires qui accompagnent ce processus et sur l'édition de la paroi postérieure de l'embryon qui en est le résultat. Ses figures 4 et 5, Pl. 20, montrent que «l'on observe des mitoses abondantes au niveau du bord postérieur du blastopore, au moment où la cavité de segmentation s'efface dans la lèvre postéro-ventrale, et ces karyokinèses continuent à se produire, nombreuses, dans cette région, pendant que s'y accomplissent, d'une façon cœnomitante, l'apparition d'une série de petites cellules dans la paroi invaginée et le cheminement de la lèvre postérieure vers la face dorsale de l'embryon» (6, pag. 325).

Cette invagination de petites cellules «ectoblastiques» venant doubler la face interne de la lèvre postéro-ventrale n'est que l'extension finale à l'extrémité postérieure du blastopore, du même phénomène dont l'auteur nous a montré le début à l'extrémité antérieure (on sait nos restrictions sur ce point) et la propagation graduelle vers l'arrière le long des lèvres blastoporales latérales. J'ai déjà fait mes réserves quant aux relations trop exclusives que l'auteur admet entre l'ébauche notoehordale et cette zone de cellules invaginées, formant lorsqu'elle est complètement édifiée «un ruban circulaire, très-large dans la partie située en avant de l'orifice d'invagination et dont la largeur va diminuant sur les côtés droit et gauche, pour se réduire à un minimum au milieu de son bord postérieur» (6, pag. 347).

Chez l'embryon normal d'*Amphioxus*, le bord postérieur de l'orifice blastoporal se relève donc à la fin de la période de notogénèse, comme LWOFF l'avait admis; et la lèvre postéro-ventrale, en s'accroissant et s'étendant vers la face dorsale, fournit à l'embryon la paroi postérieure qui semblait jusqu'alors lui manquer. En outre, contrairement à l'opinion de LWOFF, cette extension de la lèvre postéro-ventrale s'accompagne d'une émigration de petites

cellules, provenant du feuillet externe de l'embryon et contribuant à former la paroi interne de cette lèvre le long de son bord libre.

Rien ne permet d'apprécier, chez l'embryon normal, ni l'étendue dorso-ventrale de cette zone de cellules invaginées, ni la part qui lui revient dans l'édification de la paroi postérieure du corps. Ce dernier processus échappe à l'analyse en raison même de sa simplicité et se réduit, pour l'observateur, à l'exhaussement progressif d'un repli épithélial uniformément constitué dans toute sa largeur.

Chez nos embryons asyntaxiques, 1^o) l'opposition qui, comme nous allons le voir, s'établit, dès le début de l'édification de l'étage dorsal (mésoblastique), entre le bord libre des lèvres blastoporales, délimitant l'orifice blastoporal, et les «Darmlippen», circonserivant l'orifice prostomial, et 2^o) l'indépendance qui en résulte, topographiquement si nettement marquée, de cet étage dorsal vis-à-vis de l'étage ventral (hypoblaste intestinal) fournissent des indications précieuses sur le rôle respectif des deux étages embryonnaires dans la constitution de la paroi postérieure du corps.

L'embryon *D* (figs. 21 à 27, Pl. 9) par lequel je commence cette étude n'appartient pas à la série asyntaxique *M*, mais provient d'une culture d'embryons «normaux». La malformation qu'il présente à son extrémité postérieure doit être fréquente, car j'en ai relevé plusieurs cas parmi mes embryons débités en coupes. Bien que nous n'ayons pas assisté à l'établissement de l'anomalie, la genèse et la signification de celle-ci ne permettent aucun doute: elle nous offre exactement un stade ultérieur des anomalies présentées par nos embryons asyntaxiques. Son examen sera donc une introduction naturelle à celui de ces derniers.

L'embryon *D* est pourvu de 10 (peut-être 11) paires de protosomites. Toute son extrémité céphalique et la plus grande partie du trone sont parfaitement normales et répondent, anatomiquement, à un stade intermédiaire entre celui des embryons à 9 et à 13 segments figurés par HATSCHEK (1^o, figs. 50 à 53 et 54 à 57); les «vordere Darmdivertikel» sont en train de s'isoler, la glande en masse est ébauchée, etc. Un coup d'œil sur la fig. 54 de HATSCHEK renseignera sur les dispositions que présente normalement à son extrémité postérieure un embryon de ce stade; on pourra noter qu'à part l'accroissement du nombre des protosomites, ces dispositions restent désormais absolument invariables jusqu'au moment où l'anus se per-

fore à l'extrémité postérieure du tube intestinal et où le canal neurentérique perd son débouché «entérique» (figs. 61, 61, 66 de HATSCHEK).

Chez notre embryon *D*, l'extrémité caudale de la cavité embryonnaire est subdivisée par une cloison horizontale (figs. 21 à 27, *dl*) en deux étages superposés: l'étage ventral forme un cul-de-sac (α) prolongeant en arrière la direction de l'enteron; l'étage dorsal (β) continue la direction des gouttières mésoblastiques et communique à son extrémité postérieure, par une boutonnière de sa voûte, avec la cavité du système nerveux central (canal neurentérique, *C.N.*).

L'examen des coupes transversales rend compte des détails de cette disposition. Les figures 22 et 23 montrent le bord antérieur libre de la cloison horizontale (*dl*) et la bifurcation à son niveau de la cavité embryonnaire en ses deux étages (β et α). La cloison, encore incomplète sur la fig. 22, se complète sur la coupe de la fig. 23; ses cellules s'ordonnent en deux couches épithéliales sur la fig. 24, et ces deux assises cellulaires se séparent sur les coupes suivantes pour former, l'une, le plancher de l'étage dorsal, l'autre, la voûte du cul-de-sac ventral.

Le cul-de-sac ventral α de la fig. 23 est, visiblement, le prolongement direct de la gouttière hypoblastique intestinale *E* des figs. 21 et 22. Nous pouvons le poursuivre jusqu'à la coupe de la fig. 27; sa lumière se réduit et il finit par n'être plus qu'un étroit boyau cylindrique délimité par une assise de cellules prismatiques ou pyramidales. Deux coupes au delà de la fig. 27, son extrémité aveugle est adossée à l'épiblaste de l'extrémité postérieure de l'embryon.

L'étage dorsal (β) est de description aussi simple, bien que les éléments cellulaires qui entrent dans la constitution de ses parois soient assez hétérogènes. Ses parois latérales (et les portions adjacentes de la voûte et du plancher) sont le prolongement en sens caudal des gouttières mésoblastiques (*ms*, figs. 21, 22). Son plancher est formé, au moins dans la zone médiane sagittale, par la cloison horizontale *dl*, dont la valeur morphologique demeure provisoirement subjective. A sa voûte s'étend, sur les figs. 22 à 24, l'ébauche notochordale (*ch*), dont il est d'ailleurs impossible de préciser les limites latérales par rapport aux éléments cellulaires mésoblastiques. L'examen de la voûte nous amène, sur la fig. 25, au niveau du canal neurentérique; à ce sujet, une remarque est nécessaire. Le système nerveux central de notre embryon est, comme développement, parfaitement normal dans presque toute son étendue et se présente, sur les coupes transversales, avec l'aspect que HATSCHEK figure (17 Pl. 9)

chez des embryons du même âge. Mais lorsqu'on approche de son extrémité postérieure, on constate un retard de plus en plus marqué dans le degré d'évolution de la lame neurale; c'est ainsi qu'au lieu de fournir sur nos figures des images comparables, par exemple, à la fig. 142 de HATSCHEK, elle ne s'y présente plus que comme une plaque à peine concave, telle qu'elle serait normalement, dans cette région, chez un embryon pourvu seulement de deux ou trois paires de protosomites (comparer, notamment, notre fig. 25, Pl. 9, avec la fig. 26, Pl. 3 de SAMASSA, 41). Cet anachronisme étant signalé, nous pouvonsachever l'examen de la voûte de notre étage dorsal (β). L'amincissemement de cette voûte et l'amincissemement de la lame neurale sur la ligne médiane marquent, fig. 24, le bord antérieur du canal neurentérique. Celui-ci est ouvert sur la fig. 25 (C. N.); la fig. 26 coupe la paroi postéro-dorsale du canal; enfin, fig. 27, une petite cavité (β) représente à la fois l'extrémité tout à fait postérieure de l'étage dorsal de l'embryon et l'extrémité postérieure de la boutonnière neurentérique¹.

Chez l'embryon normal d'*Amphioxus* (HATSCHEK 17, figs. 60, 61) la cavité embryonnaire «archentérique» se continue dorsalement, à son extrémité postérieure, dans le canal neurentérique. Si on en juge par les coupes pratiquées à ce niveau (17, fig. 143), les gouttières mésoblastiques ne consistent qu'en deux sillons latéraux, siégeant de part et d'autre de l'ébauche chordale à la voûte de cette

¹ Pour compléter la description des malformations que présente cet embryon, il reste à noter un détail dont la signification et l'importance (s'il en a une) m'échappent complètement. Au niveau du plan transversal passant par le bord antérieur libre de la cloison horizontale *dl*, l'ébauche chordale s'épaissit et forme un éperon saillant dans la cavité embryonnaire (sur la coupe précédant immédiatement celle de la fig. 21); cet éperon s'individualise, en même temps que les cellules de l'ébauche chordale reprennent leur disposition épithéliale régulière (fig. 21) et la travée cellulaire qui en résulte descend se fixer au bord antérieur libre de la cloison horizontale (*dl*) au milieu de sa largeur (fig. 22).

Cette bande cellulaire divise donc l'entrée de l'étage dorsal de l'embryon en deux orifices symétriques, droit et gauche (combiner les figs. 21 à 23). Je ne trouve rien de pareil chez les autres embryons qui présentent la même anomalie que l'embryon *D*. La genèse et la signification de cette union, sur la ligne médiane, du rebord de la «Darmlippe» avec l'ébauche chordale au voisinage de son extrémité caudale, me restent énigmatiques; avons-nous affaire ici à un processus dépendant de cette «oblitération du canal neurentérique à son extrémité intestinale» dont nous parlerons dans un instant? Je l'ignore, mais je crois nécessaire de signaler le fait, sans tenter de l'expliquer.

cavité: il en résulte que, topographiquement parlant, le canal «neurentérique» paraît mériter parfaitement son nom.

Ce n'est que tardivement, chez cet embryon normal (17, fig. 66), lorsque les bords droit et gauche de la gouttière entérique (les «Darmlippen») se sont rejoindes et unies sous la chorde, que la subdivision de l'archenteron en étage ventral et en étage dorsal est réalisée. Mais il est à remarquer 1) que le canal neurentérique est oblitéré au moment où ce processus d'isolement du tube digestif s'étend jusqu'à son niveau, et 2) que les «Darmlippen» rejoignent la face ventrale de la chorde avant de s'unir l'une à l'autre, de sorte que chaque protosomite, droit et gauche, perd isolément sa communication avec l'enteron.

Chez notre embryon *D*, comme le montrera la suite de cette étude, il est évident que le repli transversal qui subdivise en deux étages l'extrémité postérieure de l'archenteron n'est que l'extrémité postérieure de la «Darmlippe» d'un embryon normal, anormalement développée ou anormalement précoce. Nous sommes ici en présence d'un mode d'édition de l'extrémité caudale du corps, dont la simple comparaison avec des embryons d'Amphibiens de stade avancé nous fournit une interprétation que l'ontogenèse confirmera complètement. (Voir la classique coupe sagittale de *Bombinator* de GOETTE, Pl. 2, fig. 38, ou les coupes de *Rana esculenta* dans v. ERLANGER (11).)

L'étage dorsal (β) est le bourgeon caudal de l'embryon; il en renferme tous les organes: système nerveux, chorde, orifice neurentérique, paire de bandes mésoblastiques, et l'on peut voir dans la zone médiane de son plancher fournie par la «Darmlippe», le problématique apport d'éléments hypoblastiques à l'édition de la queue qu'est l'«Entodermstrang des Schwanzes» (O. HERTWIG 19, pag. 457).

Chez notre *Amphioxus* anomal, la structure du bourgeon caudal, sa communication largement ouverte avec l'«archenteron» sont aussi typiques que chez les Amphibiens. Chez l'*Amphioxus* normal, au contraire, l'oblitération du canal neurentérique au niveau de son débouché «intestinal» obscurcit toute l'interprétation des faits; il faut, pour les comprendre, considérer que cette oblitération, qui se produit avant que l'ébauche caudale commence à s'accroître vers l'arrière (comparer 17, figs. 61 et 66), n'est que l'effet de la séparation, par la «Darmlippe», des étages ventral et dorsal de l'embryon; on reconnaît alors que le «bras ventral du canal

neurentérique» (depuis son extrémité ventrale oblitérée jusqu'au sommet postérieur de sa courbure, c'est-à-dire jusqu'à l'orifice neurentérique proprement dit (17, fig. 66), n'est que la partie moyenne, médiane, de l'étage dorsal de l'embryon.

L'interprétation du cul-de-sac ventral (α) de notre embryon est tout aussi clairement dictée par la comparaison avec les Amphibiens: il représente l'intestin anal, destiné à se perforer ultérieurement à son extrémité postérieure pour former l'anus.

La malformation qui frappe notre embryon a donc pour effet de restituer à son extrémité caudale une foule de traits, caractéristiques du développement des Amphibiens, qui sont complètement effacés dans le développement normal de l'*Amphioxus*. L'étude de nos embryons asyntaxiques va nous expliquer, en partie du moins, la genèse de ces dispositions si schématiquement monstrueuses. La définition que l'examen de l'embryon *D* nous fournit dès à présent de ses deux étages, dorsal et ventral, de leurs rapports topographiques par l'intermédiaire de la «Darmlippe», de leurs relations respectives avec le canal neurentérique et l'anus, et de leur valeur organologique définitive nous orientera utilement dans l'interprétation des faits qu'il nous reste à examiner.

Le degré de relèvement de la lèvre blastopora le postérieure est extrêmement variable d'un de mes embryons à l'autre. Comme il est complètement indépendant de l'âge, du nombre des protosomites, etc., les stades que, pour la commodité, nous distinguerons dans l'édition de la paroi postérieure du corps n'ont aucun rapport avec ce que l'on peut appeler les stades généraux de l'embryogenèse: le champ des anachronismes est, ici, pour ainsi dire illimité.

Le stade le plus primitif à ce point de vue est représenté, notamment, par l'embryon *Mb* (fig. 12 Pl. 8). La coupe étant oblique, elle n'intéresse pas le bord postéro-ventral de l'orifice d'invagination exactement au niveau du plan sagittal médian, mais un peu à sa gauche; la reconstitution de la série des coupes démontre cependant que notre image rend aussi parfaitement compte que le ferait une section médiane, de la hauteur de ce bord par rapport aux diamètres dorso-ventraux de l'objet. Je possède un autre embryon, *Mm*, pourvu, celui-ci, de cinq paires de protosomites, avec blastopore aussi largement ouvert que sur la fig. 12; cet embryon, débité en

coupes exactement sagittales, fournit le même résultat quant à la topographie de l'orifice et de son bord postérieur.

La coupe de la fig. 12 est instructive à un second point de vue. Etant données la forme de l'orifice blastoporal et son orientation actuelle vers l'extrémité caudale de l'embryon, toute section longitudinale, qu'elle soit sagittale, frontale ou oblique, du moment qu'elle passe, comme le fait la nôtre, par l'axe de l'embryon, sera sensiblement perpendiculaire au bord de l'orifice. La fig. 12 intéressant le rebord de l'orifice d'invagination un peu en dehors et, par conséquent, un peu en avant du point le plus reculé de sa courbure postérieure et coupant ce rebord perpendiculairement, nous permet de juger de sa constitution: la conche de hautes cellules prismatiques du feuillet interne de l'embryon se continue sans transition dans l'assise de cellules plus petites formant le feuillet externe; nous n'observons, aux environs du point de réflexion, aucun signe d'activité cellulaire, aucune mitose.

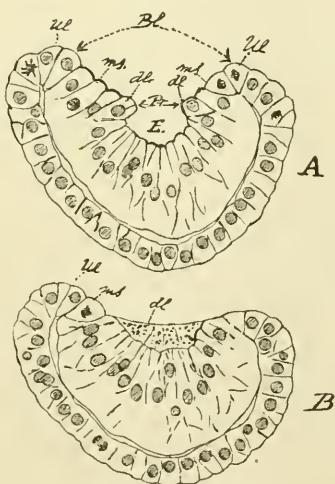
Ce premier stade pourra se définir sans peine, si nous nous reportons au développement normal de l'*Amphioxus*. Par la topographie du blastopore et de son contour postérieur, nos embryons *Mb* et *Mm* sont à ranger à côté de ceux qui ont fourni à CERFONTAINE ses figs. 13 à 16, Pl. 18: l'orifice d'invagination s'est étendu vers l'arrière aussi loin qu'il était destiné à le faire, mais le processus s'est arrêté là; aucun relèvement du bord postérieur de l'orifice vers la face dorsale n'a commencé à se produire et il n'y a pas lieu de parler encore de l'édition d'une paroi postérieure de l'embryon.

Quant à la structure de la lèvre postérieure, elle peut se résumer en employant les termes mêmes de CERFONTAINE: l'inflexion ectoblastique n'a pas encore atteint le niveau de la lèvre postéro-ventrale. Mais l'état tout à fait primitif de cette dernière, de cette «lèvre postérieure de gastrula» si l'on me passe l'expression, coexiste, chez nos embryons, avec un état avancé de différenciation organogénétique dans toute l'étendue du corps où la voûte archentérique est formée: deux paires de protosomites (*US¹*, *US²*) et des gouttières mésoblastiques (*ms*) nettement marquées à droite et à gauche de l'ébauche chordale (*Ch*), chez l'embryon *Mb* (fig. 12); cinq paires de protosomites chez l'embryon *Mm*.

La zone de transition qui relie ces deux régions du corps, antérieure normale et postérieure anormale, fournit des renseignements intéressants.

Je la décris d'après les coupes (figs. 3 A et B) d'un embryon

Mp dont le blastopore est fermé jusqu'à un niveau de la quatrième et dernière paire de protosomites, encore imparfaitement individualisée. Dans toute l'étendue où la voûte archentérique est déjà formée, les coupes offrent des images parfaitement normales (cf. HATSCHEK 17, figs. 86 à 91). Immédiatement en arrière du bord antérieur de l'orifice blastoporal, nous obtenons des figures semblables à notre fig. 17, Pl. 9 (sauf que le système nerveux est à peine ou point différencié). Puis, les versants de l'étage mésoblastique se déroulent et leur disposition rappelle celle des figs. 7 et 8 Pl. 9; mais en même temps qu'ils s'aplanissent, leur hauteur se réduit rapidement. Les «Darmlippen» latérales nous sont ici un point de repère précieux: ainsi que le plan de l'orifice prostomial qu'elles délimitent, elles conservent invariablement leur niveau horizontal, parallèle à l'axe longitudinal de l'embryon. Ventralement, la capacité et la profondeur de la cavité entérique diminuent progressivement; dorsalement, l'étendue verticale des versants mésoblastiques décroît rapidement et le plan de l'orifice blastoporal tend à rejoindre le plan de l'orifice prostomial. Nous arrivons ainsi, chez notre embryon *Mp*, aux dispositions représentées par la fig. 3 A ci-contre. La saillie des «Darmlippen» (*dl*) est toujours nettement reconnaissable; au dessus d'elles, les deux versants de l'étage dorsal ne consistent plus qu'en deux zones cellulaires (*ms*) assez étroites (surtout à droite de la figure) interposées entre l'orifice blastoporal (*Bl*) et l'orifice prostomial (*Pr*). Nous trouvons ici le reste, ou, pour interpréter les faits dans leur sens véritable, la première ébauche des lèvres blastoporales latérales qui commencent à s'édifier au dessus du plan prostomial. On notera l'absence de mitoses dans les «Darmlippen» et dans l'hypoblaste, et leur présence, au contraire, tant

Fig. 3. Embryo *Mp*.

¹ Je comptais pouvoir illustrer les descriptions qui suivent à l'aide de reproductions par la méthode de BORN et pouvoir ménager en conséquence les figures lithographiées; les modèles de cire s'étant montrés imprévisibles au service que j'en attendais, je suppléerais à l'insuffisance des planches par quelques images réelles et quelques schémas intercalés dans le texte.

dans le biseau mésoblastique interne (*ms*) des jeunes lèvres blastoporales que dans leur revêtement ectoblastique externe: l'«infexion des cellules ectoblastiques» de CERFONTAINE est à l'œuvre.

Un peu plus en arrière (fig. 3 *B*), la cavité entérique achève de se combler et son plancher rejoint très rapidement, dans l'épaisseur même de la coupe, le niveau de l'orifice prostomial.

La coupe rase tangentiellelement le rebord postérieur de l'orifice d'invagination primitif, la lèvre gastruléenne non encore modifiée. De même, à droite de la figure, le plan de l'orifice prostomial coïncide encore avec le bord dorsal de la coupe et rien ne permet de soupçonner une différenciation commençante du mésoblaste, à la limite entre l'hypoblaste et le feuillet embryonnaire externe.

A gauche de la figure, on peut reconnaître une ébauche de mésoblaste et de lèvre blastoporale, dans la présence de deux cellules dont une en mitose: le divorce de l'orifice blastoporal et de l'orifice prostomial y est déjà un fait accompli — ou, plus exactement, l'orifice blastoporal est ici en train de se former, comme une conséquence de l'édition de l'étage embryonnaire dorsal.

Le schéma *A* (fig. 6, pag. 512) résume les dispositions réalisées à l'extrémité caudale de cet embryon *Mp* et des deux embryons *Mb* et *Mm* dont il a été question plus haut. J'y superpose à une coupe sagittale de cette extrémité caudale un contour (de dimensions tout à fait arbitraires) de l'orifice prostomial (*Pr*) et de l'orifice blastoporal (*Bl*): l'extrémité postérieure des versants mésoblastiques tendus entre ces deux orifices est marquée par de larges hachures.

Nous interpréterons ces dispositions en disant: au niveau de l'extrémité tout à fait postérieure de l'orifice d'invagination, l'étage dorsal de l'embryon n'a pas encore commencé à s'ébaucher; il n'y existe, par conséquent, pas encore de lèvres blastoporales, celles-ci ne s'édifiant qu'à mesure et par suite du soulèvement des versants mésoblastiques au dessus du plan de l'orifice prostomial; enfin, l'orifice blastoporal n'a pas encore commencé à se distinguer de l'orifice prostomial ou plutôt, pour être plus exact, il n'existe pas encore; l'extrémité tout à fait postérieure de l'orifice d'invagination de nos embryons représente encore l'orifice prostomial primitif.

La toute première apparition de l'étage dorsal, mésoblastique, au niveau du rebord prostomial postérieur est difficile à saisir. Les coupes transversales et frontales atteignent ce bord tangentiellement; elles ne fournissent que des images rappelant la fig. 3 *B* et il n'est

pas possible, sur des coupes épaisses, comme les miennes, de $3\ \mu$, de se faire une idée précise de l'étendue antéro-postérieure du biseau oblique qui limite en arrière la gouttière hypoblastique, ni des premières modifications qu'il subit. Quant aux coupes sagittales, elles ne peuvent nous renseigner sur le point essentiel, sur les relations que contractent l'un avec l'autre les versants mésoblastiques droit et gauche lorsqu'ils atteignent en arrière le plan médian.

Les premiers stades où les faits deviennent observables avec une netteté satisfaisante me sont fournis par deux embryons, *Ml* et *Mo*. Je décrirai d'abord la disposition générale de leur extrémité postérieure, telle qu'elle résulte de la reconstitution de l'objet, pour examiner ensuite quelques coupes qui permettent d'interpréter les faits et leur genèse.

Au stade étudié précédemment, la concavité de l'enteron expirait doucement au niveau du bord prostomial postérieur; celui-ci, convexe d'avant en arrière et légèrement concave dans le sens transversal (fig. 3 *B*), établissait la transition entre l'hypoblaste intestinal et le feuillet cellulaire externe, ectoblastique, délimitant l'extrémité postérieure de l'embryon (Schéma *A*, fig. 6, pag. 512).

Au stade actuel, la circonférence postérieure de l'orifice prostomial est encadrée par un demi-anneau cellulaire plat, formant autour de cet orifice un demi-entonnoir extrêmement évasé. Toutes proportions gardées, c'est, en somme, déjà ce que nous présentait l'extrémité postérieure de l'étage dorsal de l'embryon *Ma* (Phot. 2, Pl. 8). Comme chez ce premier embryon, les versants mésoblastiques droit et gauche, redressés et verticaux à un niveau plus rostral, s'inclinent fortement en dehors avant de se rejoindre en arrière de l'orifice prostomial sur la ligne médiane. Mais ici, cette inclinaison étant beaucoup plus accusée — ou plus exactement, le redressement ne s'étant pas encore effectué — et les versants mésoblastiques ne présentant encore qu'un très-faible développement à leur extrémité postérieure, le demi-entonnoir mésoblastique de l'embryon *Ma* n'est encore représenté que par une zone en fer à cheval, assez large latéralement, étroite au niveau de sa courbe postérieure, et de moins en moins inclinée vers l'orifice qu'elle entoure.

Le bord externe de cette zone déprimée, le rebord blastoporal proprement dit, n'est nettement marqué qu'aussi loin vers l'arrière où il peut mériter le nom de lèvres latérales; la portion postérieure

de son trajet s'efface et la limite entre le plan oblique mésoblastique et l'ectoblaste ambiant est à peine indiquée.

Le bord de l'orifice prostomial dans cette région doit être examiné sur les coupes; disons simplement, pour compléter la description générale des embryons, que la «Darmlippe» postérieure constitue à présent soit une muraille à pic contre laquelle la cavité de l'enteron vient se terminer brusquement (embryon *Ml*), soit une crête transversale sous laquelle l'enteron forme un court et étroit cul-de-sac (embryon *Mo*). Mais ces dispositions doivent être étudiées de plus près. Les figures 4 *A*, *B*, *C* sont empruntées à mon embryon *Ml* (4 paires de protosomites; orifice blastoporal ouvert à partir de la 40^e coupe transversale de l'embryon, qui en a fourni 55).

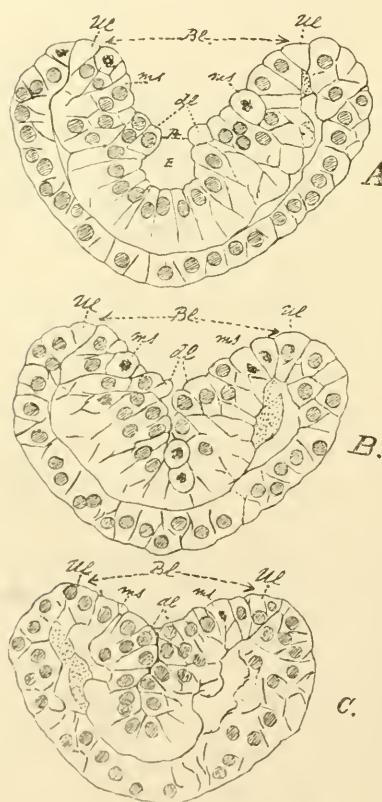


Fig. 4. Embryon *Ml*.

La coupe de la fig. 4 *A* (46^e coupe de l'embryon) passe immédiatement en avant du bord prostomial postérieur et du point où les «Darmlippen» latérales (*dl*) vont se rejoindre dans le plan médian. Il est inutile de la décrire; que l'on veuille bien la comparer à la fig. 3 *A* dans le texte (stade plus jeune, à versants mésoblastiques moins développés) et à la fig. 9 Pl. 9 (stade plus avancé sur lequel nous reviendrons tantôt).

La coupe de la fig. 4 *B* (48^e coupe) passe par ce que l'examen in toto de l'embryon sur un modèle de cire nous présenterait comme la «Darmlippe» postérieure. Mais nous constatons immédiatement que ce rebord transversal qui limite en arrière la cavité entérique n'est qu'une fausse apparence: les deux «Darmlippen» latérales de la figure *A* (*dl*) se sont, à ce niveau, simplement rapprochées du

plan médian sagittal, de façon à venir presque au contact l'une de l'autre; une étroite fissure médiane les sépare encore, et cette fissure s'enfonce jusqu'à une profondeur répondant au niveau qu'occupait

sur la figure précédente le planeher de l'enteron (marqué sur la coupe par une cellule à corps protoplasmique arrondi et à noyau en mitose). A droite et à gauche du débouché extérieur de cette fente prostomiale, s'étalent les deux versants mésoblastiques (*ms*) ; ils montent obliquement jusqu'aux bords latéraux de l'orifice blastoporal (*B*) et s'y continuent dans l'ectoblaste.

Sur la figure suivante (fig. 4 C, 50^e coupe) la fissure médiane est fermée ; les deux lèvres prostomiales se sont soudées, mais un système de limites intercellulaires très-nettes et la disposition des noyaux indiquent encore le trajet de cette «Naht» prostomiale. A droite et à gauche, les versants mésoblastiques sont près de disparaître. Le diamètre de la coupe diminuant rapidement, en raison de la proximité de l'extrémité postérieure de l'embryon, l'ectoblaste est coupé obliquement, ses noyaux perdent leur distribution régulière et ses limites cellulaires deviennent tout à fait indécises. La masse cellulaire centrale n'en apparaît que mieux isolée : le reste des deux bandes mésoblastiques, la «Naht» médiane et l'extrémité postérieure de l'hypoblaste y présentent dès à présent des relations topographiques que nous retrouverons, à peine modifiées, à des stades plus avancés (embryon *Ma*, fig. 10, Pl. 8).

Un pas encore vers l'extrémité postérieure de notre embryon (52^e et 53^e coupes, non figurées), l'hiatus blastoporal est clos, la dépression de l'étage dorsal est comblée, et l'ectoblaste se continue sans interruption sur toute la circonference de la coupe. La masse cellulaire centrale de la fig. 4 C se réduit à un gâteau de cellules tangentiellement coupé, représentant l'extrême rebord postérieur des bandes mésoblastiques et de la gouttière intestinale : c'est, encore une fois, ce que nous retrouverons chez l'embryon *Ma* (fig. 11, Pl. 9). La partie inoccupée de l'espace circonscrit par l'ectoblaste n'est que le dernier reste de la cavité de segmentation qui, comme on le sait, persiste au niveau de la lèvre blastoporale postérieure plus longtemps qu'ailleurs.

L'examen des coupes transversales de l'embryon *Mo* conduit aux mêmes conclusions quant au mode de formation de la lèvre prostomiale postérieure. Comme chez l'embryon précédent, elle naît du rapprochement en sens transversal et de la soudure sur la ligne médiane des «Darmlippen» latérales, à leur extrémité postérieure. Mais le processus est, ici (fig. 5), un peu plus avancé, en ce sens que la lèvre prostomiale postérieure s'est déjà un peu plus étendue vers l'avant, aux dépens de l'orifice prostomial : les «Darmlippen» latérales,

s'unissant l'une à l'autre au dessus de l'extrémité postérieure de la cavité entérique, lui forment une voûte et nous voyons apparaître, chez notre embryon *Mo*, un rudiment de cul-de-sac entérique postérieur (α).

Je ne figure qu'une coupe de cet embryon; il est facile de l'interpréter,

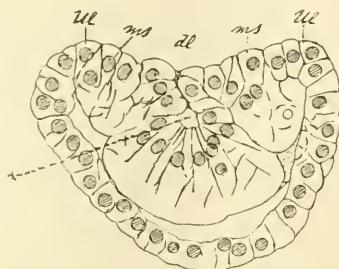


Fig. 5. Embryon *Mo*.

en la supposant intercalée entre les figs. 4 A et 4 B de l'embryon *Ml*, ou mieux encore, puisque le processus se propage d'arrière en avant, en la substituant à la coupe de la fig. 4 A. Il est difficile de décider sur la coupe de la fig. 5, si la fissure prostomiale qui s'enfonce entre les deux «Darmlippen» (*dl*) est encore une fente perméable. Sur la coupe suivante (non figurée) la fente est nettement devenue suture, suture prostomiale; les dispositions y correspondent parfaitement à celles de la fig. 4 C, sauf que les cellules hypoblastiques délimitent une étroite cavité, l'extrémité postérieure du cul-de-sac (α).

Plus en arrière, la suture s'efface et la lumière du cul-de-sac disparaît. La comparaison des divers embryons démontre que nous sommes, ici, en présence d'un processus s'accomplissant d'arrière en avant. Dans la région de nouvelle formation que laisse derrière elle la progression vers l'avant de la suture prostomiale et de la lèvre prostomiale postérieure, de nouvelles portions des versants mésoblastiques latéraux sont successivement amenées à s'affronter et à s'unir bord à bord dans le plan médian. La soudure progressive des «Darmlippen» latérales a donc pour effet d'accroître, à leur face dorsale, l'étendue antéro-postérieure de la portion du fer à cheval mésoblastique décrit plus haut, qui contourne en arrière l'orifice prostomial; parallèlement, cette même soudure des «Darmlippen» a pour effet d'accroître d'autant, à leur face ventrale, l'étendue antéro-postérieure du cul-de-sac entérique postérieur.

Mais à ce moment intervient un phénomène nouveau, qui, s'il complique un peu l'observation des stades ultérieurs, fournit la clef de leur interprétation. En même temps que la lèvre prostomiale postérieure se forme et s'étend vers l'avant comme nous venons de le dire, ses deux feuillets, dorsal et ventral, mésoblastique et hypoblastique, se séparent; le processus est exactement le même que

celui par lequel les lames neurale et chordale se séparent, après que leurs demi-ébauches latérales se sont unies au niveau de la suture blastoporale dorsale.

Ces deux phénomènes, formation de la suture prostomiale et dédoublement de la lèvre prostomiale postérieure, ne peuvent, naturellement, s'observer simultanément chez le même embryon. Leur collaboration dans l'édition des deux étages, dorsal et ventral de l'extrémité postérieure du corps — je fais provisoirement abstraction de l'accroissement de l'embryon au niveau de cette même extrémité postérieure — ne peut que se déduire de la comparaison d'une série de cas.

Chez certains embryons, la séparation des deux feuillets, hypoblaste et mésoblaste, de la lèvre prostomiale postérieure n'est pas encore ébauchée, à un moment où cette lèvre s'est déjà suffisamment étendue vers l'avant pour que le cul-de-sac entérique et l'entonnoir mésoblastique présentent des dimensions notables. C'est le cas, par exemple, de mon embryon *Ma* (Phot. 2, Pl. 8, figs. et 9 à 11, Pl. 9). Chez lui, la suture prostomiale a complètement disparu; hypoblaste et mésoblaste se confondent, au niveau du plan de soudure des anciennes «Darmlippen» latérales, en un épais septum cellulaire médian (fig. 10, Pl. 9) dans lequel ne se montre aucune trace d'une répartition des éléments histologiques en deux étages.

L'extrême opposé nous est offert par des embryons, jeunes et par ailleurs peu anormaux, chez lesquels la subdivision de la cavité embryonnaire à son extrémité caudale s'accompagne d'un dédoublement de la lèvre prostomiale postérieure assez précoce et assez rapide pour que la genèse de cette lèvre aux dépens de deux ébauches latérales ne soit plus reconnaissable. Tel est le cas, par exemple, de mon embryon *Mc* (figs. 18 à 20, Pl. 9: embryon pourvu de 2 paires de protosomites).

La coupe de la fig. 18 correspond à celles de la fig. 4A dans le texte (embryon *Ml*) et de la fig. 9, Pl. 9 (embryon *Ma*) et traverse l'orifice prostomial immédiatement en avant de son extrémité postérieure.

La coupe de la fig. 19 intéresse le bord antérieur de la lèvre prostomiale postérieure (*dl*); ce bord ne consiste qu'en une simple rangée de cellules, interposée entre le cul-de-sac ventral (*a*) et l'étage dorsal de l'embryon; aussi est-il impossible de reconnaître dans ce bord les processus dont il est le résultat et que nous montrions si clairement les figures dans le texte 4B (embryon *Ml*) et 5 (embryon *Mo*). Nous nous trouvons à son sujet dans les mêmes conditions

d'analyse défavorables que réalise la formation de la voûte archentérique chez les embryons d'*Amphioxus* à développement normal: le phénomène s'accomplissant, pour ainsi dire, cellule par cellule, la «Nahtbildung» est effacée et nous n'avons plus sous les yeux que l'extension progressive d'un repli cellulaire transversal, en apparence homogène.

Au niveau même de ce bord antérieur (fig. 19), les cellules appartenant à l'étage mésoblastique et au cul-de-sac hypoblastique s'orientent déjà pour préparer le dédoublement de la lèvre prostomiale postérieure en ses deux feuillets. Immédiatement en arrière (fig. 20), ce dédoublement est un fait accompli.

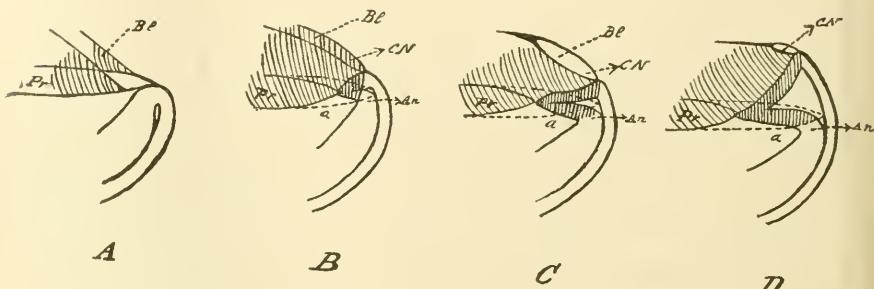


Fig. 6.

Les dispositions que cet embryon *Mc* présente à son extrémité postérieure sont résumées dans le schéma *C*, fig. 6 ci-dessus. Si l'on n'y considère que l'étendue sagittale de la lèvre prostomiale postérieure, du cul-de-sac entérique et de l'entonnoir mésoblastique caudal, ce schéma pourrait aussi bien s'appliquer à l'embryon *Ma*.

Mais le dédoublement de la lèvre postérieure et la séparation de ses deux feuillets sont des acquisitions nouvelles de l'embryon *Mc*. Il ne reste plus qu'un pas à faire, pour le conduire aux dispositions, pour ainsi dire définitives, décrites au commencement de ce chapitre chez l'embryon *D* (schéma *D*). Le mécanisme de ce dernier acte de l'édification de la paroi postérieure du corps est extrêmement simple et ne réclame l'intervention d'aucun processus nouveau: il n'est que la suite naturelle et la propagation à l'extrémité caudale de l'embryon, de processus qui nous sont déjà connus.

On remarquera, chez l'embryon *Mc* (figs. 18 à 20, Pl. 9) le redressement transversal, très marqué, des versants mésoblastiques à leur extrémité postérieure, au niveau de la lèvre prostomiale et de l'entonnoir caudal, et l'on comparera leur direction, verticale ou presque

verticale, avec l'obliquité que présentent ces versants dans la même région chez l'embryon *Ma* (Phot. 2, Pl. 8 et fig. 9, Pl. 9).

Or, l'embryon *Ma* présente, comme nous l'avons vu, un cas extrême d'asyntaxie blastoporale; la notogenèse s'est, chez lui, arrêtée à l'édification des versants mésoblastiques latéraux; à l'extrémité caudale, où ce développement du mésoblaste se fait en dernier lieu et présente, par suite des phénomènes que nous étudions, des complications majeures, le redressement des versants mésoblastiques est encore très-peu accusé: d'où la forme très-évasée et la faible concavité de la zone mésoblastique caudale.

Chez l'embryon *Mc*, au contraire, l'asyntaxie blastoporale est peu prononcée; la congrescence des lèvres blastoporales s'est effectuée jusqu'à une très courte distance en avant de la coupe et de la fig. 18 et l'incurvation de ces lèvres vers le plan médian, prélude de leur soudure, est déjà visible sur la fig. 18; aussi, le redressement en sens transversal des versants mésoblastiques s'étend-il jusqu'à leur extrémité la plus reculée, c'est-à-dire jusqu'à la lèvre postérieure du blastopore. La reconstitution de la série des coupes montre que ce rebord postérieur occupe déjà un niveau notablement plus élevé, plus dorsal, que les «Darmlippen» latérales (fig. 18, *dl*) et que le bord libre de la lèvre prostomiale postérieure (fig. 19).

Le relèvement de la lèvre blastoporale postérieure peut être considéré comme à peu près terminé chez l'embryon *Mc*. Les déplacements topographiques qu'implique ce relèvement dans le plan sagittal sont en somme peu considérables: on peut s'en convaincre par l'examen d'un embryon comme notre embryon *Mb* (fig. 12, Pl. 9). Chez cet embryon *Mb*, il n'y a encore, comme nous l'avons dit, aucune ébauche de lèvre prostomiale postérieure: il nous offre un cas d'asyntaxie prostomiale totale. Mais d'autre part, la congrescence dorsale s'est, chez lui, effectuée dans toute la longueur des versants mésoblastiques à mesure de leur formation. La voûte embryonnaire qui en résulte atteint, à peu de chose près, chez l'embryon *Mb*, l'étendue antéro-postérieure qu'elle présenterait chez un embryon normal pourvu de deux paires de protosomites, chez lequel elle limiterait par son bord postérieur l'orifice neurentérique. Si l'on veut bien supposer, chez l'embryon *Mb*, la formation d'une lèvre prostomiale postérieure, dominant de toute son épaisseur le bord postéro-ventral de l'orifice, avec les dimensions relatives qu'elle présente chez les embryons *Ma* ou *Mc*, Pl. 9 et schéma C, fig. 6, on se rendra compte immédiatement qu'il suffit d'un faible relèvement du

feuillet dorsal de cette lèvre, pour réduire à son diamètre définitif le reste de l'orifice blastoporal devenu orifice neurentérique.

La comparaison des diverses anomalies présentées par nos embryons (asyntaxie blastoporale totale, embryon *Ma*; asyntaxie prostomiale totale, embryon *Mb*), de leurs divers degrés et de leurs combinaisons, m'aide à comprendre comme suit le relèvement final de la lèvre blastoporale postérieure.

Lorsque la concrecence s'est étendue d'avant en arrière sur la ligne médio-dorsale, de façon à ne plus ménager que l'extrémité postérieure de l'orifice blastoporal, la voûte embryonnaire en arrive à délimiter par son bord postérieur le pourtour antérieur du futur orifice neurentérique. A ce moment, le redressement en sens transversal des versants mésoblastiques qui accompagne la concrecence se propage jusqu'à l'extrémité de ces versants, c'est-à-dire jusqu'aux parois de l'entonnoir mésoblastique caudal. De là, réduction du diamètre transversal de l'orifice blastoporal; et de là, enfin, redressement dans le plan médian de la ligne antéro-postérieure suivant laquelle les versants mésoblastiques sont unis par suture prostomiale.

Le relèvement de la lèvre blastoporale postérieure ne s'effectue donc qu'en apparence de bas en haut et d'arrière en avant: en réalité, il est le résultat d'un double redressement de dehors en dedans.

Résumé et conclusions.

1. La différenciation du mésoblaste et l'édification des versants mésoblastiques — qui s'effectuent progressivement d'avant en arrière — ont pour effet de superposer à l'étage ventral, hypoblastique, de l'embryon et à son orifice (orifice prostomial) un étage dorsal s'ouvrant à l'extérieur par un orifice nouveau, l'orifice blastoporal.

2. Ce n'est qu'au moment où la différenciation des bandes mésoblastiques droite et gauche a atteint l'extrémité postérieure de l'orifice prostomial et où leurs extrémités se rejoignent en arrière dans le plan médian, que le blastopore est achevé et que le divorce entre l'orifice blastoporal et l'orifice prostomial est accompli.

Il est à remarquer que, au cours de l'ontogenèse normale de l'*Amphioxus*, le blastopore ne se présente jamais à nous dans son état d'extension complète, ni ses lèvres avec leur constitution définitive: en effet, l'orifice blastoporal n'existe pas encore à l'extrémité caudale, alors qu'il est déjà clos à son extrémité rostrale; d'autre

part, l'inflexion des petites cellules ectoblastiques, si bien décrite par CERFONTAINE, continue à se produire le long des bords latéraux de l'orifice jusqu'à ce que ceux-ci soient englobés dans la «voûte archentérique».

Et il est à remarquer aussi qu'à aucun moment du développement, nous n'avons sous les yeux une forme embryonnaire dont l'«orifice d'invagination» réponde à l'orifice prostomial: l'enfoncement de la plaque de cellules hypoblastiques sous le niveau de la paroi blastuléenne s'accompagne dès son début, du moins dans sa partie antérieure, des proliférations et des migrations cellulaires par lesquelles s'ébauchent l'étage dorsal et les lèvres blastoporales. En outre, ce n'est que progressivement, en même temps qu'elle descend au plancher d'une cavité embryonnaire avec laquelle elle n'a rien à voir, que cette plaque hypoblastique s'incurve pour délimiter une cavité propre (*enteron*) pourvue d'un bord et d'un orifice propres.

Une définition précise de ces deux formations, blastopore et prostome, orifice blastoporal et orifice prostomial est importante; mais elle ne peut résulter que de l'examen de cas d'asyntaxie totale, soit blastoporaire (*embryon Ma*) soit prostomiale (*embryons Mb, Mm, Mp*), où ces organes embryonnaires se présentent à leur état complet.

L'orifice prostomial est délimité par les lèvres prostomiales latérales («Darmlippen») au niveau desquelles l'hypoblaste de l'étage ventral de l'embryon se continue dans le mésoblaste de l'étage dorsal. L'orifice blastoporal est délimité par le bord libre des lèvres blastoporales latérales, au niveau desquelles le mésoblaste se refléchit dans l'ectoblaste (comprenant les demi-ébauches chordales). Les deux orifices s'étendent, en sens transversal, à toute la largeur de leur étage respectif, auquel ils tiennent lieu de voûte. Leur extrémité antérieure répond à l'encoche d'invagination primitive ou à son niveau¹; leur extrémité postérieure sera définie ultérieurement par les phénomènes d'organogenèse dont elle est le siège: disons dès à présent que l'extrémité postérieure de l'orifice blastoporal devient le canal

¹ J'ai indiqué plus haut les réserves à faire quant à la nature morphologique de la lèvre «blastoporaire» antérieure. Nous devons donc laisser en suspens la question de l'extrémité rostrale des deux orifices, prostomial et blastoporal. Si l'encoche d'invagination primitive est morphologiquement prostomiale et la lèvre antérieure qui en résulte prostomiale, le blastopore proprement dit ne consisterait qu'en deux lèvres latérales.

neurentérique et que l'extrémité postérieure de l'orifice prostomial devient l'anus.

3. Le fait que les extrémités droites et gauches des bandes mésoblastiques et des lèvres blastoporales latérales se rejoignent sur la ligne médiane, dès leur apparition, en formant demi-cercle derrière l'orifice prostomial, résulte de la fermeture de ce dernier à leur niveau.

L'orifice prostomial se ferme à son extrémité postérieure, d'arrière en avant, par rapprochement puis par soudure des lèvres prostomiales latérales. De ce processus naît un rebord transversal que j'ai appelé «lèvre prostomiale postérieure»; sa formation et son extension progressive vers l'avant permettent d'observer tous les détails caractéristiques de l'union par suture de deux lèvres cellulaires, tels que nous les avons vus se succéder sur la ligne médioborsale lors de la concrétion des lèvres blastoporales: fissure prostomiale et, dans les cas favorables, «Naht» prostomiale, puis régularisation de la cloison néoformée et son dédoublement en deux feuillets. A ce dernier point de vue, cette lèvre postérieure est, naturellement, constituée comme les lèvres prostomiales latérales: son feuillet dorsal est mésoblastique, le ventral hypoblastique et ils se réfléchissent l'un dans l'autre au niveau de son bord antérieur libre.

En raison de leur genèse, ces deux feuillets sont virtuellement coupés en deux moitiés symétriques par la suture prostomiale, depuis leur extrémité postérieure première formée, jusqu'au bord antérieur de la lèvre en voie d'extension.

4. La lèvre prostomiale postérieure, sitôt ébauchée, détermine avec les lèvres latérales un niveau morphologiquement fixe et constant chez tous nos embryons, depuis ceux qui répondent au schéma *B*, fig. 6 dans le texte (pag. 512) jusqu'à l'embryon *D* et au schéma *D*. Ce plan prostomial sépare à leur extrémité postérieure les deux étages embryonnaires dorsal et ventral; dès qu'il est constitué, ces deux étages deviennent complètement indépendants l'un de l'autre et leur destinée ultérieure peut être étudiée séparément.

5. Le feuillet ventral, hypoblastique de notre cloison prostomiale surplombe l'extrémité postérieure de l'étage entérique de l'embryon et lui fournit une voûte, la transformant en un cul-de-sac, le cul-de-sac entérique postérieur de nos descriptions. La longueur de ce cul-de-sac s'accroît en raison de l'accroissement vers l'avant de sa voûte; les schémas de la fig. 6 résument son développement depuis sa première ébauche chez mes embryons *Mo*, *Ml*, jusqu'au canal dans lequel nous avons reconnu, chez l'embryon *D*,

l'intestin anal des Amphibiens. Ils rendent compte, en outre, du fait que l'extrémité postérieure, le fond du cul-de-sac répond inva-riablement au point où la lèvre prostomiale postérieure s'est formée et où l'orifice prostomial s'est clos en premier lieu, de sorte que le fond de l'intestin anal de l'embryon *D* et le point où se perforera ultérieurement l'anus représentent l'extrémité posté-rieure de la suture prostomiale et l'extrémité posté-rieure de l'orifice prostomial.

Si l'anus de l'*Amphioxus* ne s'ouvre qu'à une période tardive de l'ontogenèse¹, il n'est pas plus, pour cela, une «néoformation» qu'il n'en est une chez les Amphibiens où (chez la grenouille par exemple) les observateurs nous montrent la partie anale de l'«Ur-mund» commençant par se fermer et l'anus définitif ne réapparaissant que secondairement par perforation de la membrane anale. On admet cependant, très-légitimement, que «le développement de l'anus est, chez tous les Vertébrés, lié à la différenciation du blastopore» et que «l'anus représente le dernier reste du blastopore²»; abstraction faite de la nature «blastoporale» de l'anus des Vertébrés, question d'interprétation sur laquelle je reviendrai plus loin, je crois aussi légitime de conclure à la nature prostomiale (mais non blastoporale!) de l'anus de l'*Amphioxus*.

6. L'étage embryonnaire ventral ne joue aucun rôle dans le «relèvement de la lèvre postéro-ventrale de l'embryon» connu depuis les travaux de LWOFF; ce relèvement et la «formation de la paroi postérieure de l'embryon» qui en résulte sont exclusivement le fait de l'étage dorsal. Ils conduisent à l'édition de la queue et du canal neurentérique, grâce à la collaboration de deux ordres de processus, les premiers prostomiaux, les derniers blastoporaux, que je crois nécessaire de distinguer nettement.

7. L'apparition de la lèvre prostomiale postérieure a pour effet la réunion des bandes mésoblastiques droite et gauche à leur extrémité postérieure. A mesure que la soudure des lèvres latérales progresse vers l'avant, de nouvelles portions des versants mésoblastiques viennent s'unir bord à bord sur la ligne médiane: ainsi

¹ Et à gauche de la ligne médiane, ce qui importe peu.

² MAURER 33. De la généralité du fait chez les Vertébrés, l'auteur déduit qu'il en doit être de même chez l'*Amphioxus*: «Aus dem hintersten Theil des Blastoporus geht der After hervor, unmittelbar davor bildet sich die Schwanzknospe» (pag. 210). GOETTE avait déjà, de même, étendu à l'*Amphioxus* ses conclusions tirées de l'étude de *Petromyzon* et des Amphibiens (14, pag. 48).

s'accroît l'étendue antéro-postérieure de la zone mésoblastique siégeant derrière l'orifice prostomial. Cet accroissement se traduit par une distance de plus en plus grande entre le bord postérieur de l'orifice prostomial et le bord postérieur de l'orifice blastoporal. Il n'est pas du à ce que ce dernier recule vers le pôle postérieur de l'embryon en envahissant l'ectoblaste, mais à ce que le bord prostomial avance en empiétant sur l'orifice prostomial. Il faut toutefois noter, pour se rendre exactement compte des faits, qu'à l'extension vers l'avant de la lèvre prostomiale postérieure se combine un mouvement général vers l'arrière résultant de l'accroissement en longueur de l'embryon. Dans quelle mesure ces deux mouvements se compensent-ils quant à la position topographique du bord de l'orifice prostomial et s'additionnent-ils pour agrandir l'entonnoir mésoblastique caudal, je ne puis le dire. Cet accroissement de l'embryon, très-précoce, doit vraisemblablement influer sur les processus que nous étudions ici et sur ceux qu'il nous reste à examiner, mais il ne peut en altérer le sens ni en contrarier l'interprétation.

8. Ces phénomènes ne font que *a)* réunir derrière l'orifice prostomial le matériel mésoblastique destiné à l'édition de la queue et *b)* l'isoler vis-à-vis de l'hypoblaste par suite du dédoublement de la lèvre prostomiale en ses deux feuillets. Ils se déroulent exclusivement dans le domaine prostomial et toute participation du blastopore en est exclue ab initio.

Mais l'agencement définitif de ce matériel dépend, au contraire, des modifications que subit le blastopore par le fait de la notogenèse, ou, plus exactement, par le fait de ce que j'appellerai plus tard la seconde phase de la notogenèse chez mes embryons, c'est-à-dire de la concrétion des lèvres blastoporales dorsales.

J'ai résumé déjà, pag. 514, les conclusions auxquelles la comparaison de différentes formes et de différents degrés d'asyntaxie me conduisent à ce sujet. Nous pouvons schématiquement nous représenter les faits tels qu'ils se déroulent dans le plan sagittal médian, en disant que le feuillet dorsal de la lèvre prostomiale postérieure se redresse en bloc en tournant comme un volet sur le bord antérieur de cette lèvre et se rapproche de la verticale pour former la paroi caudale du corps de l'embryon; son bord postérieur — bord postérieur de l'orifice blastoporal — devient le bord postérieur de l'orifice neurentérique.

9. Je ne vois intervenir, dans ce processus final, aucune soudure des lèvres blastoporales latérales et aucune occlusion, si limitée

soit-elle, de l'orifice blastoporal à son extrémité postérieure. Il n'existe pas, en arrière de l'orifice neurentérique, de suture blastoporale, comparable à celle qui naît par concrecence en avant de cet orifice.

Cela ne veut pas dire, toutefois, que l'ébauche mésoblastique caudale soit d'origine impaire et médiane! Nous l'avons vue naître aux dépens de l'extrémité postérieure des bandes mésoblastiques droite et gauche et nous savons qu'une «Naht», réelle d'abord, virtuelle ensuite, coupe le mésoblaste caudal en deux moitiés symétriques, depuis l'orifice neurentérique jusqu'au bord libre de la lèvre prostomiale postérieure, où elle se continue dans la «Naht» coupant la voûte du cul-de-sac anal sur la ligne médiane jusqu'au niveau du futur anus.

Une ligne suturale continue, mésoblastique dans sa portion dorsale, hypoblastique dans sa portion ventrale, s'étend, chez mes embryons, depuis le canal neurentérique jusqu'à l'anus.

Mais cette ligne suturale ano-neurentérique est prostomiale et non blastoporale.

Cette thèse peut, à première vue, paraître assez aventureuse, si l'on songe que les auteurs sont d'accord pour considérer comme blastoporale¹, chez les Amphibiens et le *Petromyzon*, la suture, constatable au cours de l'ontogenèse normale et démontrée par les cas tératologiques, grâce à laquelle les demi-ébauches caudales s'unissent sur la ligne médiane et séparent l'anus du canal neurentérique.

Les données objectives que m'a fournies l'examen de mes embryons d'*Amphioxus* s'accordent parfaitement avec les faits établis par GOETTE, v. ERLANGER, O. HERTWIG, etc. Il s'agit seulement ici d'interpréter ces faits dans leur sens morphologique, et la distinction que je tente d'établir me paraît importante pour la définition exacte des processus qui conduisent la gastrulation de l'*Amphioxus* à une embryogenèse de Chordé. Aussi est-il besoin de la justifier.

¹ GOETTE dit «prostomiale»; il est à peine nécessaire de mettre en garde contre la confusion qui pourrait résulter de ce que j'ai adopté les termes de *prostome*, orifice prostomial, suture prostomiale pour désigner les formations présumées communes à l'*Amphioxus* et à la «*Helminthula*» afin de les opposer aux formations présumées propres aux Chordés et liées au mode d'édification du mésoblaste: *blastopore*, orifice *blastoporal*, suture *blastoporale*.

Le procédé anormal par lequel s'effectue, chez mes embryons, l'occlusion de l'orifice prostomial à son extrémité postérieure (soudure des lèvres prostomiales latérales) nous indique la signification du processus: cette occlusion n'est qu'un avant-coureur précoce de la fermeture qui s'accomplira plus tard dans toute la longueur de l'embryon, lorsque les «Darmlippen» latérales s'uniront sous la chorde¹ pour isoler définitivement le tube intestinal. La lèvre prostomiale postérieure et la «Naht» médiane résultant du mode de formation de cette lèvre sont morphologiquement, malgré leur caractère actuel de malformations, une portion de la cloison et de la «Naht» prostomiales qui s'étendront plus tard de l'extrémité rostrale de l'embryon à son extrémité postérieure.

Lorsque la lèvre prostomiale postérieure se dédouble en ses deux feuillets, mésoblastique et hypoblastique, sa «Naht» médiane se dédouble: et la double ligne suturale qui résulte de ce processus sera prostomiale au même titre que la «Naht» médiane, comme les «Darmlippen» latérales dont la soudure lui a donné naissance et comme l'orifice dont elle trahit la fermeture.

10. Nous voyons donc, chez nos embryons, lorsque le feillet dorsal de la lèvre prostomiale postérieure se redresse, une lame cellulaire née par suture prostomiale prendre la place de l'extrémité postérieure de l'orifice blastoporal et refouler ce qui reste de cet orifice à la face dorsale de l'embryon.

Le facteur essentiel de ce redressement est, chez mes embryons l'achèvement de la notogenèse. Ceci nous indique la première raison d'être tératologique de leur lèvre prostomiale postérieure: la formation de cette lèvre résulte du fait qu'une pause anormale sépare la différenciation du matériel mésoblastique caudal de sa mise en œuvre organogénétique; la lèvre prostomiale postérieure est un produit de l'asyntaxie blastoporaire.

Normalement, il se combine à l'achèvement de la notogenèse un accroissement en longueur de l'embryon, particulièrement actif à son extrémité caudale: à mesure que cette extrémité s'édifie, la queue s'allonge. Chez mes embryons, le retard subi par ces derniers phénomènes concourt à l'établissement de la malformation: le matériel des ébauches caudales s'accumule sur place, inemployé.

¹ Qui ne leur fournit aucun élément de renforcement: LWOFF, CERFON-TAINE, mes propres observations, contre HATSCHEK.

Lorsque le dos de l'embryon s'édifie régulièrement en un acte, sans halte entre ses étapes et lorsque la queue se développe en temps normal, le matériel mésoblastique qui se différencie au pourtour postérieur de l'orifice prostomial est, à mesure de sa formation, employé à surélever la paroi postérieure du corps et à allonger l'ébauche caudale. Alors, toute manifestation tératologique: — «Darmlippen» préoces et saillantes — étage dorsal spacieux formant une cavité particulière — lèvre prostomiale postérieure — cul-de-sac anal, etc. — disparaît; mais en même temps s'effacent tout indice d'une origine paire et symétrique de l'ébauche caudale et toute trace de suture ano-neurentérique: on n'a plus sous les yeux que les dispositions, d'une simplicité telle qu'elles échappent à l'analyse, réalisées chez l'embryon normal. Le développement asyntaxique nous fournit, de tous ces processus, un commentaire en marge plus lisible et plus explicite que le texte sténographique de l'ontogenèse régalière.

Cette comparaison avec l'embryon normal nous amène à nous poser une question. Chez ce dernier, étant donné le mode de formation de la paroi caudale par simple exhaussement de la lèvre blastoporale postérieure, la suture virtuelle que nous devons supposer s'étendre de l'emplacement du futur anus au canal neurentérique coupera dans le plan médian l'épiblaste. Or je n'ai tenu aucun compte de l'épiblaste dans la description des processus chez mes embryons asyntaxiques; j'admettais implicitement qu'il s'étend progressivement pour suivre dans son mouvement d'ascension le bord postérieur de l'orifice blastoporal.

Comment se fait cette extension? implique-t-elle une suture médiane? Je n'ai pu trouver aucune trace d'une telle suture, bien que je l'aie cherchée avec d'autant plus d'attention que je ne concevais pas, au début de ces recherches, une origine paire des ébauches caudales et une origine «blastopore» de l'anus, sans l'«Afterrinne» ectodermique des *spina bifida* de O. HERTWIG. La suture ano-neurentérique observable chez mes embryons asyntaxiques est sous-épiblastique; l'épiblaste ne se relevant, chez eux, que lorsque le feuillet dorsal de la lèvre prostomiale postérieure se déploie, et suivant un trajet aussi direct que chez l'embryon normal, il est naturel que la suture médiane épiblastique échappe à l'observation comme chez ce dernier. La formation de la queue aux dépens de deux bourgeons mésoblastiques, droit et gauche, unis par une suture prostomiale, qui refoulent le reste perméable du blastopore à l'extrémité la plus reculée de la face dorsale du corps (et ultérieurement reportent le

canal neurentérique à l'extrémité de la queue) n'en est pas moins claire.

11. C'est le moment d'insister sur l'opposition entre cette interprétation des faits et l'interprétation de GOETTE (13, 15), ne fut-ce que pour prévenir le malentendu qui pourrait résulter de ma terminologie. GOERTE conclut: «So bezeichnet also das Prostoma und seine Naht bei allen Chordaten nur das Hinterende ihrer dorsalen Neuralseite und der gegenüberliegenden Bauchseite» (13 II pag. 194). Ce qu'il considère comme le «Prostoma» de l'*Amphioxus* et que son examen des figures de HATSCHEK le conduit à opposer à la face neurale («Medullarplatte») n'est, pour moi, que la portion du blastopore qui ne se ferme pas d'avant en arrière par concrecence des lèvres blastoporales, mais dont la fermeture est due à l'édification de la paroi caudale de l'embryon. Sa «Prostomanaht», au contraire, est ma suture prostomiale ano-neurentérique; mais je ne considère celle-ci que comme la portion postérieure de la longue suture prostomiale s'étendant de l'extrémité rostrale à l'extrémité ano-caudale de l'embryon, qui isole le tube intestinal et ne lui ménage plus de communication avec l'extérieur qu'au niveau de l'extrémité la plus reculée de l'orifice prostomial, là où apparaît l'anus.

L'orifice blastoporal se ferme réellement, comme chez l'Amphibien, depuis la lèvre blastoporale antérieure (encoche d'invagination primitive) jusqu'à l'anus; mais le système de sutures médianes qui prend sa place n'est pas homogène: 1) de l'extrémité rostrale au canal neurentérique, cette suture est blastoporaire, en relation avec la notogenèse, c'est-à-dire avec le mode de différenciation et d'édition du mésoblaste propre aux Chordés; 2) du canal neurentérique à l'anus, cette suture est, par son origine, prostomiale et gastruléenne; mais les caractères qu'elle présente chez l'embryon d'*Amphioxus* sont un contre-coup de l'intervention d'un facteur nouveau: la formation de la queue¹.

Supposons que la queue ne se forme pas: la cloison prostomiale ne se déploiera pas, à son extrémité caudale, en deux feuillets divergents. Orifice anal et orifice neurentérique, séparés par la double lame cellulaire de la cloison en question demeureront voisins. Le tube intestinal, isolé par sa suture prostomiale dorsale, s'ouvrira à

¹ «Wir haben somit am Urmundrande einen größeren neuralen und einen kleineren, nicht neuralen Abschnitt zu unterscheiden, was für die weitere Entwicklung sehr wichtig ist.» (O. HERTWIG, 19 pag. 452.)

l'extérieur à son extrémité postérieure par l'anus et communiquera probablement avec l'extérieur à son extrémité rostrale, au niveau de l'encoche d'invagination primitive, par l'intermédiaire des éléments cellulaires ectoblastiques du «vordere Darmdivertikel», entre les extrémités rostrales des bandes mésoblastiques droite et gauche. L'étage mésoblastique, isolé par les deux sutures, dorsale (blastoporale) et ventrale (prostomiale), consistera en deux cylindres latéraux (creux ou plats, segmentés ou non), se réunissant en arrière dans le plan médian au niveau de l'orifice neurentérique. Enfin les demi-ébauches neurales, séparées de leurs connexions primitives avec les lèvres prostomiales par le mode de genèse du mésoblaste, intercalé entre l'hypo- et l'épiblaste, opéreront leur union sur la ligne médio-dorsale par le fait d'un processus qui leur est étranger, par le fait de la notogenèse.

Si fantaisiste que soit cette image d'un embryon acaude d'*Amphioxus*, c'est sous cette forme que je me représente le mieux une «*Helminthula*» de Chordé. Si on la compare à l'interprétation de KOPSCHE (29), elle a l'avantage de tenir compte de la conerescence et de distinguer nettement l'anus (prostomial et vraisemblablement homologue chez tous les Métazoaires) du canal neurentérique (blastoporal et spécial aux Chordés¹).

C. Sur la gastrulation et le mésoblaste de l'*Amphioxus*.

Il ne peut, naturellement, être question d'esquisser ici une vue générale, même toute provisoire, de l'embryogenèse de l'*Amphioxus*; je me propose simplement de collationner sous une forme qui en rende facile la critique ou la comparaison, quelques faits et quelques aperçus qui n'ont été notés qu'incidemment au cours des pages précédentes.

1. Dans la région caudale de mes embryons asyntaxiques, une ligne de démarcation très-nette sépare, de façon extrêmement précoce, l'hypoblaste intestinal des ébauches mésoblastiques latérales. Dès l'instant où l'étage dorsal mésoblastique de l'embryon commence à s'édifier au dessus du plan de l'orifice prostomial, les «Darmlippen» latérales font leur apparition au bord de cet orifice: elles établissent, dès le début, une frontière définitive entre les deux étages de l'embryon.

¹ Ce n'est pas l'avis de KOPSCHE; pour lui «im Canalis neurenertericus der After des Anneliden enthalten ist» (29 pag. 69).

D'autre part, je ne constate, tandis que les bandes mésoblastiques droite et gauche se différencient et prennent place dans l'endoblaste¹ de l'embryon, au dessus du plan des «Darmlippen» et de l'orifice prostomial, aucune mitose dans l'hypoblaste qui siège en dessous de ce plan. A part les quelques figures karyokinétiques que l'on doit s'attendre à y trouver, étant donné l'accroissement de l'embryon dans toutes ses parties², l'hypoblaste est au repos; il ne présente aucun signe de la prolifération cellulaire qui s'y manifesterait s'il collaborait à l'édition de l'étage embryonnaire dorsal. Gouttière intestinale et versants mésoblastiques de l'embryon sont des formations indépendantes qui ne se doivent rien l'une à l'autre.

Enfin, dans cette même région, la différenciation du mésoblaste et l'apparition des versants mésoblastiques dans l'endoblaste s'accompagnent d'une active prolifération cellulaire, tant dans l'ourlet mésoblastique néoformé, qu'au bord libre des jeunes lèvres blastoporesales en train de s'élever au dessus du plan prostomial et que dans la zone ectoblastique circumvoisine.

Les conclusions qui se dégagent de ces faits ne sont valables, rigoureusement, que pour l'extrémité caudale du corps. Mais elles trouvent leur confirmation indirecte dans les recherches de CERFONTAINE (6), qui nous permettent de les étendre à la genèse du mésoblaste dans toute la longueur de l'embryon. CERFONTAINE confirme pleinement les conclusions de LWOFF quant au rôle important que jouent la prolifération et l'invagination de cellules ectoblastiques dans la transformation de la blastula d'*Amphioxus* en embryon didermique. Mais tandis que, pour LWOFF, «die Umbiegung der Ectodermzellen und deren Einstülpung nur am dorsalen Umschlagsrande sich bemerken lässt» (31, pag. 7), CERFONTAINE démontre que ce processus s'accomplice progressivement d'avant en arrière sur tout le pourtour du blasto-

¹ J'appellerai respectivement endoblaste et ectoblaste, dans un sens exclusivement topographique, le feuillet interne et le feuillet externe de l'embryon didermique, quelle que soient la composition de ces feuillets, et l'origine et la destinée de leurs composants. Le bord suivant lequel endoblaste et ectoblaste se réfléchissent l'un dans l'autre n'a, comme tel, aucune valeur morphologique.

J'appellerai embryon didermique de l'*Amphioxus* ce que les traités classiques appellent «gastrula», à partir du moment où la paroi blastuléenne accuse un commencement de dénivellation locale et aussi longtemps que l'*archenteron* résultant de cette dénivellation ne forme qu'une cavité unique.

² Accroissement d'ailleurs très-peu notable chez mes embryons: d'où absence presque complète de figures mitosiques.

pore; si «am ventralen Umschlagsrande eine scharfe Grenze zwischen den Entoderm- und Ectodermzellen sichtbar ist» (31, pag. 7), cela résulte simplement de ce que le processus ne s'est pas encore étendu jusqu'à cette région, qu'il atteint en dernier lieu.

Avec LWOFF, CERFONTAINE conclut de ces faits à l'origine ectoblastique de la chorde; mais l'absence de toute limite reconnaissable entre les éléments d'origine ectoblastique dont il constate l'invagination et le reste de l'endoblaste ne lui «permet pas de discuter la question de savoir si l'ectoblaste intervient pour une part, et pour quelle part, dans l'édition du mésoblaste de l'*Amphioxus*» (pag. 366).

Les faits établis par CERFONTAINE et ceux que révèle l'examen de mes embryons s'accordent et se complètent.

Nous reconnaissons, à l'extrémité caudale de mes embryons, l'«inflexion de cellules ectoblastiques» de LWOFF et de CERFONTAINE: elle y fournit, de toute évidence, la totalité des versants mésoblastiques.

Une inflexion identique se produit sur toute la longueur des lèvres blastoporales latérales¹ — et j'ai déjà fait ressortir ailleurs qu'en raison de la faible importance du cordon cellulaire que forme, au bord libre de ces lèvres, chaque demi-ébauche chordale, il y aurait disproportion flagrante entre l'activité des processus décris par CERFONTAINE et leur résultat, si cette activité n'était employée qu'à l'édition de la chorde.

Si nous notons encore la précocité et la fixité de la saillie des «Darmlippen» dans toute leur longueur, chez mes embryons, il paraîtra sans doute assez légitime d'admettre que les processus qui se déroulent à leur extrémité caudale ne sont nullement particuliers à cette région du corps, mais qu'ils nous fournissent une image fidèle du mode général d'édition de l'étage mésoblastique de l'*Amphioxus* et de ses relations avec l'étage hypoblastique et avec l'ectoblaste.

Quelles conclusions en tirer quant à la genèse du mésoblaste?

a) Une seule, à mon avis, est importante, et c'est la conclusion négative. Si la plaque des macromères (plaque hypoblastique) qui

¹ J'ai disenté dans un autre chapitre la valeur mésoblastogène de l'invagination cellulaire qui se produit au niveau de l'encoche blastoporale primitive et le rôle de la lèvre blastoporale antérieure vraie dans la genèse des ébauches somitales; je me permets d'y renvoyer.

s'enfonce sous le niveau superficiel de la blastula est accompagnée dans ce mouvement (dont nous examinerons tantôt le mécanisme) par une émigration de cellules animales; si, par conséquent, l'hypoblaste ne forme jamais à lui seul l'endoblaste de l'embryon didermique, il n'en est pas moins vrai qu'hypoblaste et mésoblaste, qui constituent côté-à-côte cet endoblaste, sont des formations hétérogènes, évoluant chacune pour son compte, sans rien recevoir de sa voisine et sans rien lui fournir: le fait est patent pour l'extrémité caudale de mes embryons et toutes les données résumées ci-dessus concordent pour en démontrer la valeur générale.

Le mésoblaste somital de l'*Amphioxus* ne provient, ni en tout ni en partie, de l'hypoblaste. «Dorsalplatte» et «Darmentoderm», endoblaste «palingénérique» et endoblaste «cœnogénétique» sont radicalement distincts: c'est la conclusion finale à laquelle aboutit LWOFF et je ne puis que m'y rallier.

Toutefois, une remarque est nécessaire. Pour LWOFF, la «Dorsalplatte» qui s'intercale entre l'ectoderme superficiel (système nerveux) et l'intestin, non comme une portion détachée de la paroi intestinale, mais comme une néoformation (pag. 173), et «aus welcher entstehen die typischen Organe der Wirbelthiere — die Chorda und die Mesodermplatten» (pag. 170), ne représenterait pas la totalité du mésoblaste: «Der mittlere Theil dieser ectoblastogenen dorsalen Platte wird zur Chordaanlage, die seitlichen Theile werden zur medialen Wand der Mesodermfalten, während die laterale Wand dieser Falten von den Entodermzellen gebildet wird» (pag. 24). Et l'auteur considère comme un résultat important d'avoir pu établir, chez l'*Amphioxus* comme chez *Petromyzon*, que le mésoblaste est d'origine mixte, une partie naissant des éléments ectoblastiques de la «Dorsalplatte», une autre partie naissant de l'endoderme intestinal (pag. 55). Etant donnée l'absence, chez l'embryon normal, de toute ligne de démarcation entre ces deux portions du mésoblaste, présumées l'une ecto-, l'autre hypoblastique, la distinction établie par LWOFF n'a en réalité aucun fondement. Mais mes embryons asyn-taxiques nous placent à cet égard dans des conditions d'observation éminemment favorables; à leur extrémité caudale — et nous pouvons certainement généraliser et dire dans toute la longueur de leurs versants mésoblastiques — la totalité de ces versants naît indépendamment de l'hypoblaste: c'est toute la hauteur de l'étage embryonnaire dorsal, depuis le plan de l'orifice prostomial et des «Darmlippen» jusqu'au plan de l'orifice blastoporal, c'est-à-dire

l'entièrē ébauche des gouttières somitales, tant de leur future paroi externe que de leur future paroi interne, qui appartient à l'endoblaste «cénogénétique» et s'oppose à l'hypoblaste intestinal.

Ce n'est qu'à condition d'introduire cette correction dans la définition de la «Dorsalplatte» de l'*Amphioxus* — et à condition, naturellement, de tenir compte de son origine par concrescence aux dépens de deux moitiés latérales et symétriques — que je reconnais la haute portée des conclusions de LWOFF et des critères phylogénétiques qui en découlent. Et d'autre part, cette purification de la notion d'«endoblaste palingénétique», restreinte à l'hypoblaste intestinal sans mélange d'éléments mésoblastogènes, me paraît nécessaire pour légitimer la distinction radicale entre la gastrulation et la notogenèse de l'*Amphioxus*.

b) Quant à l'origine positive du mésoblaste, nous dirons, si l'on veut, que le mésoblaste de l'*Amphioxus* est ectoblastique, attendu que les cellules aux dépens desquelles il s'édifie chez des embryons comme mes embryons *Mp* ou *Ml* proviennent évidemment du feuillet externe des ces embryons; mais nous pourrions dire tout aussi bien qu'il est endoblastique, en considération de sa topographie aux stades ultérieurs. (Cf. les conclusions de MORGAN au sujet de la grenouille, 36, I, p. 262.)

Cette distinction perd toute valeur morphologique, du moment que nous nous refusons à considérer la gastrulation comme la simple édification d'un embryon didermique, quelle que soit la composition de ses deux feuillets. Si utile qu'elle demeure pour la description d'un stade embryonnaire déterminé, pour y définir les rapports topographiques actuels des ébauches mésoblastiques, elle ne préjuge en rien l'origine réelle des ces ébauches. A ce dernier point de vue, tout ce que nous pouvons faire aujourd'hui chez l'*Amphioxus*, c'est, après avoir exclu toute relation génétique du mésoblaste avec l'hypoblaste, de le rejeter dans le «reste» indéterminé de la blastula.

2. Le mésoblaste, blastuléen comme l'hypoblaste, passe, côte-à-côte avec lui, dans l'endoblaste de l'embryon didermique. Trop de données nous font encore défaut pour que nous puissions nous rendre compte d'une façon satisfaisante du mécanisme de ce passage et, en général, du mode d'édification de l'embryon didermique aux dépens de la blastula. Il n'est cependant pas sans intérêt d'examiner sous quel jour se présente le problème, grâce aux observations des

différents auteurs chez l'embryon normal et à l'examen de mes embryons asyntaxiques.

a) La plaque des cellules hypoblastiques de la blastula finit par devenir concave et par délimiter une cavité, la cavité entérique, possédant un orifice propre, l'orifice prostomial, délimité chez mes embryons par les lèvres prostomiales (Darmlippen). Il y a là un phénomène indiscutable d'invagination, invagination hypoblastique ou gastruléenne, qui conduit à la mise en place définitive à la paroi interne de l'embryon didermique, de son «endoblaste palingénétique» (LWOFF) ou endoblaste gastruléen.

Les formations qui se rattachent à ce premier ordre de processus, aux stades ultérieurs d'organogenèse, sont le tube intestinal hypoblastique, la suture sub-chordale, l'anus et la suture ano-neurale entérique.

b) La dénivellation de la plaque hypoblastique par rapport à la surface blastuléenne est le résultat de plusieurs facteurs. Le plus précoce consiste en une active prolifération des petites cellules blastuléennes le long du bord antérieur de cette plaque: ces petites cellules passent dans l'endoblaste embryonnaire au niveau de l'en-coche d'invagination primitive de SAMASSA (CERFONTAINE). J'ai exposé précédemment l'hypothèse qui me paraît cadrer le mieux avec les faits, au sujet de la destinée de ces cellules et de leur participation probable à la constitution du «vordere Darmdivertikel» de HATSCHEK; ce que je tiens pour établi, c'est qu'elles n'ont rien à faire avec l'édition du mésoblaste somital et que la lèvre antérieure de l'embryon didermique (lèvre «blastoporale» antérieure) ne participe pas à la concrecence blastoporale.

Cette immigration de petites cellules à la paroi rostrale de la cavité embryonnaire paraît bien consister en un pur phénomène d'invagination comme la formation de l'enteron. Se rattache-t-elle morphologiquement à la gastrulation ou devons-nous, malgré son étroite liaison avec cette dernière, la tenir pour un processus distinct? La question reste ouverte.

c) La prolifération des petites cellules blastuléennes le long des bords latéraux droit et gauche de la plaque hypoblastique conduit progressivement le jeune embryon à des stades où cette plaque hypoblastique (soit encore plane, soit déjà incurvée en gouttière) se trouve entourée et dominée latéralement par deux lèvres, deux rebords de plus en plus saillants. Il en résulte que l'étage intestinal de l'embryon, délimité par le plan de l'orifice prostomial, finit par

devenir ventral et par ne plus communiquer avec l'extérieur que par l'intermédiaire d'un étage dorsal de nouvelle formation.

Comment cet étage dorsal en arrive-t-il à se superposer à l'étage ventral?

Deux interprétations sont ici en présence: 1) La zone hypoblastique de la blastula peut s'enfoncer sous le niveau superficiel de celle-ci, grâce à une prolifération et invagination des deux zones cellulaires qui la bordent latéralement. C'est en somme à cette conclusion qu'aboutit CERFONTAINE, d'après lequel le processus consisterait en «une épibolie s'accompagnant de l'inflexion d'une partie ectoblastique». 2) Seconde interprétation: la circonférence de la calotte hypoblastique de la blastula, futur plan prostomial, peut au contraire représenter un niveau fixe, autour et au dessus duquel les éléments cellulaires de la «Randzone» édifient par prolifération — par «a kind of budding» (HUBRECHT, 22) — deux replis latéraux de plus en plus élevés.

Cette dernière interprétation¹ nous est imposée par le mode de formation de l'étage dorsal à l'extrémité caudale de mes embryons asyntaxiques: nous y voyons les deux versants latéraux de l'étage dorsal s'édifier de toutes pièces aux dépens de l'ectoblaste et se superposer réellement à la gouttière intestinale et au plan de l'orifice prostomial, qui est définitivement fixé dans toute la longueur de l'embryon par la saillie précoce des «Darmlippen». A mesure qu'ils s'exhaussent à la façon d'un mur, ces deux versants acquièrent un feuillet externe, ectoblastique, et un feuillet interne, endoblastique; mais ce n'est que chez l'embryon normal, chez lequel la formation d'une «Dorsalplatte» médiane suit pas à pas le processus, que cet apport d'éléments blastuléens à l'endoblaste embryonnaire peut en imposer pour une invagination ectoblastique.

Et le phénomène tout entier n'a rien de commun avec une épibolie, bien qu'il corresponde étroitement, si on veut bien supposer l'hypoblaste épaisse et chargé de vitellus comme chez la grenouille, à l'«épibolie bilatérale» de ROUX.

3. Le résultat de ce processus est a) d'adoindre au feuillet interne de l'embryon didermique, l'«endoblaste énogénétique» (LWOFF): bandes mésoblastiques droite et gauche et ébauches chordales, et

¹ Qui nous fournira peut-être une explication aussi simple que plausible des «embryons en cloche» au chlorure de lithium, signalés dans l'introduction de ce travail.

b) parallèlement, de donner naissance au blastopore et à l'orifice blastoporal¹.

Blastopore et orifice blastoporal — plus tard suture blastoporale dorsale et orifice «neurentérique» — sont, chez l'*Amphioxus*, des formations secondaires, consécutives à la formation du feuillet moyen, résultant du mode de développement de ce dernier et du fait qu'il est intercalé dans la continuité entre l'hypoblaste et l'épiblaste.

Réciproquement, le mésoblaste de l'*Amphioxus* est blastoporal («mésoblaste péristomal» de RABL).

4. La notogenèse de l'*Amphioxus* n'est, essentiellement, que la traduction organologique de la mésoblastogénèse.

Normalement, la différenciation des éléments mésoblastiques, l'édification des versants mésoblastiques et la concrescence dorsale ne forment qu'une série continue de processus: la notogenèse s'accomplit en un acte. Chez mes embryons asyntaxiques, l'ensemble des phénomènes qui conduisent à la constitution du dos de l'embryon se déroule en deux temps, séparés par une pause plus ou moins longue, pendant laquelle se manifeste comme un symptôme d'anachronisme, l'asyntaxie blastoporale.

Qu'il me soit permis, en terminant, de saisir la première occasion que m'aït offerte mon séjour à la Station Zoologique de Naples pour exprimer à M. le Professeur A. DOHRN ma plus profonde reconnaissance pour la large et généreuse hospitalité qu'il m'a donnée dans son Institut, et pour les marques d'inépuisable bienveillance et les encouragements qu'il n'a cessé de me prodiguer. Et ce m'est un agréable devoir de remercier tous les membres de l'état-major de la Station Zoologique de l'extrême obligeance et de la libéralité avec laquelle j'en ai reçu matériel, instruments de travail, renseignements et conseils.

Station Zoologique de Naples, Février 1907.

¹ Les ébauches chordales sont-elles blastoporales? au point de vue de l'ontogenèse, cela paraît évident; mais tout aussi évidente serait la nature blastoporale des demi-ébauches neurales, qui n'ont cependant, morphologiquement, rien de commun avec la notogenèse particulière aux Chordés et sont plutôt, à beaucoup d'égards, prostomiales. La chorde suit-elle le névraxe ou suit-elle le mésoblaste? A part sa (probable) origine strictement bilatérale, qui plaiderait en faveur du caractère blastoporal, je ne vois aucun argument qui permette de décider entre les deux attributions: d'où le rôle de corps étranger qu'elle joue dans toute cette étude.

Index bibliographique.

1. **Beneden, E. van**, Recherches sur le développement des *Arachnactis*. in: Arch. Biol. Tome 11. 1891.
2. ——, Les Anthozoaires de la «Plankton-Expedition». in: Ergeb. Plankton-Exp. Bd. 2 Ke. 1898.
3. **Beneden, E. van, & C. Julin**, Recherches sur la morphologie des Tuniciers. in: Arch. Biol. Tome 6 1886.
4. **Brachet, A.**, Recherches sur l'ontogenèse des Amphibiens. ibid. Tome 19 1902.
5. ——, Gastrulation et formation de l'embryon chez les Chordés. in: Anat. Anz. 27. Bd. 1905.
6. **Cerfontaine, P.**, Recherches sur le développement de l'*Amphioxus*. in: Arch. Biol. Tome 22 1906.
7. **Davidoff, M. v.**, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva* Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. 2. in: Mitth. Z. Stat. Neapel. 9. Bd. 1891.
8. ——, Die Urmundtheorie. Bemerkungen zu O. HERTWIG's Untersuchungen: Urmund und Spina bifida. in: Anat. Anz. 8. Jahrg. 1893.
9. **Driesch, H.**, Entwicklungsmechanische Studien. 7. Exogastrula und Anenteria (über die Wirkung von Wärmezufuhr auf die Larvenentwicklung der Echiniden). in: Mitth. Z. Stat. Neapel. 11. Bd. 1893.
10. **Eisig, H.**, Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. ibid. 13. Bd. 1898.
11. **Erlanger, R. v.**, Über den Blastoporus der anuren Amphibien, sein Schicksal und seine Beziehungen zum bleibenden After. in: Z. Jahrb. Abth. Morph. 4. Bd. 1891.
12. **Garbowski, T.**, *Amphioxus* als Grundlage der Mesodermtheorie. in: Anat. Anz. 14. Bd. 1898.
13. **Goette, A.**, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer, I, II. 1882, 1884.
14. ——, Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges, 1890.
15. ——, Über den Ursprung der Wirbelthiere. in: Verh. D. Z. Ges. 5. Vers. 1895.
16. **Gurwitsch, A.**, Über die formative Wirkung des veränderten Mediums auf die embryonale Entwicklung. in: Arch. Entwickelungsmech. 3. Bd. 1896.
17. **Hatschek, B.**, Studien über die Entwicklung des *Amphioxus*. in: Arb. Z. Inst. Wien 4. Bd. 1881.
18. **Herbst, C.**, Experimentelle Untersuchungen. 1. in: Zeit. Wiss. Z. 55. Bd. 1892; 2. in: Mitth. Z. Stat. Neapel. 11. Bd. 1893.
19. **Hertwig, O.**, Urmund und Spina bifida. in: Arch. Mikr. Anat. 39. Bd. 1892.
20. ——, Die Lehre von den Keimblättern. in: Handb. Entw. Wirbelth. Hertwig Jena 1. Bd. 1903.
21. **Hubrecht, A. A. W.**, Furchung und Keimblattbildung bei *Tarsius spectrum*. in: Verh. Akad. Amsterdam, Deel 8. Nr. 6. 1902.
22. ——, Die Gastrulation der Wirbelthiere. in: Anat. Anz. 26. Bd. 1905.
23. **Keibel, F.**, Die Gastrulation und die Keimblattbildung der Wirbelthiere. in: Anat. Hefte 2. Abth. 10. Bd. 1900.
24. ——, Zur Gastrulationsfrage. in: Anat. Anz. 26. Bd. 1905.

25. **Klaatsch, H.**, in: Verh. Anat. Ges. 10. Vers. 1896.
 26. ——, Bemerkungen über die Gastrula des *Amphioxus*. in: Morph. Jahrb. 25. Bd. 1897.
 27. **Kopsch, Fr.**, Beiträge zur Gastrulation beim Axolotl- und Froschei. in: Verh. Anat. Ges. 9. Vers. 1895.
 28. ——, Bildung und Bedeutung des Canalis neurentericus. 2. *Amphioxus*, Tunicaten. in: Sitzungsb. Ges. Nat. Freunde Berlin 1897.
 29. ——, Gemeinsame Entwickelungsformen bei Wirbelthieren und Wirbellosen. in: Verh. Anat. Ges. 12. Vers. 1898.
 30. **Lo Bianco, S.**, Azione della pioggia di cenere, caduta durante l'eruzione del Vesuvio dell' Aprile 1906, sugli animali marini. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 18. Bd. 1906.
 31. **Lwoff, B.**, Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbelthieren. in: Bull. Soc. Natural. Moscou (2) Tome 8 1894.
 32. **Mac Bride, E. W.**, The early Development of *Amphioxus*. in: Q. Journ. Mier. Sc. (2) Vol. 40 1898.
 33. **Maurer, F.**, Die Entwickelung des Darmsystems. in: Handb. Entw. Wirbelth. Hertwig Jena 2. Bd. 1902.
 34. **Morgan, T. H.**, Experimental Studies on the Teleost Eggs. in: Anat. Anz. 8. Jahrg. 1893.
 35. ——, The formation of the Embryo of the Frog. ibid. 9. Jahrg. 1894.
 36. ——, The Relation Between Normal and Abnormal Development of the Embryo of the Frog. I—X. in: Arch. Entwickelungsmech. 15.—19. Bd. 1902—1905.
 37. **Morgan, T. H., & A. T. Hazen**, The gastrula of *Amphioxus*. in: Journ. Morph. Boston Vol. 16 1900.
 38. **Rabl, C.**, Theorie des Mesoderms. 1. in: Morph. Jahrb. 15. Bd. 1892.
 39. ——, Vorwort zum ersten Bande der Theorie des Mesoderms. Leipzig 1896.
 40. **Roux, W.**, Gesammelte Abhandlungen, 2. Bd. Abh. 13—23 über Entwickelungsmechanik des Embryo. Leipzig 1895.
 41. **Samassa, P.**, Studien über den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbelthiere. 4. *Amphioxus*. in: Arch. Entwickelungsmech. 7. Bd. 1898.
 42. **Sobotta, J.**, Beobachtungen über den Gastrulationsvorgang beim *Amphioxus*. in: Verh. Physik. Med. Ges. Würzburg (2) 31. Bd. 1897.
 43. **Zelinka, C.**, Studien über Räderthiere. 3. in: Zeit. Wiss. Z. 53. Bd. 1892.
 44. **Ziegler, H. E.**, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbelthiere. Jena 1902.
-

Explication des figures des Planches 8 et 9.

Abréviations générales.

<i>A.</i>	enl-de-sae entérique antérieur, = «vordere Darmdivertikel» de HATSCHEK.
<i>a.</i>	cul-de-sac entérique postérieur, = intestin anal.
<i>Bl.</i>	orifice blastoporal.
<i>Ch.</i>	chorde dorsale ou ébauche chordale médiane.
<i>ch. d.</i>	demi-ébauche chordale droite.
<i>ch. g.</i>	demi-ébauche chordale gauche.
<i>C. N.</i>	canal neurentérique.
<i>df.</i>	«Darmfalte».
<i>dl.</i>	«Darmlippe», = lèvre prostomiale.
<i>E.</i>	cavité de l'étage embryonnaire ventral = cavité entérique.
<i>M. R.</i>	gouttière neurale.
<i>Ms.</i>	gouttière mésoblastique non encore segmentée, ou mésoblaste.
<i>N.</i>	lame neurale médiane, ou demi-ébauche neurale latérale.
<i>nht.</i>	suture blastoporale dorsale.
<i>u. l.</i>	lèvre blastoporale latérale.
<i>U. L. a.</i>	lèvre blastoporale antérieure vraie.
<i>ula.</i>	lèvre blastoporale antérieure fausse = bord antérieur de l'orifice blastoporal en voie de fermeture.
<i>U. S.¹, U. S.², U. S.³, etc.</i>	Protosomite de la 1 ^e , 2 ^e , 3 ^e paire.

Planche 8.

Embryon *Ma*, reconstitution par la méthode de Born. Coupes de 3 μ , dessinées au grossissement de 666 : 1; plaques de cire de 2 mm d'épaisseur; le modèle est réduit environ aux $2/3$ par la photographie.'

L'embryon a été débité en 37 coupes transversales, de son extrémité caudale à son extrémité rostrale; les coupes ayant été numérotées à partir de l'extrémité rostrale et les plaques de cire se suivant dans le même sens, le modèle fournit une image spéculaire de l'objet.

Afin d'en exposer le détail intérieur, le modèle a été partagé en deux moitiés par une section en escalier, passant à droite entre la 21^e et la 22^e coupe de l'embryon, à gauche entre la 15^e et la 16^e coupe. La photographie I montre la moitié antérieure de l'objet, vu par son extrémité postérieure; la photographie II montre la moitié postérieure de l'objet, vu par son extrémité antérieure.

Les excellents clichés stéréoscopiques sont dus au talent de photographe et à l'extrême obligeance de M. le Dr. SCHOESEL, que je me fais un plaisir de remercier.

Planche 9.

Figs. 1 à 11. Coupes transversales No. 6, 8, 10, 14, 17, 19, 23, 24, 26, 28, 32 de l'embryon *Ma*, représenté par le modèle de cire de la Pl. 8. Le côté droit de la coupe est à la droite du lecteur. Grossissement 440.

Fig. 12. Embryon *Mb*. Coupe longitudinale passant par l'axe rostro-caudal de l'embryon, mais oblique de façon à intéresser d'une part les deux proto-

somites et la gouttière mésoblastique du côté droit et, d'autre part, la paroi entérique, à gauche du plan médian. Asyntaxie prostomiale totale. Grossissement 440.

* Niveau de l'extrémité antérieure de la chorde, sur les coupes voisines.

Figs. 13, 14. Embryon *Me*, pourvu d'une paire de protosomites. Portion dorsale de deux coupes transversales traversant la voûte de l'embryon en avant de l'orifice blastoporal en voie de fermeture.

L'embryon ayant fourni 38 coupes à 3 μ , l'orifice blastoporal s'ouvre sur la 20^e; la fig. 13 est empruntée à la 14^e coupe, la fig. 14 à la 17^e coupe de l'embryon. Grossissement 440.

Figs. 15, 16, 17. Embryon *Mk*, pourvu de 5 paires de protosomites. La coupe de la fig. 17 passe au niveau de la 5^e paire de protosomites, par l'orifice blastoporal encore ouvert; — *N*, demi-lame neurale droite. La coupe de la fig. 16 passe par le bord libre de la «lèvre blastoporaire antérieure» fausse. La coupe de la fig. 15 traverse la voûte embryonnaire dorsale à 5 coupes (5 \times 3 μ) plus en avant. Grossissement 440.

Figs. 18, 19, 20. Embryon *Me* pourvu de 2 paires de protosomites. Coupes transversales de l'extrémité caudale. Grossissement 440.

Fig. 18. Coupe passant immédiatement en avant de l'extrémité postérieure de l'orifice prostomial.

Fig. 19. Bord antérieur de la lèvre prostomiale postérieure (*dl*).

Fig. 20. Lèvre prostomiale postérieure dédoublée en ses deux feuillets.

α . cul-de-sac anal.

Figs. 21 à 27. Embryon *D*, pourvu de 10 à 11 paires de protosomites. Coupes transversales de l'extrémité caudale du corps, montrant la cavité embryonnaire subdivisée par une cloison horizontale (lèvre prostomiale postérieure, *dl*) en ses deux étages, dorsal et ventral: α , cul-de-sac anal. β , ébauche caudale.

Liquide de Zenker; coupes à 5 μ ; Safranine. Grossissement ca. 300.

Fig. 1

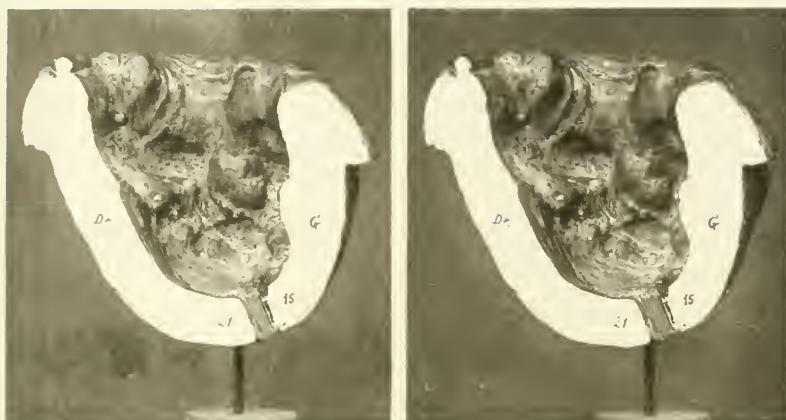


Fig. 2

