

# Recherches sur la phylogénèse des Tuniciers.

## Développement de l'appareil branchial

par

**Charles Julin,**

Professeur à l'Université de Liège.

---

Avec 42 figures.

---

Pendant un séjour que j'ai fait, au printemps de 1902, à la Station zoologique de Naples, je me suis occupé de compléter les études comparatives que j'avais entreprises naguère sur la blastogénèse de *Distaplia*, des Pyrosomes et des Salpes. Mon but était de rechercher si, comme le prétendent les auteurs qui se sont occupés de cette question en ces dernières années, il est exact qu'il existe des connexions étroites entre les Pyrosomes et les Salpes, d'une part, les Ascidies composées du genre *Distaplia*, d'autre part.

Mes recherches antérieures, en partie publiées (1895), confirmaient, d'une façon générale, la manière de voir défendue par mes prédécesseurs. Elles montraient que, chez la larve de *Distaplia*, il se produit un bourgeon précoce qui, se comportant comme le stolon précoce de l'embryon (Cyathozotide) de *Pyrosoma*, se subdivise transversalement en un petit nombre de tronçons, qui se transforment ensuite en autant de blastozoides, les premiers Ascidiozoides de la jeune colonie.

J'ai consacré une partie de mon récent séjour à la Station zoologique de Naples à étudier, par des recherches suivies et aussi complètes que possible, ce que deviennent les produits de la division du bourgeon larvaire de *Distaplia* et la part qu'ils prennent à l'édition de la jeune colonie. Mes résultats, que je ne tarderai pas à publier, sont, sur certains points, d'accord avec ceux obtenus par mes prédécesseurs et avec ceux que j'ai moi-même exposés en 1895, tandis que, sur d'autres points, ils en diffèrent.

Je me bornerai, pour le moment, à dire que mes études

nouvelles sur la blastogénèse de *Distaplia* m'ont amené aux conclusions suivantes :

1°. L'oozoïde, résultant du développement de l'embryon, persiste très longtemps, mais ne devient jamais sexué et s'atrophie plus tard.

2°. Les premiers blastozoides, nés par division du bourgeon larvaire, homologue du stolon prolifère du Cyathozoides des Pyrosomides, du stolon ventral des Doliolides et du stolon des Salpes, deviennent les premiers Ascidiozoides de la colonie. Ils acquièrent des organes sexuels comme les quatre premiers Ascidiozoides de la colonie tétra-zoïde des Pyrosomes; mais ces organes sexuels ne se forment que tardivement. Avant de devenir sexués, ces Ascidiozoides de première génération engendrent, à leur tour, de nouveaux bourgeons, qui se détachent et deviennent sexués d'une façon plus précoce.

3°. Comme le bourgeon larvaire, les jeunes bourgeons qui proviennent des diverses générations consécutives de blastozoides jouissent du pouvoir de se diviser transversalement. Cette division n'est donc pas exclusivement propre au bourgeon larvaire.

Mais si le bourgeon larvaire de *Distaplia*, comme celui des Pyrosomes et comme le stolon prolifère de la Salpe solitaire, jouit du pouvoir de se subdiviser transversalement pour donner naissance à des blastozoides qui deviennent sexués, en résulte-t-il que *Distaplia* présente des relations génétiques très étroites avec les Pyrosomes et les Salpes? En résulte-t-il notamment qu'il faille ranger les Pyrosomidae parmi les Ascidiens, comme le font certains auteurs?

Telle est la seconde question que je me suis attaché à résoudre.

Dans ce but, je me suis occupé spécialement du développement de la branchie chez ces formes.

On sait, en effet, que: 1°. chez *Salpa* adulte (oozoïde aussi bien que blastozoïde) il n'existe pas de stigmates branchiaux proprement dits, chacune des deux cavités péribranchiales communiquant avec la cavité branchiale uniquement par un large orifice; 2°. chez l'oozoïde de *Pyrosoma* il n'existe jamais ni fentes branchiales, ni stigmates branchiaux; mais chez le blastozoïde, la cavité branchiale communique avec chacune des cavités péribranchiales, par l'intermédiaire d'une seule rangée longitudinale de stigmates branchiaux transversaux, longs et étroits; 3°. chez *Distaplia* (oozoïde et blastozoïde), cette communication s'effectue par 4 rangées transversales de stigmates branchiaux longitudinaux et étroits.

J'ai cherché à établir quelles relations existent entre ces

dispositions si différentes. Dans ce but, j'ai étudié comparativement le développement de l'appareil branchial chez l'oozoïde et le blastozoïde de *Distaplia*, ainsi que chez le blastozoïde de *Pyrosoma* et de *Salpa*. J'eusse désiré compléter cette étude par des recherches sur le développement de l'oozoïde de *Pyrosoma* et de *Salpa*. Malheureusement les matériaux que j'ai pu recueillir sur ce sujet — surtout concernant les embryons des Salpes — pendant mon séjour à la Station zoologique de Naples, ont été trop incomplets.

Quoiqu'il en soit, mes recherches, dont je publierai très prochainement les résultats in-extenso, ont établi qu'en ce qui concerne l'appareil branchial, il existe une différence essentielle entre les Salpes et les Pyrosomes, d'une part, *Distaplia* d'autre part. C'est ce que nous allons examiner succinctement.

I. *Distaplia*. 1°. Chez l'embryon de *Distaplia*, les parois épithéliales interne et externe des deux cavités péribranchiales se forment, tout entières, aux dépens de deux invaginations de l'ectoderme.

2°. L'embryon de *Distaplia* passe par une phase, d'assez longue durée, pendant laquelle la cavité branchiale communique, de chaque côté, avec la cavité péribranchiale correspondante par l'intermédiaire de deux orifices, placés l'un derrière l'autre. Ces orifices se forment simultanément mais indépendamment l'un de l'autre. Chacun d'eux est le produit d'un accolement localisé, suivi de perforation, de l'épithélium branchial (endodermique) avec l'épithélium péribranchial interne (ectodermique). Chacun de ces orifices constitue une formation homologue à une fente branchiale de Céphalochordé et de Vertébré.

3°. Tous les stigmates branchiaux des quatre rangées transversales qu'offre, de chaque côté du corps, la branchie de l'oozoïde de *Distaplia* complètement développé, sont les produits de subdivisions successives et spéciales des deux fentes branchiales correspondantes. Contrairement à l'opinion défendue par tous mes prédécesseurs, les stigmates branchiaux de l'oozoïde de *Distaplia* ne se forment donc pas, chacun individuellement, par une perforation autonome des parois épithéliales branchiale et péribranchiale interne accolées.

4°. Chez le blastozoïde de *Distaplia*, les parois épithéliales interne et externe des deux cavités péribranchiales se développent aux dépens de deux évaginations latérales (plissements) de la vésicule interne du jeune bourgeon. En outre, si on le compare au mode de formation qui s'accomplit chez l'oozoïde, le processus du développement des 4 rangées

transversales de stigmates branchiaux, que possède chaque moitié de la branchie du blastozouide, constitue un mode de développement, notablement raccourci, de ces organes. A aucun moment de la blastogénèse, en effet, il n'existe deux paires d'orifices répondant aux fentes branchiales de l'oozoïde; mais les 4 rangées de stigmates se forment simultanément. Néanmoins les stigmates d'une même rangée transversale quelconque ne naissent pas, comme on l'admet, chacun individuellement par une perforation autonome des épithéliums branchial et péribranchial interne accolés. Ils se forment aux dépens d'une ébauche commune, suivant un processus qui n'est qu'une modalité cœnogénique du mode de formation des stigmates d'une même rangée transversale chez l'oozoïde (Voir plus loin).

Or, en dépit des différences que nous montrent, dans leur mode de développement, les cavités péribranchiales et les 4 rangées de stigmates branchiaux, chez l'oozoïde d'une part et chez le blastozouide d'autre part, on ne peut pourtant songer à nier que ces formations soient homologues de part et d'autre.

Je conclus de l'ensemble de mes recherches que *Distaplia* est un Tunicier pourvu de deux paires de fentes branchiales, subdivisées secondairement en plusieurs (4) rangées transversales de stigmates branchiaux.

II. *Salpa* et *Pyrosoma*. 1°. Je n'ai pas de certitude absolue concernant l'origine des parois épithéliales des cavités péribranchiales chez les blastozouïdes de *Salpa* et de *Pyrosoma*. Toutefois mes observations, quoique incomplètes, m'engagent à conclure provisoirement qu'il est très probable que ces parois se forment, comme dans le bourgeon de *Distaplia* et de toutes les autres Ascidies sociales et composées, aux dépens de deux évaginations latérales (plissements) de la vésicule interne du jeune stolon prolifère.

2°. Quoi qu'il en soit, chez le blastozouïde de *Salpa*, chacune des deux cavités péribranchiales ne se met secondairement en communication avec la cavité branchiale que par un seul orifice, large, qui est, sans aucun doute, homologue à une fente branchiale de Céphalochordé ou de Vertébré. En effet, il n'est pas douteux que cet orifice ne soit homologue à celui qui, chez l'oozoïde de *Salpa*, fait communiquer la cavité branchiale avec la cavité péribranchiale correspondante. Or, il résulte des observations de TODARO et de BROOKS notamment, que chez l'oozoïde cet orifice est bien l'homologue d'une fente branchiale de Céphalochordé ou de Vertébré.

Comme celui des Appendiculaires, l'appareil branchial de *Salpa* ne présente donc qu'une seule paire de fentes branchiales, qui restent indivises pendant toute la durée de la vie.

3°. Chez *Pyrosoma*, l'appareil branchial ne présente, non plus, qu'une seule paire de fentes branchiales; mais l'ébauche de chacune d'elles, consistant en une invagination de l'épithélium péribranchial interne, accolée à une très légère évagination de l'épithélium branchial, est fort allongée. Toutefois, au lieu de se perforer d'un orifice unique, cette longue ébauche se perfore simultanément ou presque simultanément en plusieurs points, équidistants, de son étendue, disposés, les uns en arrière des autres, en une série longitudinale unique. Il en résulte qu'au lieu d'une fente branchiale indivise il se forme, de chaque côté du sac branchial, une rangée longitudinale d'orifices (stigmates branchiaux), qui s'allongent ensuite transversalement. Dans son ensemble, cette rangée unique de stigmates branchiaux représente, en fait, une fente branchiale subdivisée.

*Pyrosoma* est donc un Tunicier pourvu d'une paire de fentes branchiales subdivisées.

Il est probable qu'il en est de même pour les Doliolides.

Je conclus donc de mes observations qu'en ce qui concerne la valeur morphologique de leur appareil branchial, il existe, entre les Salpes et les Pyrosomes d'une part, *Distaplia* d'autre part, une différence essentielle. Tandis que les Salpes et les Pyrosomes sont, comme les Appendicularides et probablement aussi les Doliolides, des Tuniciers pourvus d'une seule paire de fentes branchiales, *Distaplia* est un Tunicier pourvu de deux paires de fentes branchiales.

Chez les Appendiculaires, chacune des deux fentes branchiales communique, directement et séparément, avec l'extérieur, par l'intermédiaire d'une courte et étroite cavité péribranchiale, représentée par la portion ectodermique du tube branchial. Chez les Salpes, les deux fentes branchiales restent indivises comme chez les Appendiculaires, mais les deux cavités péribranchiales s'unissent secondairement, en arrière, en un cloaque commun, qui les fait communiquer, l'une et l'autre, avec l'extérieur, par un orifice cloacal unique et médian. Les mêmes rapports des deux cavités péribranchiales avec le cloaque existent chez tous les autres Tuniciers. Mais, chez les Pyrosomides — et probablement aussi chez les Doliolides — chacune des deux fentes branchiales se subdivise pour donner naissance à une rangée unique de stigmates branchiaux.

Chez *Distaplia* enfin, il se forme, non pas une paire unique de fentes branchiales subdivisées, comme c'est le cas chez les Pyrosomides et probablement chez les Doliolides, mais deux paires de fentes branchiales, qui se subdivisent pour engendrer tous les stigmates de la branchie.

Or, on sait depuis longtemps que les Ascidiées simples de la famille des *Asciidiidae* et de la famille des *Molgulidae* ainsi que les Ascidiées sociales du genre *Clavelina* passent, au cours de leur développement ontogénique, par une phase d'assez longue durée, caractérisée par le fait que la cavité branchiale communique, à droite et à gauche, avec la cavité péribranchiale correspondante, par l'intermédiaire de deux orifices, placés l'un derrière l'autre. Chacun de ces orifices, auxquels on a donné le nom de protostigmates primaires, naît, d'une façon autonome, par une perforation localisée des parois branchiale et péribranchiale interne accolées. Des recherches plus récentes, relatives à des espèces appartenant aux familles des *Asciidiidae* et des *Molgulidae*, ont établi, en outre, que, beaucoup plus tardivement, dans le cours de l'ontogénèse de ces Ascidiées simples: 1°. il se forme encore, par le même processus, en arrière du plus postérieur de ces deux orifices, un 3<sup>ème</sup> protostigmate primaire, de chaque côté du sac branchial; 2°. c'est aux dépens de ces 3 paires d'orifices que se forment tous les stigmates branchiaux, quels que soient leur nombre, leur forme et le nombre des rangées transversales qu'ils constituent chez l'adulte<sup>1</sup>.

Mais si ces faits sont bien établis, par contre il n'en est pas de même de la valeur morphologique des protostigmates primaires. Ces orifices, qui font communiquer la cavité branchiale avec les cavités péribranchiales, sont-ils homologues aux fentes branchiales des Céphalochordés et des Vertébrés, ou bien constituent-ils des formations de valeur morphologique différente, propres aux Urochordés?

Les résultats certains que m'avaient fournis mes recherches sur le développement de la branchie de *Pyrosoma* et surtout de *Distaplia* m'amenèrent à entreprendre de nouvelles études sur la formation des cavités péribranchiales, des soi-disant protostigmates primaires et, enfin, des stigmates branchiaux chez des Ascidiées sociales ainsi que chez des représentants de chacune des trois familles connues d'Ascidiées simples: les *Asciidiidae*, les *Molgulidae* et les *Cynthiidae*.

<sup>1</sup> Ce fait a été établi avec certitude pour les *Molgulidae* par MM. WILLEY DE SELYS et DAMAS et, pour les *Asciidiidae* par M. DE SELYS.

Ces recherches m'ont conduit aux conclusions générales suivantes, que je me propose de développer un peu plus longuement dans la suite de la présente notice :

1°. Chez l'embryon de toutes les Ascidies simples et sociales que j'ai étudiées, les parois épithéliales interne et externe des cavités péribranchiales sont, comme chez l'embryon de *Distaplia*, tout entières, d'origine ectodermique.

2°. Chez l'embryon de *Clavelina* et de *Perophora*, il apparaît, comme chez l'embryon de *Distaplia*, deux paires de fentes branchiales autonomes et distinctes. C'est à leurs dépens que se forment, par subdivisions successives et régulières, tous les stigmates de la branche de l'oozoïde. Toutefois, le processus suivant lequel s'accomplit la transformation des deux paires de fentes branchiales en les rangées transversales de stigmates branchiaux présente des différences, d'une part chez *Clavelina*, d'autre part chez *Perophora*.

Comme l'oozoïde de *Distaplia*, parmi les Ascidies composées, l'oozoïde de *Clavelina* ou de *Perophora*, parmi les Ascidies sociales, constitue donc un Tunicier **pourvu de deux paires de fentes branchiales**, qui se subdivisent secondairement de façon à donner naissance à tous les stigmates branchiaux des rangées transversales du sac branchial.

3°. Comme dans le blastozoïde de *Distaplia*, chez le blastozoïde de *Clavelina* et de *Perophora*, les parois épithéliales interne et externe des deux cavités péribranchiales se développent aux dépens de deux évaginations latérales (plissements) de la vésicule interne du jeune bourgeon. En outre, si on le compare au mode de formation qui s'accomplit chez l'oozoïde, le processus du développement des stigmates branchiaux du blastozoïde constitue un mode de développement cœnogénique. Pas plus que le blastozoïde de *Distaplia*, celui de *Clavelina* et de *Perophora* ne possède jamais deux paires d'orifices répondant aux fentes branchiales de l'oozoïde; mais, comme dans le blastozoïde de *Distaplia*, il apparaît simultanément, aussi bien chez le blastozoïde de *Clavelina* que chez celui de *Perophora*, 4 rangées transversales de stigmates, situées les unes derrière les autres<sup>1</sup>. Néanmoins, les stigmates d'une même rangée transversale quelconque ne naissent pas, comme on l'admet, chacun individuellement,

<sup>1</sup> Chez le blastozoïde de *Perophora*, ces 4 rangées transversales de stigmates branchiaux deviennent, comme chez *Distaplia*, les 4 rangées définitives de l'adulte. Chez le blastozoïde de *Clavelina*, il se forme, en outre, aux dépens des rangées antérieure et postérieure, de nouvelles rangées transversales (voir plus loin).

par une perforation autonome des épithéliums branchial et péribranchial interne accolés.

En dépit de ces différences que nous montrent, dans leur mode de développement, les cavités péribranchiales et les rangées transversales de stigmates branchiaux, chez l'oozoïde d'une part et chez le blastozoïde d'autre part, on ne peut pourtant songer à nier que ces formations soient homologues de part et d'autre.

Je conclus donc que, comme *Distaplia*, *Clavelina* et *Perophora* sont des Tuniciers pourvus de deux paires de fentes branchiales, subdivisées en plusieurs rangées de stigmates branchiaux.

4°. Chez toutes les Ascidies simples que j'ai étudiées et qui appartiennent aux trois familles du groupe (Ascidiidae, Molgulidae et Cynthiidae), il se forme, au cours de l'ontogénèse, trois paires de soi-disant protostigmates primaires, qui ont, en réalité, la valeur morphologique de trois paires de fentes branchiales. Les deux premières paires de fentes branchiales apparaissent successivement (*Styelopsis*) ou simultanément (*Phallusia*, *Ascidia*, *Ciona*, *Lithonephrya*, *Molgula*). Quand elles naissent successivement (*Styelopsis*), la paire antérieure apparaît avant la paire postérieure. Ce n'est que tardivement, chez la jeune Ascidie fixée, qu'il se forme, par le même processus, une 3<sup>ème</sup> et dernière paire de fentes branchiales, en arrière de la 2<sup>ème</sup> paire formée.

C'est aux dépens de ces trois paires de fentes branchiales que, chez toutes les Ascidies simples étudiées jusqu'à ce jour, se forment, suivant un processus qui offre d'ailleurs des variations d'ordre secondaire, d'abord des protostigmates (protostigmates secondaires de M. DE SELYS), puis, tous les stigmates de la branchie de l'adulte.

Je conclus donc que toutes les Ascidies simples, dont le développement a été étudié jusqu'à ce jour, sont des Tuniciers pourvus de trois paires de fentes branchiales.

Sans vouloir entrer, pour le moment du moins, dans les détails de ces questions, je désire pourtant résumer mes observations relatives aux trois points principaux que j'ai touchés dans l'exposé très succinct qui précède. Ce sont :

- I. La formation des cavités péribranchiales, des deux premières paires de fentes branchiales et du cloaque chez l'embryon des Ascidiens.
- II. La formation des stigmates branchiaux chez les Tuniciers.
- III. Quelques considérations générales concernant l'histoire phylogénique des Tuniciers.

## I. Formation des cavités péribranchiales, des deux premières paires de fentes branchiales et du cloaque chez l'embryon des Ascidiens.

J'ai étudié: 1. parmi les Ascidies simples: des Ascidiidae (*Phallusia mamillata*, *Ascidia mentula*, *Ciona intestinalis*); des Molgulidae (*Lithonephrya eugyranda*, *Molgula occulta*); un représentant de la famille des Cynthiidae (*Styelopsis grossularia*); 2<sup>o</sup>. parmi les Ascidies sociales: *Clavelina Rissoana*, *Cl. lepadiformis*, *Perophora Listeri*; 3<sup>o</sup>. parmi les Ascidies composées: *Distaplia magnilarva*, *D. rosea*.

**A. Formation des cavités péribranchiales.** 1. Chez toutes ces espèces, je l'ai dit déjà, les parois épithéliales interne et externe des cavités péribranchiales sont d'origine ectodermique (voir fig. 1 à 3 et fig. 6).

2. Chez toutes ces espèces, les premiers indices de la formation des deux cavités péribranchiales apparaissent au même moment de l'ontogenèse: lorsque s'ébauchent les diverses parties constitutives du tube digestif ainsi que l'organe cardio-péricardique; lorsque la partie antérieure, renflée, du tube nerveux commence à se différencier en tube hypophysaire, vésicule sensorielle et ganglion du tronc, mais avant qu'apparaissent les premières granulations de pigment sensoriel.

3. Tandis que chez les Ascidiidae, les Ascidies sociales et les Ascidies composées que j'ai étudiées, il se forme deux invaginations (invaginations péribranchiales), distinctes et symétriques, de l'ectoderme, chez les Molgulidées et la Cynthiadée que j'ai étudiées, le point d'invagination est unique, médian et dorsal. Néanmoins, ce point d'invagination unique se continue avec deux diverticules latéraux, symétriques, correspondant par leur situation aux deux invaginations ectodermiques latérales des autres Ascidiens.

4. Chez tous les Ascidiens que j'ai étudiés le ou les deux points d'invagination de l'ectoderme siègent immédiatement en arrière du futur ganglion du tronc. Parmi les espèces que j'ai observées et qui montraient deux points d'invagination bien distincts, celles dont l'œuf est petit et peu chargé de vitellus (*Phallusia mamillata*, *Ascidia mentula*, *Ciona intestinalis*) nous montrent les deux points d'invagination beaucoup plus écartés l'un de l'autre et, par conséquent, de la ligne médio-dorsale, que les espèces dont l'œuf est plus volumineux et contient plus de vitellus. Parmi ces dernières il convient de

distinguer encore à ce point de vue. C'est ainsi que chez *Clavelina* et *Perophora*, dont l'œuf est beaucoup moins volumineux et contient beaucoup moins de vitellus que celui de *Distaplia*, la distance qui sépare les deux points d'invagination des ébauches péribranchiales est plus grande que chez cette dernière espèce.

5. Chez tous les Ascidiens que j'ai étudiés et qui montraient deux points d'invagination bien distincts, les deux invaginations

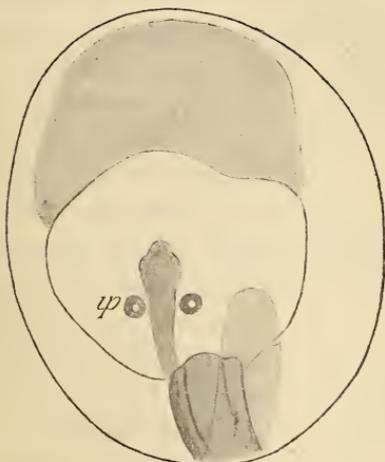


Fig. 1.

Fig. 1. *Distaplia magnilarva*. Embryon, vu par la face dorsale. *ip*, invagination péribranchiale.



Fig. 2.

Fig. 2. *Distaplia magnilarva*. Embryon (fragment), vu par la face dorsale. *ip*, invagination péribranchiale, début de la formation des deux sacs péribranchiaux; *ib*, invagination buccale.

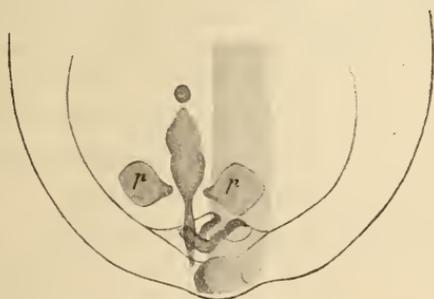


Fig. 3.

Fig. 3. *Distaplia magnilarva*. Embryon (fragment), vu par la face dorsale. *p*, les deux sacs péribranchiaux.

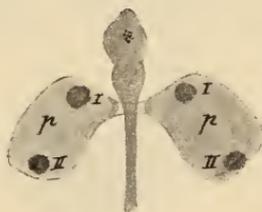


Fig. 4.

Fig. 4. *Distaplia magnilarva*. Embryon (fragment), vu par la face dorsale. *p*, les deux sacs péribranchiaux; *I* et *II*, ébauches des deux paires de fentes branchiales.

péribranchiales, en s'accroissant, s'insinuent progressivement tant dorso-ventralement que dans le sens antéro-postérieur, entre l'épiderme et l'épithélium branchial, de façon à constituer deux sacs

péribranchiaux, dont les parois épithéliales sont d'origine purement ectodermique. A chacun de ces sacs il y a lieu de distinguer : une paroi interne ou profonde, une paroi externe ou superficielle, un bord ventral, un bord dorsal, un bord antérieur et un bord postérieur. Les parois interne et externe sont lâchement adjacentes respectivement à la paroi branchiale et à l'épiderme. Suivant les quatre bords signalés, les parois interne et externe se continuent l'une avec l'autre, sauf sur une petite étendue, qui répond au point d'invagination (orifice péribranchial) et qui siège au bord dorsal du sac péribranchial. A ce niveau, la paroi interne de ce sac se continue, par l'intermédiaire de la lèvre interne de l'orifice péribranchial, avec la partie correspondante de l'épiderme, interposée entre les deux orifices péribranchiaux, la paroi externe du sac se continuant, par l'intermédiaire de la lèvre externe de l'orifice péribranchial, avec le restant de l'épiderme.

**B. Formation des deux premières paires de fentes branchiales** (Fig. 4, 5, 7 et 8). 1. Chez tous les Ascidiens que j'ai étudiés les

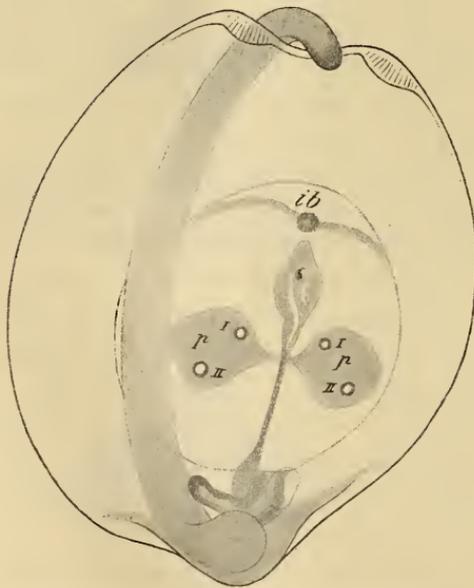


Fig. 5.

*Distaplia magnilarva*. Embryon vu, un peu obliquement, par la face dorsale. Les deux paires de fentes branchiales (I et II) viennent de se perforer.

ébauches des premières fentes branchiales apparaissent lorsque se montrent les premières granulations de pigment sensoriel dans la vésicule cérébrale.

Chez *Styelopsis*, les ébauches de la première paire de fentes branchiales se forment seules à ce stade ; celles de la seconde paire n'apparaissent que plus tard, peu de temps avant l'éclosion de la larve. Chez toutes les autres espèces que j'ai observées, les ébauches des deux premières paires se montrent simultanément.

De chaque côté du plan médian, l'ébauche de la 1<sup>ère</sup> fente branchiale (fig. 4, I)

apparaît vers le milieu du bord antérieur et l'ébauche de la 2<sup>ème</sup> fente branchiale (II), vers le milieu du bord postérieur du sac péribranchial correspondant. Tandis que dans tout le restant de son

étendue la paroi péribranchiale interne n'est que lâchement adjacente à la paroi branchiale, au niveau de l'ébauche de chacune des fentes branchiales futures l'épithélium branchial (d'origine endodermique), épaissi en un épithélium cylindrique simple suivant une zone circulaire, s'évagine (fig. 7) de telle sorte que le fond de l'évagination est intimement accolé à l'épithélium péribranchial interne (d'origine ectodermique). Un peu plus tard (fig. 5), au centre du fond de l'évagination (fig. 8), apparaît, entre des cellules contiguës des deux épithéliums accolés, un tout petit pertuis ou canalicule linéaire, qui, prolongeant la cavité d'évagination perpendiculairement aux surfaces épithéliales accolées, fait communiquer la cavité branchiale avec la cavité péribranchiale correspondante. Plus tard encore, le calibre de ce canalicule s'accroît par écartement des cellules épithéliales qui le délimitent, et ainsi se trouve constituée la fente branchiale. La paroi de cette fente, actuellement circulaire, est, dans la presque totalité de son étendue, formée par des cellules épithéliales cylindriques d'origine branchiale

ou endodermique; seules quelques cellules surbaissées, délimitant le pourtour de la lèvre externe ou péribranchiale de la fente, sont d'origine péribranchiale ou ectodermique. Seules les cellules cylindriques, d'origine endodermique, deviendront ciliées ultérieurement.

2. C'est à ce stade du développement qu'éclôt la larve de toutes les Ascidies simples que j'ai étudiées *Phallusia mamillata*, *Ascidia mentula*, *Ciona intestinalis*, *Lithonephrya eugyranda*, *Molgula occulta*

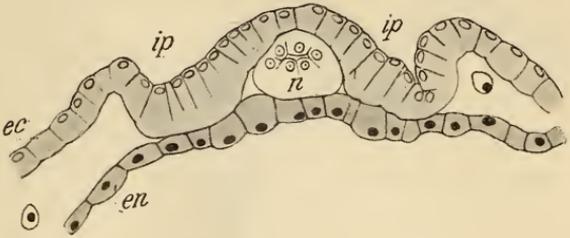


Fig. 6.

*Distaplia magnilarva*. Embryon. Partie dorsale d'une coupe transversale passant par les deux invaginations péribranchiales, *ip*. Stade correspondant à la fig. 1. *ec*, ectoderme; *en*, endoderme; *n*, système nerveux central.

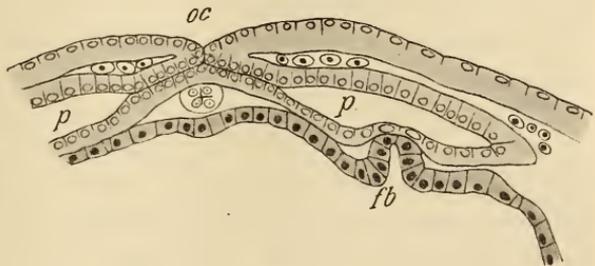


Fig. 7.

*Distaplia magnilarva*. Embryon. Partie dorsale d'une coupe transversale, passant par l'orifice cloacal (*oc*), les sacs péribranchiaux (*p*) et l'ébauche d'une fente branchiale (*fb*). Stade correspondant à la fig. 4.

et *Styelopsis grossularia*. Toutefois il convient d'établir une distinction en ce qui concerne cette dernière espèce. Tandis que la larve des autres espèces que je viens de citer est, au moment de l'éclosion, pourvue des deux premières paires de fentes branchiales perforées, quand la larve de *Styelopsis* éclôt, seules ses fentes branchiales de

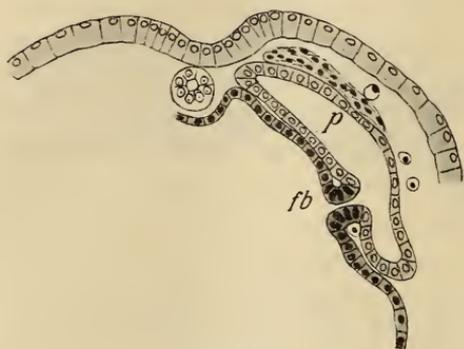


Fig. 8.

*Distaplia magnilaria*. Embryon. Fragment d'une coupe transversale passant par une fente branchiale perforée (fb). Stade correspondant à la fig. 5.

la 1<sup>ère</sup> paire sont perforées et même déjà assez allongées perpendiculairement à l'endostyle, tandis que les fentes de la 2<sup>ème</sup> paire ne sont encore qu'à l'état d'ébauches très courtes, non perforées.

D'autre part, au moment de l'éclosion, les larves de *Phalusia mamillata*, d'*Ascidia mentula* et de *Ciona intestinalis* sont — et resteront longtemps encore après leur fixation — pourvues des deux orifices

péribranchiaux distincts et assez écartés l'un de l'autre. Par contre, au moment de leur éclosion, les larves de *Lithonephrya*, de *Molgula* et de *Styelopsis* sont déjà pourvues de leur orifice cloacal, qui n'est autre d'ailleurs que l'orifice d'invagination primitif et commun des deux sacs péribranchiaux.

Quant aux embryons de *Clavelina*, de *Perophora* et de *Distaplia*, ils sont encore loin d'éclorre au moment où les deux paires de fentes branchiales sont perforées, c'est à dire au stade correspondant à l'éclosion de la larve des Ascidies simples. Mais les transformations que subissent leurs fentes branchiales à partir de ce stade sont du ressort de la formation des rangées transversales de stigmates branchiaux, de sorte que nous les examinerons dans le § suivant.

**C. Formation du cloaque.** Le moment de l'ontogenèse où se forme le cloaque et plus spécialement le moment où l'orifice cloacal est constitué varie chez les diverses espèces que j'ai étudiées. Chez les Ascidiidae cela ne se réalise que longtemps après l'éclosion, non seulement après que la 3<sup>ème</sup> paire de fentes branchiales s'est formée, mais même quand, aux dépens des fentes branchiales ont commencé à se former les rangées primitives de stigmates branchiaux. Chez les Ascidies sociales que j'ai observées (*Clavelina* et *Perophora*), le cloaque et l'orifice cloacal se forment vers le moment de l'éclosion

de la larve. Si l'on prend ce moment de l'éclosion comme terme de comparaison, il existe donc une différence entre les Ascidiidae et les Ascidies sociales et il existe même une différence entre *Clavelina* et *Perophora*, attendu que chez *Perophora* le cloaque et l'orifice cloacal unique sont formés avant l'éclosion de la larve, tandis que chez *Clavelina* ils se forment, soit au moment même de l'éclosion, soit immédiatement après l'éclosion. Mais cette différence n'existe plus si l'on prend comme terme de comparaison l'état de développement de la branchie. En effet, le cloaque et l'orifice cloacal se forment chez les Ascidies sociales que j'ai étudiées, tout comme chez les Ascidiidae, quand les fentes branchiales sont très sensiblement au même stade de leur transformation en les rangées primitives de stigmates.

Par contre, chez *Distaplia* (Fig. 7), le cloaque et l'orifice cloacal se forment d'une façon plus précoce, au moment même où, chez l'embryon, se perforent les deux paires de fentes branchiales. Enfin, chez les Molgulidae et chez *Styelopsis*, cette formation est encore plus précoce, puis qu'elle se confond avec celle des deux sacs péribranchiaux.

Quoi qu'il en soit de ces différences concernant le moment de leur apparition, la cavité cloacale et l'orifice cloacal se développent essentiellement de la même manière chez tous les Ascidiens dont les ébauches des deux cavités péribranchiales sont distinctes.

Leur mode de formation consiste essentiellement dans le fait que les deux orifices péribranchiaux se rapprochent du plan médian pour finir par se confondre en un orifice cloacal unique. Ce processus comprend, en réalité, deux phénomènes qui s'accomplissent d'une façon concomitante: d'une part, un mouvement de descente, une sorte d'invagination, de la partie de l'épiderme dorsal comprise entre les deux orifices péribranchiaux; d'autre part, le soulèvement des lèvres externes des orifices péribranchiaux, suivi de leur union dans le plan médian.

Il se produit pourtant des différences accessoires. Lorsque, comme c'est le cas chez les Ascidiidae, la distance qui sépare les deux orifices péribranchiaux est notable, le phénomène d'invagination de la bande épidermique, assez étendue, qui sépare les deux orifices péribranchiaux est plus apparent, plus marqué que lorsque cette distance est moindre et la bande épidermique plus restreinte (*Clavelina*, *Perophora* et surtout *Distaplia*). En outre, quand le processus de formation du cloaque et de l'orifice cloacal s'accomplit pendant le développement embryonnaire (*Perophora*, *Distaplia*), alors (fig. 7) les épithéliums qui constituent

respectivement le plancher et la voûte de la cavité cloacale, c'est à dire la bande épidermique dorsale invaginée et la partie de l'épithélium péribranchial externe avoisinant les lèvres externes des orifices péribranchiaux, s'accolent très intimement au point de paraître soudés, et cette disposition persiste pendant une partie du développement embryonnaire. Or, fait à signaler, cette union intime entre les parois du cloaque existe aussi chez les Molgulidae et chez *Styelopsis*. Il en résulte que chez les espèces où la formation du cloaque et de l'orifice cloacal a lieu au cours du développement embryonnaire, le cloaque est, pendant une période plus ou moins longue, représenté par une fente virtuelle, l'orifice cloacal étant aussi virtuel, tandis que les cavités péribranchiales sont constamment réelles. Plus tard, dans la dernière période du développement embryonnaire, les parois épithéliales du cloaque se décolent et la cavité cloacale devient réelle. Enfin, ce n'est que plus tard encore, soit au moment de l'éclosion, soit même au début de la métamorphose, que l'orifice cloacal, dont les lèvres s'étaient soudées, s'ouvre définitivement.

Ces particularités, qui ne sont pas sans offrir la plus grande analogie avec l'occlusion secondaire et transitoire du sac conjonctival (soudure de l'épithélium des bords libres des paupières) et des orifices externes des fosses nasales chez certains mammifères pendant la vie fœtale, ne se présentent nullement chez les espèces d'Ascidiens où la formation du cloaque et de l'orifice cloacal s'effectue après l'éclosion de la larve. Elles sont manifestement d'ordre secondaire et en corrélation avec le fait que cette formation s'accomplit pendant la vie embryonnaire.

## II. Formation des stigmates branchiaux chez les Tuniciers.

On admet actuellement qu'il existe deux modes de formation distincts des stigmates branchiaux chez les Tuniciers. L'un est caractérisé par le fait que les stigmates d'une même rangée transversale se forment par divisions d'une fente qui, au préalable, s'allonge transversalement (dans le sens dorso-ventral), constituant alors un proto-stigmate (protostigmate secondaire de M. DE SELYS). L'autre serait caractérisé par le fait que chaque stigmate d'une même rangée transversale se formerait par une petite perforation locale, autonome et distincte, des parois épithéliales branchiale et péribranchiale interne accolées.

Le premier mode, qui a été signalé pour la première fois par

M. ED. VAN BENEDEN et moi-même, a été décrit ensuite par MM. GARSTANG, WILLEY, SEELIGER, DE SELYS et DAMAS chez les Ascidiidae, les Molgulidae et les Cynthiidae parmi les Ascidies simples, ainsi que chez l'oozoïde des Botryllidae et des Polystyelidae, parmi les Ascidies composées. M. GARSTANG a admis, en outre, que les stigmates branchiaux transverses qui siègent, disposés en une série longitudinale, sur chacune des parois latérales du sac branchial de *Pyrosoma* sont, en réalité, des protostigmates non subdivisés en stigmates. Mais, tandis que MM. ED. VAN BENEDEN, SEELIGER, GARSTANG et moi-même admettions qu'il se forme, au cours de l'ontogénèse, autant de protostigmates distincts et autonomes qu'il y aura, plus tard, de rangées transversales de stigmates branchiaux, MM. WILLEY, DE SELYS et DAMAS ont établi que chez les Ascidiidae et les Molgulidae, il ne se forme jamais que 6 protostigmates (protostigmates secondaires de MM. DE SELYS et DAMAS) de chaque côté du sac branchial, ces protostigmates provenant, par couples, de 3 fentes primitives (protostigmates primaires de MM. DE SELYS et DAMAS).

Par mes recherches actuelles: 1°. je confirme les observations de MM. DE SELYS, DAMAS et WILLEY, en ce qui concerne la formation des 6 paires de protostigmates chez les Molgulidae et celles de M. DE SELYS chez les Ascidiidae; 2°. j'établis que chez les Cynthiidae (*Stylopsis*) le nombre des paires de protostigmates devient secondairement plus considérable et je montre qu'elles dérivent néanmoins toutes de 3 paires de fentes branchiales, comme chez les Molgulidae et les Ascidiidae; 3°. j'établis donc que dans les 3 familles d'Ascidies simples les protostigmates, quel que soit leur nombre, dérivent tous de 3 paires de fentes branchiales; 4°. je démontre, enfin, que les stigmates transverses de *Pyrosoma* ne sont pas les homologues des protostigmates des Ascidiens, mais sont bien des stigmates branchiaux.

Quant au 2<sup>ème</sup> mode de formation des stigmates branchiaux, mentionné plus haut, on admet qu'il se réalise, non seulement chez l'oozoïde de *Distaplia*, de *Clavelina* et de *Perophora*, mais encore dans le blastozoïde des Ascidies sociales et composées.

Or, mes recherches actuelles démontrent que ce second mode de formation des stigmates branchiaux n'existe pas. J'ai pu établir, entre les deux termes extrêmes représentés respectivement par le processus qui s'accomplit chez *Clavelina* (oozoïde) et les Ascidies simples, et par celui qui se passe dans le blastozoïde des Ascidies sociales et composées, toute une série de modalités qui constituent

des transitions graduelles entre eux. C'est de cette importante question que je désire m'occuper maintenant.

Il serait rationnel de décrire en premier lieu ce qui se passe chez le blastozooïde de *Pyrosoma*, puis chez l'oozoïde de *Clavelina*, attendu que chez eux la paire ou les deux paires de fentes branchiales se transforment directement en la rangée unique (*Pyrosoma*) ou en les deux rangées primitives (*Clavelina*) de stigmates branchiaux, sans qu'il se produise jamais d'éléments correspondant aux protostigmates des Ascidies simples, tandis qu'il s'en produit, au contraire, chez l'oozoïde de *Distaplia* et de *Perophora*. Des considérations didactiques m'engagent à adopter pour l'exposé résumé de mes observations l'ordre suivant: 1. oozoïde de *Clavelina*; 2. Ascidies simples; 3. oozoïde de *Distaplia*; 4. oozoïde de *Perophora*; 5. blastozooïde des Ascidies sociales et composées; 6. blastozooïde de *Pyrosoma*.

### 1. Formation des stigmates branchiaux chez l'oozoïde de *Clavelina* Rissoana.

**A. Formation des deux rangées transversales primitives**<sup>1</sup>. 1. Lorsque, chez l'embryon, les deux paires de fentes branchiales se sont perforées, chaque fente constitue un orifice circulaire, qui ne tarde pas à s'allonger à peu près transversalement (fig. 9). Elle se divise ensuite en deux tronçons égaux, qui prennent bientôt la forme de croissants transverses (fig. 10) à concavité dirigée vers le sinus sanguin transverse rudimentaire, qui sépare les deux fentes branchiales d'un même côté du corps. La concavité des deux croissants transverses de la 1<sup>ère</sup> rangée, dérivant de la 1<sup>ère</sup> fente branchiale, est donc tournée en arrière, tandis que la concavité des deux croissants transverses de la 2<sup>ème</sup> rangée, dérivant de la 2<sup>ème</sup> fente branchiale, est tournée en avant.

Plus tard encore (fig. 11), chacun de ces croissants se divise, perpendiculairement à son axe transversal, en 2 stigmates égaux, de forme circulaire, dont l'ouverture est très petite. Le croissant

<sup>1</sup> J'entends par rangée transversale primitive l'ensemble des stigmates qui, disposés en une même rangée transversale à un moment du développement, proviennent de divisions successives, perpendiculaires à l'axe transversal (dorso-ventral), d'une même fente branchiale (*Clavelina*) ou d'un même protostigmate (*Ascidies simples*, *Perophora*, *Distaplia*). Dans la suite du développement, il peut se faire que les rangées primitives se dédoublent, par suite de la division de tous les stigmates des rangées préexistantes, ces divisions s'opérant alors parallèlement à la direction de l'axe transversal des protostigmates. Ces rangées, je les appelle secondaires.

ventral se divise souvent avant le croissant dorsal de la même rangée.

Telle est la disposition réalisée au moment où la larve éclôt (fig. 12): il existe, sur chacune des parois latérales du sac branchial, deux rangées transversales, l'une antérieure (*I*) et l'autre postérieure

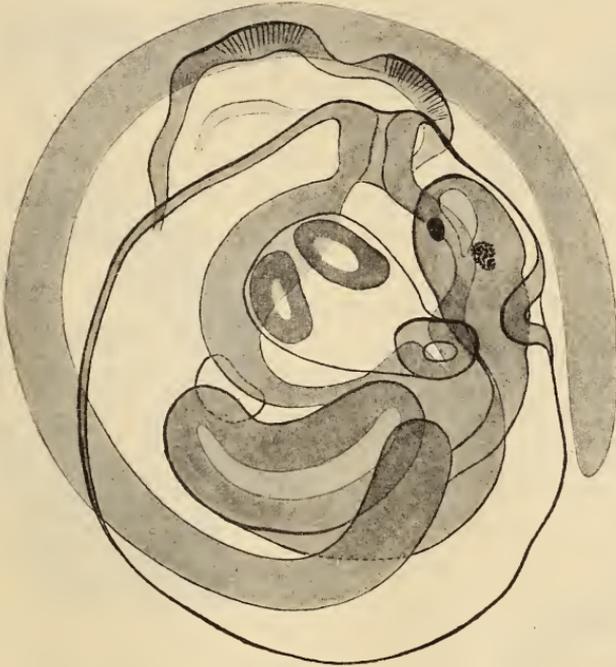


Fig. 9.

*Clavelina Rissoana*. Embryon. Vue d'ensemble, par la face gauche.

(II), de 4 stigmates branchiaux primitifs, petits et circulaires, dont les lèvres sont formées par un épithélium cylindrique simple.

2. Au début de la métamorphose, les 4 stigmates primitifs (*1, 2, 3, 4*) de chacune des deux rangées primitives s'accroissent dans le sens antéro-postérieur, de telle sorte que, dans chaque rangée, leur taille est d'autant moindre qu'il s'agit d'un stigmate plus rapproché de la ligne médio-ventrale (fig. 13). Les lèvres des trois stigmates dorsaux primitifs (*1, 2, 3*) deviennent ciliées avant celles du stigmate ventral primitif (*4*). Enfin, le bord ventral de ce dernier s'épaissit: cet épaississement est la première ébauche, pleine, d'un nouveau stigmate ventral (*5*): elle se détache ensuite de son lieu de formation, avant de se perforer.

3. En même temps qu'apparaît cette ébauche pleine du premier

stigmate ventral néoformé (5), ou bien un peu plus tard (fig. 14), quand déjà ce premier stigmate ventral néoformé (5) s'est séparé et perforé ou même a déjà fourni l'ébauche pleine d'un second stigmate ventral néoformé (6), apparaît dans la 1<sup>ère</sup> rangée primitive (fig. 14 et 15) l'ébauche pleine d'un premier stigmate dorsal néoformé (1'), aux dé-

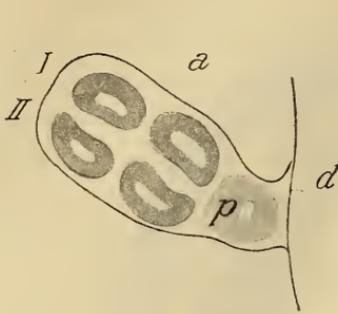


Fig. 10.

*Clavelina Rissoana*. Embryon. Vue d'ensemble, par la face gauche, des deux rangées transversales (I et II) de croissants transverses. *d*, ligne médio-dorsale; *a*, limite de la cavité péribranchiale; *p*, orifice péribranchial gauche.

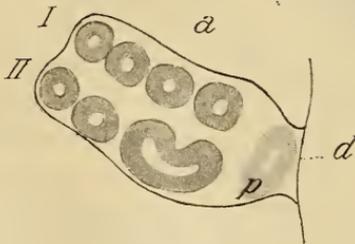


Fig. 11.

*Clavelina Rissoana*. Embryon. Idem. Stade plus avancé.

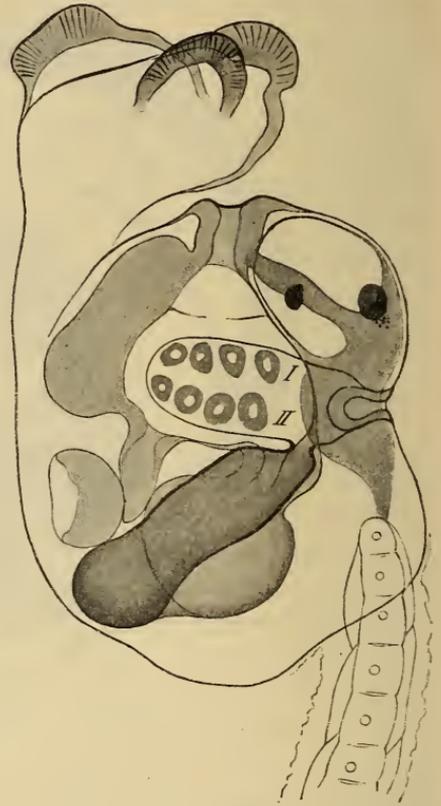


Fig. 12.

*Clavelina Rissoana*. Larve au moment de l'éclosion. Face gauche.

pens de l'extrémité antérieure, épaissie, du bord dorsal du stigmate dorsal primitif (1).

C'est pourtant généralement (fig. 15) au moment où ce premier stigmate dorsal néoformé (1') de la 1<sup>ère</sup> rangée primitive se perforé, que se forme l'ébauche pleine du deuxième stigmate ventral néoformé (6), aux dépens du bord ventral du premier stigmate ventral néoformé et perforé (5).

A ce stade donc (fig. 15), où dans la larve métamorphosée il n'y a plus de vestiges de la queue larvaire, le sac branchial est généralement constitué de la manière suivante:

1<sup>ère</sup> rangée primitive: 6 stigmates ouverts; ce sont le premier dorsal et antérieur néoformé (*I'*) encore tout petit et provenant du premier dorsal primitif (*I*); puis, les 4 stigmates primitifs et ciliés (*1, 2, 3, 4*), dont la taille va diminuant du dos vers le ventre, et, enfin, le premier stigmate ventral néoformé (*5*), perforé mais non cilié, tout petit encore, plus petit que *4* et dérivé de ce dernier, le bord ventral de ce stigmate *5* étant épaissi en l'ébauche, pleine, du futur stigmate *6*.

2<sup>ème</sup> rangée primitive: les 4 stigmates primitifs ouverts et ciliés (*1, 2, 3, 4*), constitués comme les correspondants de la 1<sup>ère</sup> rangée; puis, un stigmate ventral néoformé (*5*), tout petit, ouvert mais non cilié, détaché de *4* dont il dérive et ayant, lui-même, son bord ventral épaissi en l'ébauche du futur second stigmate ventral néoformé (*6*).

4. Telle que nous venons de la décrire, la 1<sup>ère</sup> rangée primitive, abstraction faite des stigmates intercalaires qu'elle formera plus tard, est à peu près complète. Elle le devient (comparer les fig. 15, 16, 17 et 18) de la manière suivante. Le premier stigmate dorsal néoformé (*I'*) s'allonge d'avant en arrière, s'insinue progressivement entre le stigmate dorsal primitif (*I*) et la ligne médio-dorsale, en même temps que l'extrémité antérieure de son bord dorsal s'épaissit pour constituer l'ébauche d'un nouveau stigmate dorsal (*I''*), plus dorsal que lui. Ce 2<sup>ème</sup> stigmate dorsal néoformé (*I''*), tout en s'allongeant légèrement d'avant en arrière, peut encore donner naissance, par l'extrémité antérieure, épaissie, de son bord dorsal, à un 3<sup>ème</sup> stigmate dorsal (*I'''*). Telle est la constitution de la 1<sup>ère</sup> rangée transversale primitive (fig. 18), au moment où elle va commencer à se dédoubler.

Elle comprend donc: 1°. les 4 stigmates primitifs (*1, 2, 3, 4*), résultant d'une double division égale de la 1<sup>ère</sup> fente branchiale; 2°. les stigmates dorsaux néoformés (*I', I'' et I'''*) qui résultent, en dernière analyse, d'une excroissance du bord dorsal du stigmate dorsal primitif (*I*), excroissance qui, au fur et à mesure qu'elle progresse à la fois en avant et vers la ligne médio-dorsale, se coupe en disques épithéliaux pleins, qui se perforent ensuite pour constituer les trois stigmates dorsaux néoformés, disposés en une série obliquement dirigée en avant et vers la ligne médio-dorsale; 3°. enfin, deux stigmates ventraux néoformés (*5 et 6*), résultant d'une excroissance du bord ventral du stigmate ventral primitif (*4*), excroissance qui, au fur et à mesure qu'elle progresse vers la ligne médio-ventrale, se coupe en disques épithéliaux pleins, qui se perforent ensuite pour constituer les deux stigmates ventraux néoformés. L'ensemble des stigmates de la

1<sup>ère</sup> rangée forme alors une série obliquement dirigée dorsalement et en avant. Dans cette série, abstraction faite du ou des deux derniers stigmates dorsaux néoformés, dont la taille va en décroissant vers la ligne médio-dorsale et qui ne siègent qu'en avant, tous les autres stigmates, non seulement occupent toute la hauteur actuelle de la série, mais leur longueur va en décroissant progressivement du dos vers le ventre.

Tout le processus de la formation de la 1<sup>ère</sup> rangée transversale primitive peut donc se résumer de la façon suivante (comparer les fig. 9 à 18).

La 1<sup>ère</sup> fente branchiale se subdivise d'abord en deux parties égales; chacune d'elles prend la forme d'un croissant transverse, qui se subdivise, à son tour, en deux parties égales. La fente branchiale a alors donné naissance à 4 stigmates primitifs, égaux et circulaires: un dorsal (1), un latéro-dorsal (2), un latéro-ventral (3) et un ventral (4). Puis, ces 4 stigmates primitifs s'accroissent inégalement dans le sens antéro-postérieur, de telle sorte qu'ils sont d'autant plus allongés qu'ils sont plus rapprochés de la ligne médio-dorsale. Enfin, le bord ventral du stigmate ventral primitif (4) s'accroît, vers la ligne médio-ventrale, en une excroissance pleine qui, au fur et à mesure qu'elle pousse ventralement, se divise successivement en deux stigmates ventraux néoformés (5 et 6). Un processus semblable s'accomplit à l'extrémité antérieure du bord dorsal du stigmate dorsal primitif (1), de façon que cette excroissance pousse à la fois dorsalement et en avant. A ses dépens se forment, l'un après l'autre, 2 ou 3 stigmates dorsaux néoformés (1', 1'' ou 1', 1'' et 1'''). Le premier dorsal néoformé (1') seul, en s'accroissant d'avant en arrière, finit par acquérir la même longueur que le stigmate dorsal primitif (1), tandis que le ou les deux autres (1'' ou 1'' et 1''') restent petits et reportés en avant. Quoi qu'il en soit, la formation des stigmates néoformés, tant dorsaux que ventraux, n'est, en dernière analyse, que le résultat de deux processus consécutifs: d'une part la croissance des deux extrémités de la fente branchiale; d'autre part, la subdivision de ces extrémités accrûtes; mais ces deux processus se couvrent partiellement.

Quant à la 2<sup>ème</sup> rangée primitive, pour se compléter après le stade que j'ai décrit plus haut (fig. 15), elle subit aussi du côté dorsal des modifications semblables à celles qui se passent à l'extrémité dorsale de la 1<sup>ère</sup> rangée. Ces modifications commencent à se produire, soit en même temps, soit, le plus souvent, un peu plus tardivement que

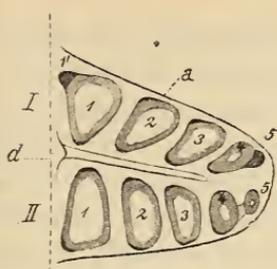


Fig. 13.

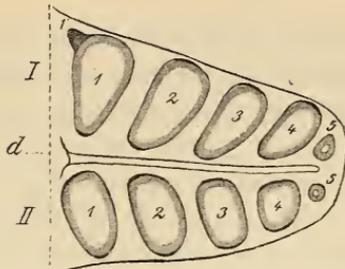


Fig. 14.

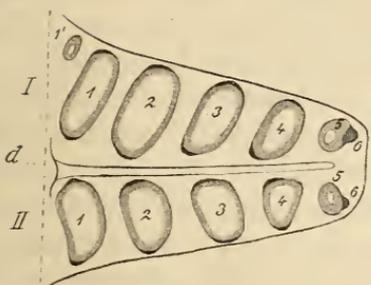


Fig. 15.

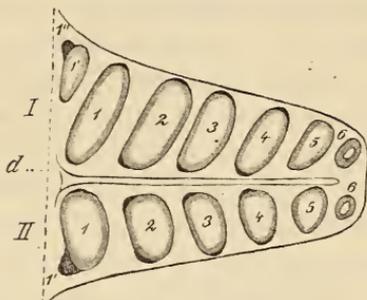


Fig. 16.

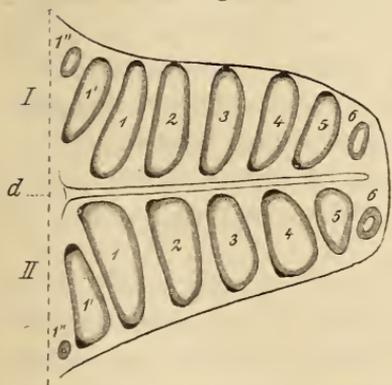


Fig. 17.

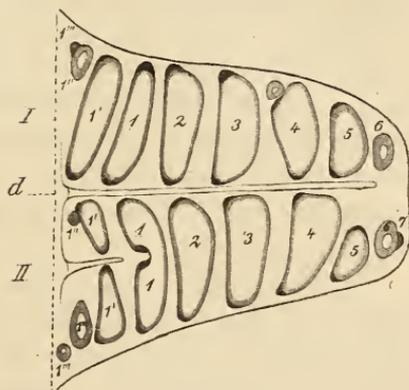


Fig. 18.

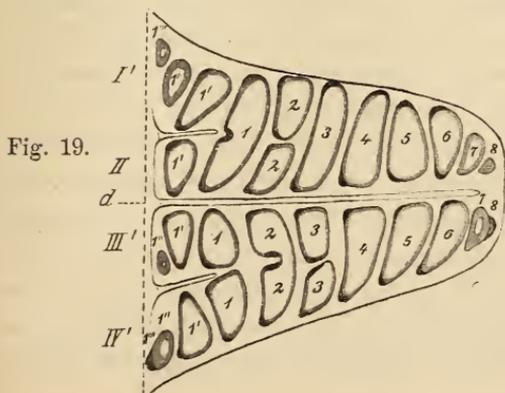


Fig. 19.

Fig. 13 à 19. *Clavelina Rissoana*. Oozoïde. Stades successifs de la formation des 4 premières rangées transversales de stigmates branchiaux du côté droit (voir le texte). *d*, ligne médio-dorsale.

celles de la partie dorsale de la 1<sup>ère</sup> rangée (fig. 16). L'extrémité postérieure du bord dorsal du stigmate dorsal (*I*) de la 2<sup>ème</sup> rangée s'épaissit, puis donne un bourgeon plein, qui se détache, se perfore et constitue le premier stigmate dorsal néoformé (*I'*). Pendant que ce stigmate s'allonge d'arrière en avant, il donne, par le même processus et aux dépens de son extrémité postérieure, naissance à un 2<sup>ème</sup> stigmate dorsal néoformé (*I''*), plus dorsal que lui (fig. 17). Finalement la 2<sup>ème</sup> rangée primitive se trouve constituée comme la 1<sup>ère</sup>, avec cette seule différence (fig. 17) que le dernier stigmate dorsal néoformé (*I''*), au lieu de siéger au bord antérieur de la rangée, siège à son bord postérieur, tous les autres stigmates de la rangée, à partir du premier dorsal néoformé (*I'*) constituant une série d'orifices allongés, dont la longueur va en décroissant du dos vers le ventre. Tout le processus de la formation des stigmates de la 2<sup>ème</sup> rangée primitive, issus de la 2<sup>ème</sup> fente branchiale, s'accomplit donc selon les mêmes lois que la formation des stigmates de la 1<sup>ère</sup> rangée primitive.

**B. Formation des quatre premières rangées transversales secondaires. Augmentation du nombre des stigmates dans chaque rangée.** La situation occupée par les stigmates dorsaux néoformés autres que le premier (*I'*) dans les deux rangées au stade que je viens de décrire (fig. 17) est, en réalité, le premier indice de la subdivision des deux rangées primitives en les quatre premières rangées secondaires. Ce dédoublement s'accomplit de la même façon dans les deux rangées primitives; mais il commence dans la 2<sup>ème</sup> rangée, un peu plus tôt que dans la 1<sup>ère</sup> (fig. 18).

Il débute, dans l'une comme dans l'autre (fig. 18 et 19), par la division, en deux parties égales, du stigmate *I'*, à l'aide d'une saillie épithéliale qui, procédant de son bord dorsal, le divise perpendiculairement à son grand axe antéro-postérieur. Or, étant donné qu'à ce moment (fig. 19) les stigmates *I''* et *I'''* de la 1<sup>ère</sup> rangée primitive ne siègent encore qu'à son bord antérieur, il en résulte qu'ils se trouvent naturellement être les deux stigmates les plus dorsaux de la 1<sup>ère</sup> rangée secondaire en voie de formation, (*I'*) lorsque *I'* est divisé en son milieu. De même (fig. 18), étant donné que *I''* et *I'''* de la 2<sup>ème</sup> rangée primitive ne siègent encore qu'à son bord postérieur, ils se trouvent être les stigmates les plus dorsaux de la 4<sup>ème</sup> rangée secondaire en voie de formation, lorsque *I'* s'est divisé en son milieu (fig. 19 *IV'*). Après que s'est effectuée cette subdivision de *I'*, le stigmate plus ventral que lui (*I*) subit le même sort et ce processus de division en deux parties égales s'accomplit de proche en proche

pour chacun des stigmates de plus en plus ventraux de chaque rangée primitive. En même temps, un vaisseau transverse intersériel, procédant de la ligne médio-dorsale, pousse progressivement entre les deux moitiés de chaque stigmaté subdivisé.

Au début donc les 2 rangées primitives ne se dédoublent en 4 rangées transversales secondaires que du côté dorsal, tandis que dans tout le restant de leur étendue, elles sont encore indivises. Mais pendant que ce processus de dédoublement se poursuit progressivement dans le sens dorso-ventral, le nombre des stigmates de chaque rangée existante augmente: 1°. par formation, à l'extrémité ventrale de la rangée primitive (fig. 18 et 19), de nouveaux stigmates de plus en plus ventraux, formation qui s'accomplit suivant le processus, décrit plus haut pour le développement des premiers stigmates ventraux néoformés (excroissance épithéliale, pleine, du bord ventral du dernier stigmaté ventral néoformé, qui se détache puis se perfore); 2°. par formation, suivant le même processus, d'un petit nombre de nouveaux stigmates dorsaux, aux dépens du bord dorsal, épaissi, du stigmaté le plus dorsal de la rangée (fig. 18 et 19); 3°. enfin, par formation, suivant le même processus, de stigmates intercalaires, aux dépens des extrémités antérieure et postérieure, épaissies, des longs stigmates antéro-postérieurs existants (fig. 18).

Lorsque ce processus de dédoublement des deux rangées primitives, à progression dorso-ventrale, s'est poursuivi pendant un certain temps, il arrive un moment (il y a alors une vingtaine de stigmates par rangée) où l'on voit le plus ventral des stigmates actuels de la rangée primitive, tout petit encore, se diviser en deux par un plan transversal, c'est à dire perpendiculaire à son diamètre antéro-postérieur. C'est le premier indice du dédoublement de la rangée primitive à son extrémité ventrale. A ce stade donc, chaque rangée primitive est dédoublée en 2 rangées secondaires: 1°. sur une assez grande étendue, du côté dorsal; 2°. sur une très

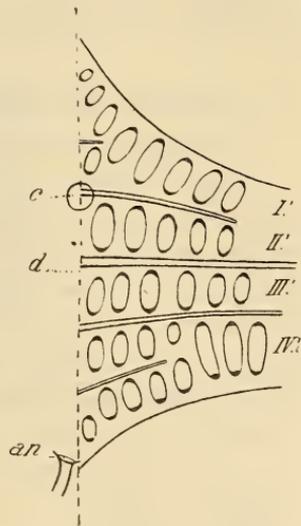


Fig. 20.

*Clavelina Rissoana*. Blastozoïde  
Même image que dans l'oozoïde le plus avancé que j'aie étudié. Les 4 premières rangées transversales de stigmates, dont la région dorsale seule est représentée, sont formées; la 1<sup>ère</sup> (I') et la 4<sup>ème</sup> (IV') commencent à se dédoubler à leur extrémité dorsale. d, ligne médio-dorsale; c, projection de l'orifice cloacal; an, anus, à gauche du plan médian.

petite étendue (1 stigmate), à son extrémité ventrale. Dans le restant de son étendue elle est indivise encore. A partir de ce moment, le dédoublement des deux rangées primitives, par subdivision, en deux parties égales, des stigmates intermédiaires encore indivis, progresse, à la fois dorso-ventralement et ventro-dorsalement, jusqu'à ce qu'elle soit achevée.

Ainsi les deux rangées primitives ont fourni, par dédoublement, 4 rangées secondaires, placées les unes derrière les autres et dérivant, par couples, des deux rangées primitives (fig. 20).

C'est le stade le plus avancé que j'aie pu obtenir par culture de l'oozoïde. Mais j'ai pu poursuivre la suite du développement du sac branchial chez le blastozoïde. J'en parlerai plus loin.

## 2. Formation des stigmates branchiaux chez les Ascidies simples.

### A. Formation des protostigmates.

Chez *Clavelina*, *Perophora* et *Distaplia*, il ne se forme que deux paires de fentes branchiales, tandis que chez toutes les Ascidies simples étudiées jusqu'à ce jour, il s'en forme trois paires autonomes : ce sont ces orifices que MM. DE SELYS et DAMAS appellent protostigmates primaires. D'autre part, MM. WILLEY, DE SELYS et DAMAS, pour les Molgulidae, et M. DE SELYS, pour les Ascidiidae, ont démontré que chacun de ces orifices, après s'être allongé, se recourbe en fer à cheval par son extrémité ventrale; puis, se coupant au niveau de la courbure du fer à cheval, se subdivise en un couple d'orifices, placés l'un derrière l'autre, que ces auteurs appellent protostigmates secondaires et que j'appellerai simplement protostigmates, attendu que j'ai démontré que les soi-disant protostigmates primaires sont, en réalité des fentes branchiales.

J'ai repris, à mon tour, l'étude de la formation des protostigmates chez les Ascidiidae (*Ciona intestinalis*) et chez les Molgulidae (*Molgula occulta*) et j'ai étudié, en outre, cette même question chez un représentant de la famille des Cynthiidae, *Stylopsis grossularia*.

1. Ascidiidae. Chez *Ciona intestinalis* (fig. 21 à 25) — et mes observations sur ce point ne font que confirmer l'opinion émise par M. DE SELYS — chaque fente branchiale s'allonge transversalement, puis se recourbe à son extrémité ventrale de façon à prendre la forme d'un fer à cheval ouvert dorsalement et à branches inégales. Mais tandis que la 1<sup>ère</sup> et la 3<sup>ème</sup> fentes branchiales se recourbent en arrière, de telle sorte que des deux branches du fer à cheval que forme chacune d'elles, la plus longue est antérieure et la plus courte, pos-

térieure; au contraire la 2<sup>ème</sup> fente branchiale se recourbe en avant et se transforme en un fer à cheval dont la branche la plus longue

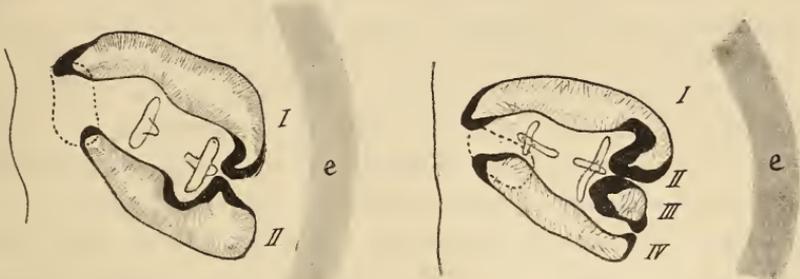


Fig. 21.

Fig. 22.

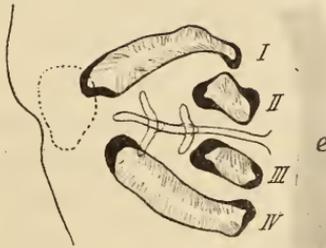


Fig. 23.

Fig. 21 à 23. *Ciona intestinalis*. Larves en métamorphose. Trois stades successifs de la formation des 4 premiers protostigmates (I à IV) aux dépens des deux premières fentes branchiales. Face latérale droite. e, endostyle.

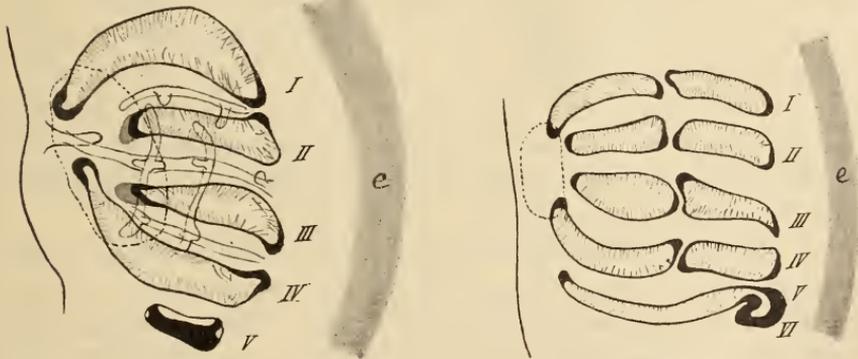


Fig. 24.

Fig. 25.

Fig. 24. *Ciona intestinalis*. Le 3<sup>ème</sup> fente branchiale droite commence à se perforer.  
 Fig. 25. *Ciona intestinalis*. Début de la formation des protostigmates V et VI aux dépens de la 3<sup>ème</sup> fente branchiale. Les 4 premiers protostigmates sont divisés en deux.

est postérieure, tandis que la plus courte est antérieure. Il en résulte que chez *Ciona* — comme chez toutes les autres espèces d'Ascidiidae étudiées jusqu'à ce jour — la situation occupée par les protostigmates

*I*, *IV* et *V* est celle qu'occupaient respectivement les fentes branchiales 1, 2 et 3.

2. *Molgulidae*. Chez *Molgula occulta*, que j'ai étudiée, le mode de formation des protostigmates s'accomplit suivant le processus que MM. DE SELYS et DAMAS ont décrit chez *M. ampulloides* et M. WILLEY, chez *M. manhattensis*. Chacune des 3 fentes branchiales d'un même côté s'allonge transversalement, puis se recourbe en arrière, par son extrémité ventrale, de façon à prendre la forme d'un fer à cheval, ouvert dorsalement et à branches inégales. La branche antérieure est la plus longue des deux. Il en résulte que, quand les deux branches de chaque fer à cheval se sont séparées, par une division effectuée au niveau de la courbure du fer à cheval, la situation occupée par les protostigmates *I*, *III* et *V* est celle qu'occupaient respectivement les fentes branchiales 1, 2 et 3.

3. *Cynthiidae*. Jusqu'à ce jour aucune espèce de la famille des *Cynthiidae* n'avait fait l'objet d'études suivies concernant le mode de formation des fentes branchiales et des protostigmates. M. GARSTANG pourtant a prétendu — et j'ai moi-même admis naguère — que les protostigmates de *Styelopsis grossularia* naissent, chacun isolément, par une perforation autonome de la paroi épithéliale du sac branchial accolée à l'épithélium péribranchial interne. C'est de cette même espèce que j'ai repris l'étude.

a) J'ai déjà dit plus haut que chez la larve de *Styelopsis*, au moment de l'éclosion, une seule paire de fentes branchiales, la 1<sup>ère</sup> ou antérieure, est ouverte. Ces fentes sont même assez allongées perpendiculairement à l'endostyle, tandis que les fentes de la 2<sup>ème</sup> paire ne sont encore qu'à l'état d'ébauches très courtes, non perforées et situées au voisinage du futur sillon rétropharyngien.

b) Cette disposition persiste encore, pendant un certain temps, après la fixation de la larve.

c) Plus tard, au moment où la 2<sup>ème</sup> fente branchiale, encore courte, se perfore, la 1<sup>ère</sup>, plus allongée encore que précédemment, s'est recourbée en arrière, par son extrémité ventrale. Elle commence donc à affecter la forme d'un fer à cheval (1<sup>er</sup> fer à cheval), à branche antérieure longue, à branche postérieure courte et à courbure ventrale. La concavité du fer à cheval est ouverte dorsalement. Je n'ai observé ce stade, que sur des spécimens débités en coupes sérieuses.

d) Le stade suivant montre la première apparition des deux premiers sinus longitudinaux. Aux dépens du 1<sup>er</sup> fer à cheval, se sont constitués deux protostigmates séparés (*I* et *II*) et placés l'un derrière

l'autre, *II* est un peu plus court que *I*, mais un peu plus allongé transversalement que la 2<sup>ème</sup> fente branchiale, qui est située en arrière. Cette dernière, assez allongée déjà, commence à se transformer en un fer à cheval (le 2<sup>ème</sup>), disposé comme l'était le 1<sup>er</sup> fer à cheval au stade précédent, c'est à dire que la 2<sup>ème</sup> fente branchiale, dont il dérive, s'est recourbée en arrière, par son extrémité ventrale. Le 2<sup>ème</sup> fer à cheval de *Styelopsis* se dispose donc comme le correspondant des *Molgulidae* et non pas comme celui des *Ascidiidae*.

e) Plus tard encore, il existe 4 protostigmates (*I* à *IV*) transverses et parallèles entre eux. Leur longueur (diamètre transversal) va en décroissant régulièrement d'avant en arrière, c'est à dire du protostigmate *I* au protostigmate *IV*. Les protostigmates *III* et *IV* dérivent manifestement de la 2<sup>ème</sup> fente branchiale, par section de la courbure du 2<sup>ème</sup> fer à cheval.

f) Il existe déjà 4 protostigmates (*I* à *IV*), généralement indivis et croisés par les deux premiers sinus longitudinaux, lorsque se montre, comme une ébauche pleine, non perforée et autonome, la 3<sup>ème</sup> fente branchiale (fig. 26). Elle est située un peu en avant du

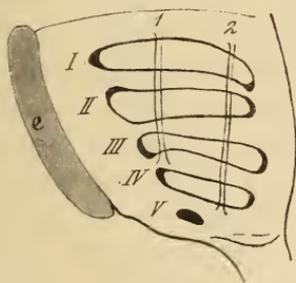


Fig. 26.

Fig. 26. *Styelopsis grossularia*. Formation de la 3<sup>ème</sup> fente branchiale (V) aux dépens d'une ébauche pleine, autonome. Dans les fig. 26 à 28, les chiffres romains indiquent les divers protostigmates. 1 et 2, les deux premiers sinus longitudinaux formés; 3 et 4, les sinus longitudinaux qui se forment en second lieu; e, endostyle.

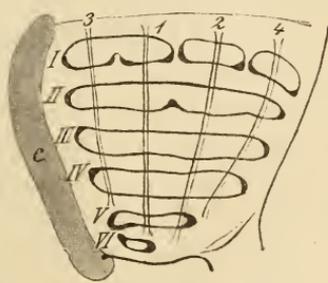


Fig. 27.

Fig. 27. *Styelopsis grossularia*. Situation du 6<sup>ème</sup> protostigmate (VI) au moment où il vient de se former.

sillon rétropharyngien, en arrière et à quelque distance de l'extrémité ventrale du protostigmate *IV*. Elle apparaît, sur les coupes, comme une évagination épaissie de l'épithélium branchial, très intimement unie à l'épithélium péribranchial interne. C'est de cette façon que se montre aussi, comme les fentes branchiales des deux premières paires, celles de la 3<sup>ème</sup> paire chez les *Ascidiidae* et les *Molgulidae*.

g) La 3<sup>ème</sup> fente branchiale se perforé ensuite; puis, elle s'allonge transversalement, surtout vers la ligne médio-dorsale.

Bien que je n'aie pas observé directement le fait, je ne doute pourtant pas que la 3<sup>ème</sup> fente branchiale, se comportant, à son tour, comme l'ont fait précédemment la 1<sup>ère</sup> et la 2<sup>ème</sup>, ne se recourbe, en arrière, en un fer à cheval (le 3<sup>ème</sup>) par son extrémité ventrale, pour fournir ensuite, en se divisant au niveau de sa courbure, les protostigmates *V* et *VI*, que j'ai observés. Ce qui me fait admettre qu'il doit en être ainsi, c'est qu'au moment (fig. 27) où le protostigmate *VI*, déjà séparé de *V*, est pourtant encore très petit quoique perforé, il est situé immédiatement en arrière de l'extrémité ventrale du protostigmate *V*, à la même distance de l'endostyle, tandis qu'il n'en est pas de même (fig. 28 *XI*) pour les protostigmates suivants, à partir de *VII* y compris et dont j'ai pu suivre directement le mode de formation. Il me paraît impossible d'admettre que le protostigmate *VI* naisse par perforation d'une ébauche pleine, autonome, si je m'en réfère d'une part à son mode de formation chez les autres Ascidies simples étudiées, et d'autre part à la situation et aux rapports de son extrémité ventrale vis-à-vis du protostigmate *V* (fig. 27) ainsi qu'à la suite du développement de la branchie chez *Styelopsis*.

h) Chez *Styelopsis*, en effet, de chaque côté du sac branchial, il ne se forme pas 6 protostigmates seulement, comme c'est le cas chez toutes les Ascidiidae et les Molgulidae étudiées jusqu'à ce jour. J'ai suivi toutes les phases successives du développement de la branchie jusqu'à l'apparition du protostigmate *XII* et je n'oserais même pas affirmer que le nombre des protostigmates ne puisse devenir plus considérable encore. Toutefois tandis que les 6 premiers (*I* à *VI*) se développent par couples aux dépens des 3 fentes branchiales<sup>1</sup>, suivant le processus que je viens de décrire et qui est identique à celui qui s'accomplit chez les Molgulidae, les protostigmates suivants, à partir de *VII* y compris, se développent d'une autre façon.

i) Lorsque le protostigmate *VI* s'est allongé dans le sens ventrodorsal, sa paroi épithéliale postérieure envoie, en arrière, un diverticule creux. Ce diverticule, dans l'étendue duquel l'épithélium s'est épaissi, est la première ébauche du protostigmate *VII*. Le protostigmate *VII* ne naît nullement, comme c'est très probablement le cas pour le protostigmate *VI*, aux dépens d'un cul de sac de l'extrémité ventrale du protostigmate précédent, recourbée en arrière.

<sup>1</sup> J'ai observé le fait pour les 2 premiers couples (protostigmates *I* à *IV*) qui dérivent des 2 premières fentes branchiales et j'ai dit sur quelles raisons je m'appuie pour admettre que le 3<sup>ème</sup> couple (protostigmates *V* et *VI*) dérivent de la 3<sup>ème</sup> fente branchiale.

Son ébauche apparaît, au contraire, à quelque distance de l'extrémité ventrale du protostigmate *VI* et elle procède, tout entière, de la paroi épithéliale postérieure de ce dernier (voir fig. 28, qui montre la formation du protostigmate *XI*, formation qui s'accomplit de la même manière pour tous les précédents à partir du *VII*<sup>e</sup>, c'est-à-dire pour tous

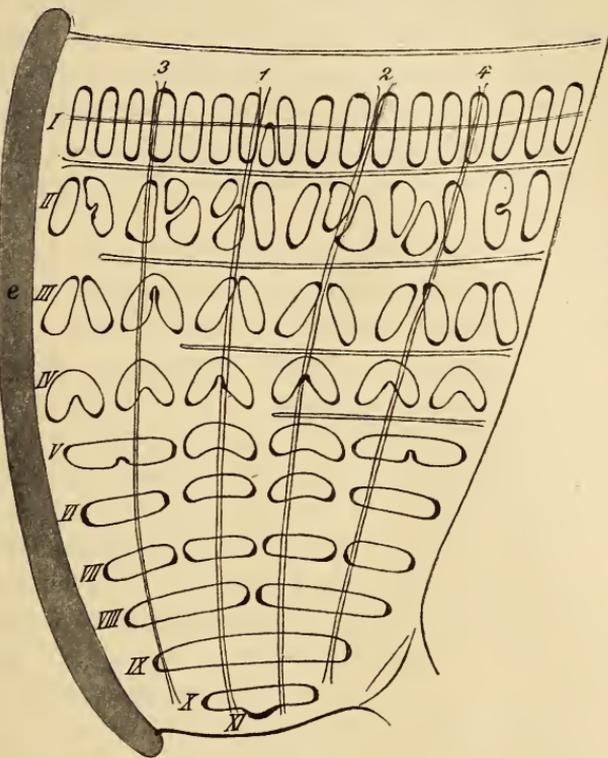


Fig. 28.

*Styelopsis grossularia*. Figure théorique, constituée à l'aide d'une série de figures réelles et destinée à montrer: 1° le mode de formation des protostigmates surnuméraires (*XI*); 2° la formation progressive des rangées transversales primitives aux dépens des divers protostigmates. *X*, protostigmate surnuméraire en train d'en former un nouveau (*XI*); *IX*, protostigmate indivis; *VIII*, division en 2 demi-protostigmates; *VII*, division en 4 quarts de protostigmate égaux; *VI*, les deux stigmates primitifs extrêmes (ventral et dorsal) s'allongent, puis se divisent en deux (*V*) pendant que les deux protostigmates intermédiaires prennent la forme de croissants transverses; *IV*, rangée transversale de 6 croissants transverses, en train de se diviser en 6 couples de stigmates obliques (*III*). Chacun de ces couples fournit probablement (*II*) 3 stigmates longitudinaux de la rangée primitive (*I*).

les protostigmates que j'appelle surnuméraires). Le point de cette paroi où cette ébauche se forme est parfaitement déterminé; il répond toujours à l'espace, très restreint, compris entre les extrémités postérieures des deux premiers sinus longitudinaux formés (*I* et *2*). Dans la suite, ce diverticule s'étrangle, puis se sépare de son lieu de formation pour constituer un petit orifice, à paroi épithéliale

épaissie. C'est le protostigmate *VII*, qui s'allonge ensuite transversalement tant vers la ligne médio-ventrale que vers la ligne médio-dorsale. Puis, suivant le même processus, ce protostigmate *VII* fournit à son tour, aux dépens de sa paroi épithéliale postérieure, l'ébauche du protostigmate *VIII*, et ainsi de suite. Chaque fois, l'ébauche du nouveau protostigmate naît aux dépens de la partie de la paroi épithéliale postérieure du protostigmate précédent, comprise entre les extrémités postérieures des 2 premiers sinus longitudinaux formés, qui, sur ces entrefaites, se sont accrûs en arrière.

J'ai, comme je l'ai dit, suivi le processus en question jusqu'au moment de la formation du protostigmate *XII*, dernier stade que j'aie étudié.

Il résulte de ce mode de développement que, de chaque côté du corps, chez *Styelopsis grossularia*, la formation des 6 premiers protostigmates s'accomplit, suivant le même processus que chez les Molgulidae, aux dépens des 3 fentes branchiales. Mais tandis que chez les Molgulidae et les Ascidiidae, il ne se forme jamais que ces 6 protostigmates, chez *Styelopsis* il s'en forme un plus grand nombre. Toutefois il faut distinguer entre le mode de formation des 6 premiers protostigmates et celui des suivants, que j'appelle surnuméraires. Les 6 premiers (*I* à *VI*) naissent, comme les 6 protostigmates des Molgulidae, par section de 3 fers à cheval, la branche antérieure de chaque fer à cheval devenant le protostigmate d'ordre impair (*I*, *III* ou *V*), alors que sa branche postérieure devient le protostigmate d'ordre pair (*II*, *IV* ou *VI*) du couple correspondant. Par contre, chacun des protostigmates surnuméraires (*VII*, *VIII* etc.) est le produit de la séparation d'un court diverticule du protostigmate situé immédiatement en avant de lui. Les protostigmates *I* et *II* proviennent donc de la 1<sup>ère</sup> fente branchiale; *III* et *IV* proviennent de la 2<sup>ème</sup> fente branchiale; la 3<sup>ème</sup> fente branchiale donne naissance, non seulement à *V* et *VI*, mais encore à tous les protostigmates surnuméraires. La formation de ces derniers est en corrélation avec le mode spécial de croissance du sac branchial. Elle a pour conséquence la forme en entonnoir, à sommet tronqué postérieur, qu'affecte cet organe. Il serait intéressant de rechercher si ces protostigmates surnuméraires sont propres à *Styelopsis*, ou bien s'ils constituent des formations communes à d'autres espèces de la famille des Cynthiidae.

Mais, quoi qu'il en soit des différences concernant le nombre des protostigmates qui se forment chez les Molgulidae, les Ascidiidae et les Cynthiidae, il se dégage des observations faites jusqu'à ce jour

sur la formation de ces organes, cette loi que toutes les Ascidies simples sont des Tuniciers pourvus de 3 paires de fentes branchiales.

### B. Formation des rangées transversales de stigmates branchiaux.

Les belles recherches de MM. DE SELYS et DAMAS chez les Molgulidae (*Molgula ampulloides*) et celles de M. DE SELYS chez les Ascidiidae (*Corella parallelogramma*) ont établi que chaque protostigmate, après s'être accru transversalement dans une certaine mesure, se subdivise d'abord en deux demi-protostigmates, puis, par une seconde division, en 4 quarts de protostigmate. Elles ont démontré, en outre, à la dernière évidence, que de ces 4 quarts de protostigmate, transformés au préalable en 4 croissants verticaux ou plutôt transversaux, les deux extrêmes, le ventral et le dorsal, continuent à croître respectivement vers la ligne médio-ventrale et vers la ligne médio-dorsale, pour se subdiviser ensuite, l'un et l'autre, en deux nouveaux croissants, ce qui fait que chaque protostigmate finit par fournir 6 croissants, dont les deux ventraux et les deux dorsaux proviennent respectivement de l'accroissement, suivi de la division, du croissant ventral et du croissant dorsal primitifs, tandis que les deux croissants moyens primitifs (le<sup>r</sup> latéro-dorsal et le latéro-ventral) ne croissent guère ou ne croissent plus. Les 6 croissants ainsi formés donnent naissance à tous les stigmates de la même série transversale. MM. DE SELYS et DAMAS ont parfaitement établi comment a lieu cette dérivation chez *Molgula ampulloides* et chez *Corella parallelogramma*. Il serait inutile de rappeler ici ce processus.

Je me suis attaché à établir la formation des stigmates branchiaux, d'une part, chez une espèce d'Ascidiidae, *Ciona intestinalis*, dont la forme et la disposition des stigmates sont aussi différentes que possible de celles des stigmates de *Corella* et ressemblent le plus à celles de la grande majorité des autres représentants de la famille; d'autre part, chez une Cynthiidee, *Styelopsis grossularia*, famille dans laquelle le processus n'avait pas encore été suivi.

Ce sont les résultats de ces recherches que je vais exposer d'une façon sommaire, me bornant à parler des seuls stigmates branchiaux et laissant de côté, pour le moment du moins, ce qui est relatif aux autres organes de la branchie.

1. *Ciona intestinalis* (fig. 29). a) Comme chez *Corella*, chacun des protostigmates (1) se subdivise d'abord en deux parties égales (demi-protostigmates), à l'aide d'une saillie épithéliale de division (2), procédant du sinus intersériel impair (sinus transverse d'ordre

impair de MM. DE SELYS et DAMAS). Puis, à l'aide d'une seconde saillie de division, procédant du même sinus, chaque demi-protostigmate se subdivise (3), de

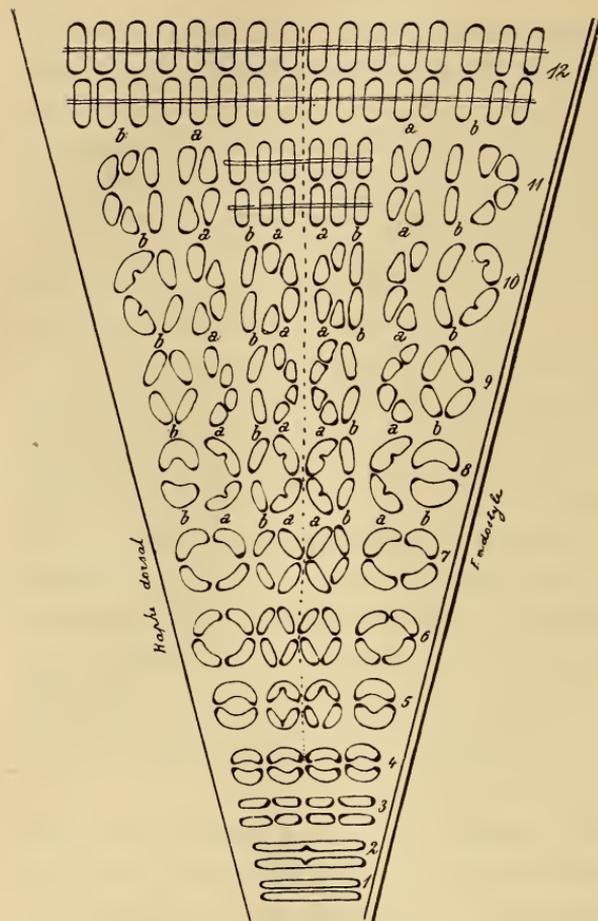


Fig. 29.

*Ciona intestinalis*. Figure théorique, constituée à l'aide d'une série de figures réelles et destinée à montrer comment se forment progressivement les rangées primitives aux dépens des protostigmates (voir le texte). La ligne pointillée indique la ligne médio-latérale du sac branchial.

nouveau, en deux parties égales (quarts de protostigmate), fentes allongées, à grand axe transversal. Chaque quart de protostigmate se transforme ensuite en un croissant transverse; il en résulte (4) que chacune des parois latérales du sac branchial se trouve alors perforée de 6 rangées transversales de 4 croissants transverse chacune<sup>1</sup>. Dans une rangée transversale quelconque, la concavité des croissants est toujours tournée vers le sinus intersériel impair correspondant, de sorte que les croissants des rangées d'ordre impair ont leur bord concave tourné en arrière, tandis que ceux des rangées d'ordre

pair regardent en avant par leur concavité<sup>2</sup>. Nous distinguerons

<sup>1</sup> En réalité, comme les transformations que subissent les divers protostigmates, sont, d'une façon générale, d'autant plus avancées dans leur évolution que le stigmate est plus antérieur, il n'arrive jamais que toutes les 6 rangées transversales primitives se trouvent au même stade du développement. Cette observation se rapporte naturellement à tous les stades consécutifs que je vais décrire.

<sup>2</sup> Nous pouvons appeler le bord concave de tout croissant quelconque son bord de division, voulant exprimer par là que c'est de ce bord ex-

dans chaque rangée transversale (4): un croissant ventral primitif, situé à l'extrémité ventrale de la rangée; un croissant dorsal primitif, occupant l'extrémité dorsale de la rangée; un croissant latéro-ventral primitif et un croissant latéro-dorsal primitif, ces deux derniers étant séparés par ce que j'appellerai la ligne médio-latérale du sac branchial (ligne pointillée de la fig. 29), voulant qualifier par là la ligne antéro-postérieure, qui passe par le milieu de la face latérale de l'organe.

b) Les deux croissants latéro-dorsal primitif et latéro-ventral primitif se subdivisent, à leur tour (5), en deux parties égales par une saillie de division, qui, procédant du milieu du bord concave, finit par se souder avec le milieu du bord convexe du croissant. Les deux produits de cette subdivision constituent un couple de stigmates obliques, dont l'obliquité correspond exactement à celle qu'ont prise les deux moitiés du croissant transverse en question. Pendant ce temps, les deux croissants dorsal et ventral primitifs se sont accrûs (5) respectivement vers la ligne médio-dorsale et la ligne médio-ventrale. C'est alors qu'ils montrent les premières traces d'une subdivision en deux parties égales, constituant aussi un couple de stigmates obliques (6), disposés à la façon des couples de stigmates obliques provenant des croissants latéro-ventral et latéro-dorsal; toutefois ils sont naturellement un peu plus grands et plus obliques que ces derniers. La subdivision des deux croissants dorsal et ventral primitifs s'effectue, en général, après celle des deux croissants latéro-dorsal et latéro-ventral primitifs, ce qui est dû, sans aucun doute, à ce fait qu'au préalable les deux croissants extrêmes s'accroissent plus que les deux croissants intermédiaires de la rangée. Quand cette subdivision est achevée, la rangée se compose donc de 4 couples de stigmates obliques (6). Dans un même couple quelconque, les deux stigmates obliques sont sensiblement de même taille.

Afin d'éviter de longues circonlocutions dans l'exposé des stades ultérieurs du développement, convenons d'appeler stigmatte oblique *a* (7), celui des deux stigmates qui, dans un quelconque des 4 couples, est le plus rapproché de la ligne médio-latérale du sac branchial, réservant à l'autre, qui en est plus écarté, le nom de stigmatte oblique *b*. Appelons enfin, couple ventral, couple latéro-

clusivement ou de ses dérivés que, comme précédemment, naîtront toutes les saillies de division, qui se produiront plus tard, pour déterminer la subdivision des fentes respiratoires, quelle que soit leur forme.

ventral, couple latéro-dorsal et couple dorsal, chacun des couples de stigmates obliques provenant respectivement des croissants transverses primitifs ventral, latéro-ventral, latéro-dorsal et dorsal.

c) Le stigmate oblique *a* de chacun des 4 couples ne tarde pas à croître plus rapidement que le stigmate oblique *b* des mêmes couples (7). Le même processus s'accomplit progressivement dans les 6 rangées transversales. Il en résulte: 1°. que l'angle que forment les deux stigmates obliques d'un même couple quelconque devient plus aigu et que ces stigmates deviennent un peu moins obliques, plus longitudinaux; 2°. que chaque moitié du sac branchial s'accroît, à la fois, dans le sens antéro-postérieur et dans le sens dorso-ventral, cette augmentation des deux diamètres s'effectuant simultanément suivant quatre zones correspondant à la situation des 4 croissants transverses primitifs des diverses rangées. Comme ces croissants eux-mêmes, ces zones de croissance sont, de chaque côté du sac branchial: l'une ventrale, une autre dorsale et les deux dernières, respectivement latéro-ventrale et latéro-dorsale.

d) Le stigmate oblique *a* de chacun des couples latéro-ventral et latéro-dorsal après s'être accru (7), se subdivise (8), à peu près perpendiculairement à son grand axe, en deux parties égales ou inégales, la saillie de division se produisant toujours sur celui des bords du stigmate qui dérive du bord concave du croissant transverse primitif dont provient ce stigmate oblique.

A la suite de ce processus, chaque croissant latéro-ventral et latéro-dorsal est donc représenté par 3 stigmates (9). L'un d'entre eux, plus grand que les deux autres, n'est autre que le stigmate oblique *b*, qui tend de plus en plus à devenir un stigmate droit longitudinal (10). Les deux autres, résultant de la subdivision du stigmate oblique *a* du couple, sont d'abord trapus et imbriqués (9); mais, en s'accroissant progressivement par leurs extrémités, — dont l'une correspond à l'une des extrémités épaissies du stigmate oblique *a*, tandis que l'autre correspond à l'épaississement épithélial de la saillie qui a déterminé la subdivision du même stigmate oblique *a* —, ces deux stigmates glissent, en quelque sorte, l'un à côté de l'autre et tendent de plus en plus à devenir droits et longitudinaux (10). Ce sont les 3 seuls stigmates longitudinaux (11), que chacun des croissants latéro-dorsal et latéro-ventral fournira à la rangée transversale primitive.

Pendant que ces phénomènes s'accomplissent dans les couples latéro-ventral et latéro-dorsal, le stigmate oblique *a* de chacun des

couples ventral et dorsal s'accroît d'abord (7), soit en conservant sa forme de stigmatte oblique, soit — ce qui est le cas le plus fréquent — en prenant la forme d'un croissant oblique. Puis, ce dernier se divise (8) en deux parties égales ou inégales (9) qui, se comportant ensuite comme les deux stigmates résultant de la division du stigmatte oblique *a* de chacun des couples latéro-dorsal et latéro-ventral, glissent l'un à côté de l'autre (10 et 11) en s'accroissant, se redressent et se transforment peu à peu en deux stigmates droits longitudinaux de la rangée primitive (12). Pendant que s'accomplit cette division, le stigmatte oblique *b* de chacun des mêmes couples ventral et dorsal s'accroît aussi en prenant peu à peu la forme d'un croissant transverse (8).

Ce dernier, se comportant un peu autrement que les croissants transverses primitifs, se subdivise, à son tour, il est vrai, comme eux en deux parties égales ou inégales (9); mais, cette fois, la partie la plus rapprochée de la ligne médio-latérale et qui, par conséquent, répond actuellement au stigmatte oblique *a* des 4 couples primitifs, ne se divise plus en deux stigmates, comme l'a fait ce dernier. Elle constitue un stigmatte (10, 11 et 12), oblique d'abord, qui se redresse ensuite en s'allongeant et devient un stigmatte droit longitudinal de la rangée transversale primitive. L'autre partie du croissant transverse, au contraire, celle qui occupe l'extrémité ventrale ou dorsale de la rangée et qui, par conséquent, répond au stigmatte oblique *b* des couples primitifs, se subdivise (10) en deux stigmates trapus (11), comme l'avait fait le stigmatte oblique *a* des couples primitifs. Ces deux stigmates trapus, en s'accroissant, se redressent pour constituer les deux derniers stigmates droits longitudinaux, les plus ventraux ou les plus dorsaux de la rangée transversale primitive (12).

e) Il résulte de ce processus :

1°. Aux dépens de chacun des croissants transverses ventral et dorsal primitifs se forment deux croissants, comme l'ont observé MM. DE SELYS et DAMAS chez les *Molgulidae* et M. DE SELYS chez *Corella*, ce qui revient à dire que, après s'être subdivisé en quatre parties égales, le protostigmatte continue à croître par ses extrémités. Au stade à 6 rangées transversales de 4 croissants transverses primitifs (4) succède donc, en fait, un stade à 6 rangées transversales de 6 croissants (5 à 8). Toutefois, chez *Ciona* les deux croissants résultant de la subdivision de chacun des croissants transverses ventral et dorsal primitifs n'ont pas la même valeur : l'un, le croissant oblique, plus rapproché de la ligne médio-latérale, ne

fournit, en effet, à la rangée transversale primitive que 2 stigmates; l'autre, le croissant transverse extrême, lui en fournit 3.

2°. Chaque rangée transversale primitive (12) comprend finalement 16 stigmates droits ou longitudinaux: 8 d'entre eux siègent dans la moitié dorsale et les 8 autres, dans la moitié ventrale de la paroi latérale du sac branchial. Des 8 stigmates droits de la moitié ventrale ou de la moitié dorsale, les 5 les plus ventraux ou les plus dorsaux dérivent du croissant ventral primitif ou du croissant dorsal primitif, tandis que les 3 autres, les plus proches de la ligne médio-latérale, dérivent du croissant latéro-ventral primitif ou du croissant latéro-dorsal primitif.

f) C'est quand ces rangées transversales primitives de 16 stigmates droits sont constituées (12), que commence à se manifester le signe précurseur de leur dédoublement et de la formation des rangées transversales secondaires: je veux parler du sinus transverse sérial. Il se forme, comme on le sait, aux dépens de papilles qui, naissant de la paroi interne ou branchiale des sinus interstigmatiques de la même rangée transversale, vers le milieu de la longueur de ces sinus, se bifurquent transversalement, pour se souder ensuite par les extrémités de leurs branches de bifurcation et finir par constituer un vaisseau transverse unique. Ce sinus sérial, proéminent légèrement dans la cavité branchiale, est uni aux sinus interstigmatiques par de courts sinus anastomotiques; il croise tous les stigmates droits de la rangée, perpendiculairement à leur grand axe et vers le milieu de leur longueur.

Les papilles, qui constituent les premières ébauches de ces sinus anastomotiques et du sinus sérial, apparaissent, il est vrai, avant que la rangée transversale primitive de stigmates soit complète (11); mais elles ne se montrent que dans les parties de cette rangée dont les stigmates sont devenus définitivement droits et longitudinaux. Or, comme c'est aux extrémités ventrale et dorsale de la rangée que se forment en dernier lieu les stigmates droits, il en résulte que le sinus sérial n'apparaît aux extrémités de la rangée primitive que quand il est déjà formé dans le restant de son étendue.

g) L'augmentation du nombre des stigmates dans chaque rangée transversale et du nombre des rangées transversales a été bien étudié par MM. WILLEY et DAMAS chez l'espèce qui nous occupe. Je ne puis que confirmer leur manière de voir, qui se résume de la façon suivante. L'augmentation du nombre des stigmates dans chaque rangée est le résultat de divisions, souvent fort inégales, des stigmates droits

existants, par des plans de section obliques, qui en isolent de la sorte de petits fragments, lesquels, en s'accroissant, s'allongent entre les stigmates droits existants. L'augmentation du nombre des rangées transversales procède, d'une façon générale, d'avant en arrière: elle s'opère pour ainsi dire successivement dans les rangées de plus en plus postérieures. Elle est, en outre, le résultat de la division, en deux parties égales, de tous les stigmates droits d'une même rangée, par un plan de section qui les divise perpendiculairement, au milieu de leur longueur, c'est-à-dire au niveau du sinus transverse sérial qui, de la sorte, devient intersérial.

Ce double processus se renouvelle un certain nombre de fois consécutivement pour chacune des rangées primitives.

2. *Styelopsis grossularia*. La formation des rangées transversales de stigmates branchiaux aux dépens des protostigmates s'accomplit, en général, très régulièrement d'avant en arrière, la subdivision du protostigmate *I* s'effectuant avant celle du protostigmate *II*, et ainsi de suite.

En général, la première subdivision du protostigmate *I* ne débute que quand la 3<sup>ème</sup> fente branchiale commence à se perforer (entre le stade Fig. 26 et le stade Fig. 27). Cependant j'ai observé un cas de subdivision précoce, non seulement du protostigmate *I*, mais aussi du protostigmate *II*: l'un et l'autre étaient subdivisés, perpendiculairement à leur grand axe, en deux moitiés presque égales, alors que l'ébauche pleine de la 3<sup>ème</sup> fente branchiale n'était même pas encore formée. J'ai aussi constaté qu'au moment où la 3<sup>ème</sup> fente branchiale se perfore, l'état de la subdivision du protostigmate *I*, le seul qui, le plus communément, se subdivise alors, varie entre certaines limites, d'un spécimen à un autre. Le plus souvent, le protostigmate *I* est simplement divisé en deux parties égales (demi-protostigmates).

Quoi qu'il en soit de ces variations, voici comment se produit typiquement la formation d'une rangée transversale primitive (fig. 28) de stigmates branchiaux droits et longitudinaux, aux dépens d'un même protostigmate:

a) Le protostigmate transversal, après avoir atteint une certaine longueur, se subdivise (fig. 28, *VIII*) en deux parties égales ou presque égales (demi-protostigmates), à l'aide d'une saillie épithéliale épaissie, qui procède de l'un de ses bords et gagne le bord opposé, avec lequel elle se soude. Pour le protostigmate *I*, cette saillie de division procède, à coup sûr de son bord postérieur. Pour les

protostigmates *II* à *VI*, je n'ai pu établir avec certitude de quel bord elle procède; mais pour les protostigmates surnuméraires, donc à partir du *VII<sup>e</sup>*, elle procède du bord postérieur.

A la fin de cette première division, la rangée transversale est donc représentée par un demi-protostigmate ventral et un demi-protostigmate dorsal.

b) Le demi-protostigmate dorsal d'abord (fig. 27, *I*), puis, un peu plus tard, le demi-protostigmate ventral se divisent, l'un et l'autre, en deux parties égales. — Il y a alors dans chaque rangée: un quart dorsal, un ventral, un latéro-dorsal et un latéro-ventral (fig. 28, *VII*).

c) Le quart dorsal et le quart ventral, s'accroissent ensuite plus rapidement (fig. 28, *VI*) que les deux quarts latéraux; puis, ils se subdivisent, à leur tour, l'un et l'autre (fig. 28, *V*) en deux parties égales, qui ne tardent pas à prendre la forme d'un croissant transverse (*IV*), forme qu'ont aussi acquise, sur ces entrefaites (*V*) le quart latéro-dorsal et le quart latéro-ventral. A la fin de ce processus, la rangée transversale, issue d'un même protostigmate, est donc constituée par 6 croissants transverses (*IV*). Parmi les 6 croissants, les deux plus dorsaux et les deux plus ventraux résultent respectivement de l'accroissement rapide, suivi de division en deux, du quart de protostigmate dorsal et du quart de protostigmate ventral du stade précédent. Les deux autres croissants transverses sont les deux quarts latéro-dorsal et latéro-ventral à peine modifiés.

Le mode de formation des 6 croissants transverses, tel que je viens de le décrire, se reconnaît aisément pour la première rangée. Pour les autres rangées, il est le plus souvent très modifié. C'est ainsi que, très communément, j'ai observé que la première division des protostigmates autres que le premier est fort inégale et s'accomplit de telle sorte que des deux parties, la plus petite ne représente que le futur croissant le plus dorsal du stade à 6 croissants transverses, l'autre partie, la plus grande, représentant ce qui deviendra plus tard les 5 autres croissants transverses de la rangée.

d) Quoi qu'il en soit, typiquement, chacun des 6 croissants transverses de la rangée se subdivise en deux parties égales, constituant un couple de stigmates obliques (fig. 28, *III*), en contact par celles de leurs extrémités qui correspondent au point de division du croissant transverse. La rangée transversale est donc alors représentée par 6 couples semblables de stigmates obliques.

e) Plus tard, enfin, la rangée transversale dans laquelle débute

la formation des premières ébauches du sinus sérial, rangée que j'appelle primitive, consiste en 18 stigmates droits à grand axe antéro-postérieur (*I*). Comment ce stade dérive-t-il du précédent? Je n'ai pu l'établir avec certitude; mais il m'a semblé — et c'est ce que j'ai représenté sur la figure théorique 28, *II* — que des deux stigmates obliques d'un même couple, l'un se transforme directement en un stigmate droit, tandis que l'autre s'accroît, puis se subdivise en deux stigmates arrondis et trapus, qui, en se transformant à leur tour en stigmates droits, glissent l'un à côté de l'autre, jusqu'à ce qu'ils atteignent toute la hauteur de la rangée. Chacun des 6 croissants donnerait ainsi 3 stigmates droits.

Telle est la constitution des rangées transversales primitives: 18 stigmates droits (fig. 28, *I*).

Lorsque la 1<sup>ère</sup> rangée primitive, issue du protostigmate *I* est constituée, il existe habituellement 8 rangées transversales, dont les 4 ou 5 postérieures ne sont encore représentées que par les protostigmates indivis correspondants; les rangées *II* et *III*, correspondant aux protostigmates *II* et *III*, sont, par contre, déjà assez avancées dans leur formation.

f) C'est aux dépens de ces rangées primitives que se forment les rangées secondaires. Dans une rangée quelconque, le nombre des stigmates augmente par formation de stigmates intercalaires. Ces derniers naissent: 1<sup>o</sup>. soit, par division en deux parties égales, presque égales ou très inégales, mais perforées, d'un stigmate droit, longitudinal, à l'aide d'une saillie de division qui, procédant de l'épithélium de l'un des bords longitudinaux du stigmate, coupe obliquement son axe longitudinal; 2<sup>o</sup>. soit, par séparation d'un bourgeon épithélial plein, procédant de l'une des extrémités épaissies du stigmate droit.

Pour ce qui regarde l'augmentation du nombre des rangées transversales, elle s'accomplit comme chez *Ciona intestinalis*. Le dédoublement d'une rangée quelconque débute d'abord du côté dorsal, puis du côté ventral, pour s'achever en un point de l'étendue de la rangée, toujours plus proche de son extrémité ventrale que de son extrémité dorsale.

J'ai observé des variations individuelles en ce qui concerne le moment où commence à s'effectuer le dédoublement de la 1<sup>ère</sup> rangée, de même qu'en ce qui regarde l'ordre exact suivant lequel se produit le dédoublement des diverses rangées. Mais ces faits n'ont pas d'intérêt pour nous, pour le moment du moins.

### 3. Formation des 4 rangées transversales de stigmates branchiaux chez l'oozoïde de *Distaplia magnilarva* et *D. rosea*.

Chez ces deux espèces d'Ascidies composées, le processus s'accomplit exactement de la même façon.

Tandis que chez *Clavelina* les deux paires de fentes branchiales se subdivisent directement pour donner naissance aux deux paires de rangées transversales primitives de stigmates, de sorte que, chez cette Ascidie sociale, il ne se forme pas d'éléments comparables aux protostigmates des Ascidies simples, chez *Distaplia* — et il en est de même chez *Perophora* — les deux paires de fentes branchiales donnent naissance à 4 éléments comparables à des protostigmates. Puis chacun d'eux se transforme en une rangée transversale de stigmates branchiaux. Il se forme donc 4 rangées transversales primitives, qui deviennent les 4 rangées définitives.

Examinons succinctement ce processus, qui s'accomplit presque entièrement au cours du développement embryonnaire.



Fig. 30.

*Distaplia magnilarva*. Embryon (fragment), vu par la face latérale droite et montrant les 2 fentes branchiales (1 et 2) en voie de division pour constituer le premier stigmate formé de chacune des 4 rangées transversales.

a) Après s'être accrûes, tout en restant circulaires et situées l'une, la 1<sup>ère</sup>, non loin du milieu du bord antérieur, l'autre, la 2<sup>ème</sup>, non loin du milieu du bord postérieur de la cavité péribranchiale correspondante, les deux fentes branchiales d'un même côté du corps ne tardent pas à se modifier profondément dans leur forme. Elles s'allongent à peu près parallèlement

à la ligne médio-dorsale de l'embryon et commencent à s'étrangler en leur milieu (fig. 30). Mais tandis que la 1<sup>ère</sup> fente branchiale (1) s'allonge d'avant en arrière, la 2<sup>ème</sup> fente branchiale (2) s'allonge, au contraire, d'arrière en avant. Il en résulte que l'extrémité postérieure de la 1<sup>ère</sup> fente branchiale se rapproche de l'extrémité antérieure de

la 2<sup>ème</sup> fente, bien qu'elles soient encore séparées l'une de l'autre par une distance égale à la propre longueur de chacune de ces fentes.

L'étranglement qu'elles montrent, l'une et l'autre, vers le milieu de leur longueur est le premier indice de leur subdivision pour constituer le premier stigmate formé de deux futures rangées transversales consécutives de stigmates branchiaux. Les rangées *I* et *II* (fig. 31 *A*) dériveront de la 1<sup>ère</sup> fente branchiale, les rangées *III* et *IV*, de la 2<sup>ème</sup> fente. Mais tandis que le 1<sup>er</sup> stigmate formé de la rangée *I* répond par sa situation à celle qui, primitivement, était occupée par la

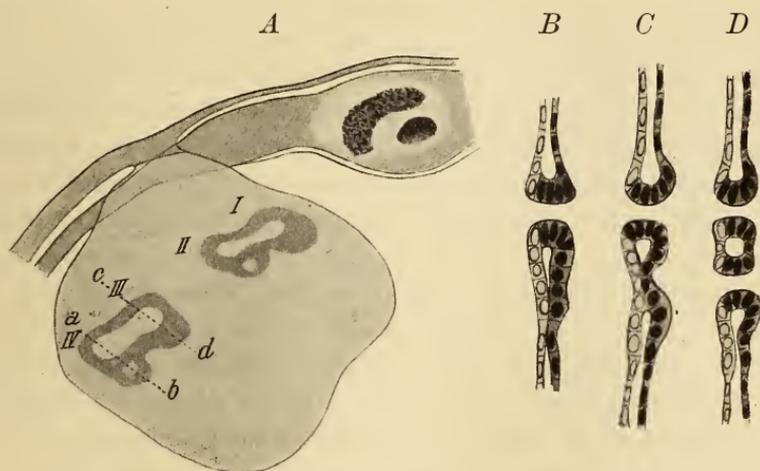


Fig. 31 *A—D*.

Fig. 31 *A*. *Distaplia magnilarva*. Embryon (fragment), vu par la face latérale droite et montrant le début de la formation des premiers stigmates ventraux des 4 rangées.

Fig. 31 *B* et *C*, fragments de coupes menées respectivement suivant *cd* et *ab* Fig. 31 *A*.

Fig. 31 *D*, fragment de coupe semblable au moment où le 1<sup>er</sup> stigmate ventral néoformé (2<sup>ème</sup> stigmate formé) de la rangée vient de se perforer.

Dans ces 3 figures l'épithélium foncé à noyaux teintés en noir est l'épithélium branchial; l'épithélium plus pâle à noyaux clairs est l'épithélium péribranchial interne.

1<sup>ère</sup> fente branchiale, c'est le 1<sup>er</sup> stigmate formé de la rangée *IV* qui correspond, par sa situation, à celle qu'occupait primitivement la 2<sup>ème</sup> fente branchiale.

Si nous songeons que la suite du développement démontre que tous les stigmates branchiaux d'une même rangée quelconque dérivent du 1<sup>er</sup> stigmate formé de cette rangée, nous pourrions dire que cet élément représente, en fait, un protostigmate d'Ascidie simple, dont le diamètre transversal (dorso-ventral) serait très court; nous pourrions dire, en outre, que l'origine de chacun des 4 protostigmates est, par rapport aux deux premières fentes branchiales, la même chez *Distaplia* que chez les Ascidiidae.

b) Quoi qu'il en soit de cette interprétation, pendant qu'il est encore en continuité avec son congénère, par l'intermédiaire d'un rétrécissement, chacun de ces 4 stigmates primitifs en voie de formation ne tarde pas à montrer des particularités remarquables au niveau de son bord ventral. Voici en quoi elles consistent (fig. 31 *A*). Si l'on examine par transparence des embryons entiers et convenablement éclaircis, on constate non seulement que tout le pourtour du stigmate primitif en voie de formation apparaît plus opaque, plus foncé que les parties avoisinantes, mais, en outre, que du côté de la ligne médio-ventrale, cette bordure foncée se prolonge en une sorte de bande courte, un peu dilatée et convexe à sa limite ventrale (*I* et *III*). Au centre de cette dilatation terminale de la bande (*II* et *IV*) apparaît, un peu plus tard, un point circulaire, plus pâle, qui deviendra finalement un petit orifice faisant communiquer la cavité branchiale avec la cavité péribranchiale: c'est un nouveau stigmate (le 2<sup>ème</sup> formé) de la rangée transversale future. Pendant que cet orifice se perfore, sa bordure, comme celle du 1<sup>er</sup> stigmate formé, reste opaque, tandis que la partie de la bande interposée entre elles devient plus pâle (fig. 32). L'examen de coupes sériées du stade représenté par la fig. 31 *A*, nous permet de nous rendre compte de ce qui s'est produit. Une coupe menée suivant *cd* (fig. 31 *A*) montre (fig. 31 *B*) que dans l'étendue de la bande opaque formée par l'allongement du bord ventral du 1<sup>er</sup> stigmate formé, les épithéliums branchial et péribranchial interne, le premier surtout, sont élevés et cylindriques simples comme dans le restant de la bordure de ce stigmate. Puis, plus tard, au niveau du point central, plus pâle (coupe suivant *ab* de la fig. 31 *A*) de la dilatation terminale, ventrale, de la bande, l'épithélium branchial se déprime, s'évagine (fig. 31 *C*), jusqu'à ce que le fond de cette évagination finisse par se perforer, pour constituer l'ébauche, canaliculaire, du 2<sup>ème</sup> stigmate de la rangée en question. La bordure épithéliale de ce nouveau stigmate (fig. 31 *D*) tout comme celle du 1<sup>er</sup> stigmate formé, reste épaisse, cylindrique simple, tandis qu'entre ces bordures épaissies, les parois branchiale et péribranchiale interne s'aplatissent, s'amincissent, pour constituer respectivement la paroi épithéliale interne et la paroi épithéliale externe du futur sinus interstigmatique correspondant. De la sorte, le 2<sup>ème</sup> stigmate de la rangée a perdu toutes connexions apparentes avec le bord ventral, épaissi, du 1<sup>er</sup> stigmate formé. Il en procède, cependant, à la façon dont le premier stigmate ventral néoformé (fig. 13 à 15, *5*) procède du bord ventral épaissi du stigmate ventral primitif chez l'oozoïde de *Clavelina* (voir plus haut p. 561 et 562).

Le même processus se reproduit au niveau du bord ventral du 2<sup>ème</sup> stigmate formé: un 3<sup>ème</sup> stigmate, plus ventral que lui, se forme à son tour, et ainsi de suite. Il en résulte qu'à un stade donné (fig. 32) il existe 4 rangées transversales de stigmates branchiaux, placées les unes derrière les autres. Dans chaque rangée les stigmates perforés et circulaires sont nettement séparés les uns des autres, et leur diamètre est d'autant plus réduit qu'ils occupent dans la rangée une situation plus ventrale; enfin, à l'extrémité ventrale de la rangée se trouvent encore les ébauches non perforées d'un ou de deux stigmates, en continuité entre elles, aussi bien qu'avec le plus ventral des stigmates perforés de la rangée, par l'intermédiaire d'une fine bande, foncée quand on l'examine par transparence et qui, sur les coupes, se caractérise par un épaissement notable des épithéliums branchial et péribranchial interne.

Il peut déjà exister dans la rangée plusieurs stigmates perforés, alors que le 1<sup>er</sup> stigmate formé de la rangée est encore uni en haltère avec son congénère, issu, avec lui, de la subdivision d'une même fente branchiale (fig. 32).

Tout ce processus consiste donc essentiellement en ce fait qu'au fur et à mesure que le 1<sup>er</sup> stigmate formé d'une rangée s'accroît ventralement, aux dépens de son bord ventral, en une bande épithéliale épaissie, celle-ci subit une sorte de subdivision perpendiculaire à son axe. En ce qui concerne la formation des stigmates branchiaux d'une même rangée transversale, la différence qui existe avec ce qui se passe chez les Ascidies simples, consiste dans ce seul fait que, chez ces dernières, les protostigmates perforés s'allongent notablement avant de commencer à se subdiviser, tandis que chez *Distaplia* le processus est cœnogénique, la subdivision du protostigmate s'effectuant d'une façon presque concomitante avec son allongement. Mais au fond, ce n'est même qu'une différence de degré, attendu que chez les Ascidies simples, comme nous l'avons vu, les protostigmates, même après

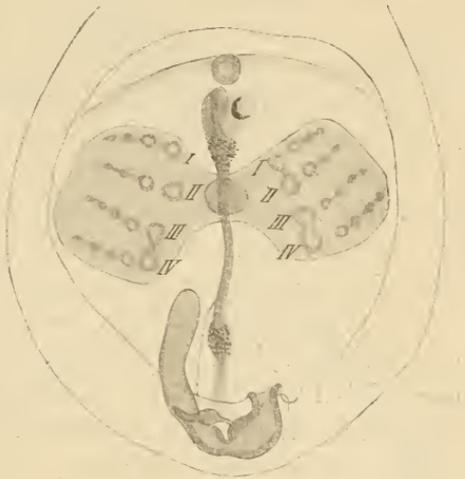


Fig. 32.

*Distaplia magnitarva*. Stade plus avancé (voir le texte).  
L'embryon (fragment) est vu par sa face dorsale.

s'être divisés en quatre parties égales, s'allongent aux dépens de leurs extrémités. Ce qui le prouve c'est que, quand le protostigmate s'est subdivisé en 4 quarts ou croissants transverses, chez les Ascidies simples, le quart dorsal et le quart ventral s'allongent beaucoup plus que les deux quarts ou croissants intermédiaires et fournissent, l'un et l'autre, par subdivision, deux croissants dorsaux ou ventraux: c'est le passage du stade de 6 rangées de 4, à 6 rangées de 6 croissants transverses.

Une autre différence, qui existe entre *Distaplia* et les Ascidies simples, consiste en ce fait que, tandis que chez ces dernières le protostigmate s'allonge à la fois par son extrémité ventrale et par son extrémité dorsale, chez *Distaplia* le 1<sup>er</sup> stigmate formé (protostigmate) s'allonge d'abord exclusivement par son extrémité ventrale. Mais ce fait est en relation avec cette circonstance que, chez *Distaplia*, l'œuf étant très volumineux en même temps que les cavités péribranchiales sont exclusivement dorsales au début, ces cavités s'accroissent beaucoup plus vers la ligne médio-ventrale que vers la ligne médio-dorsale.

c) C'est seulement après que chaque rangée transversale se trouve constituée par 4 ou 5 stigmates, ventraux par rapport au 1<sup>er</sup> formé, que celui-ci commence à manifester les premiers indices d'une transformation qui constitue le signe précurseur de la formation de stigmates, peu nombreux d'ailleurs, plus dorsaux que lui.

Jusqu'à ce moment il n'est pas rare de voir persister, entre le 1<sup>er</sup> stigmate formé d'une rangée quelconque et son congénère, issu par division de la même fente branchiale, le pédicule fort aminci qui les unissait précédemment et suivant lequel l'épithélium branchial était resté cylindrique (fig. 32).

Au stade qui nous occupe (fig. 33) le 1<sup>er</sup> stigmate formé de la rangée (protostigmate) a continué à croître, mais dans le sens transversal (voir 1, 2, 3 et 4). Puis, il s'étrangle en son milieu, pour se subdiviser en un stigmate plus ventral et en un stigmate plus dorsal de la rangée. Le bord dorsal, épaissi, de ce dernier, se comportant alors comme l'avait fait précédemment le bord ventral du 1<sup>er</sup> stigmate formé de la rangée (fig. 31 A), donne naissance, par le même processus, à un nouveau stigmate, plus dorsal, cette fois, que celui dont il émane. Et le même phénomène se reproduit un petit nombre de fois (5 à 6 fois) progressivement vers la ligne médio-dorsale, qui ne tarde pas à être atteinte. Ce processus n'est donc, au fond, que l'accroissement tardif du bord dorsal du 1<sup>er</sup> stigmate formé de la rangée (protostigmate). Quand il est achevé, comme l'accroissement a

continué à progresser du côté ventral, chaque rangée transversale est constituée par une douzaine de stigmates, dont les extrêmes seuls, tant dorsaux que ventraux, sont encore imperforés et reliés par une bande épithéliale épaissie, tandis que tous les intermédiaires sont perforés et devenus indépendants. A partir d'un point correspondant à la situation du 1<sup>er</sup> stigmate formé de la rangée, ils vont en diminuant régulièrement de diamètre, tant vers la ligne médio-dorsale que vers la ligne médio-ventrale.

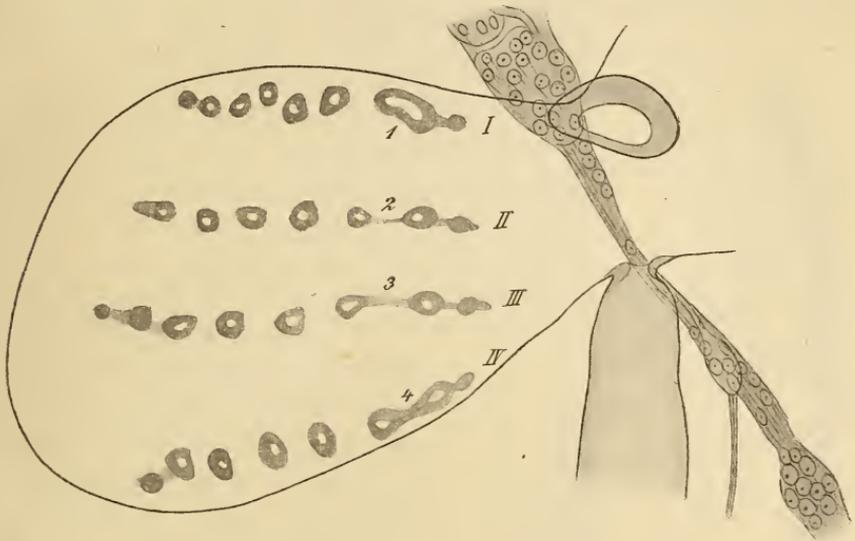


Fig. 33.

*Distaplia magnilarca*. Embryon vu par sa face dorsale. La branchie gauche est seule représentée avec une partie du système nerveux central, l'anus et l'orifice cloacal. — Origine des premiers stigmates dorsaux des 4 rangées transversales. Voir le texte.

d) Mais, comme l'accroissement vers la ligne médio-dorsale est beaucoup plus limité que vers la ligne médio-ventrale, on ne tarde pas à voir se produire un changement d'aspect. Les stigmates qui se sont formés tardivement du côté dorsal, ont fini par atteindre la même taille que ceux qui, les premiers, se sont formés plus ventralement, de sorte que chaque rangée se trouve alors constituée par une quinzaine de stigmates, qui se sont allongés dans le sens antéro-postérieur et dont la taille est d'autant plus réduite qu'ils sont plus ventraux. Le ou les deux derniers ventraux de la rangée, encore imperforés, sont seulement en voie de formation.

Cette disposition persiste même chez l'adulte, de sorte qu'une coupe transversale, intéressant, en leur milieu, les stigmates les plus ventraux d'une même rangée, à un stade quelconque du développement

postembryonnaire et même chez l'adulte, permet encore de se rendre compte de la façon dont se développent les stigmates. Il suffit d'étudier cette coupe en allant de l'extrémité ventrale de la rangée vers la partie dorsale. C'est une coupe transversale de ce genre que représente la fig. 34 B. Il s'agit d'une larve fixée depuis 10 jours (fig. 34 A). La rangée transversale comprenait 24 stigmates perforés, plus l'ébauche d'un 25<sup>ème</sup>, le plus ventral. L'examen de la coupe, qui intéresse les stigmates 22 à 25, nous montre qu'au niveau du 25<sup>ème</sup> stigmate en voie de formation, l'épithélium péribranchial interne aussi bien que l'épithélium branchial sont épais, cylindriques

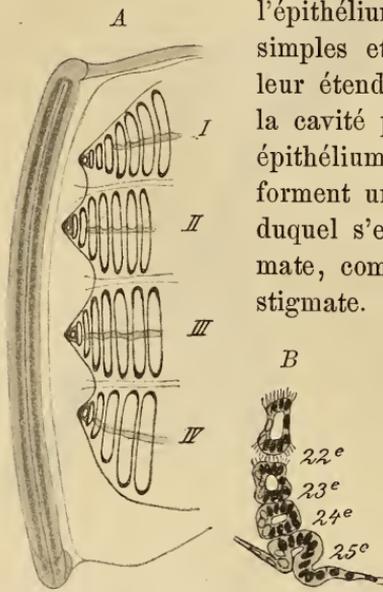


Fig. 34 A et B.

*Distoplia magnilarva*. Larve cultivée, 10 jours après la fixation. A, vue d'ensemble de l'extrémité ventrale de la branchie (moitié gauche). B, fragment de la coupe transversale passant par le milieu de la hauteur des derniers stigmates ventraux de la rangée II (voir le texte).

simples et intimement accolés en un point de leur étendue, au voisinage du bord ventral de la cavité péribranchiale. En ce point, les deux épithéliums, mais surtout l'épithélium branchial, forment un cul-de-sac, un plissement, au fond duquel s'effectuera la perforation du 25<sup>ème</sup> stigmate, comme cela s'est fait au niveau du 24<sup>ème</sup> stigmate. Les parois du sinus interstigmatic qui sépare le 24<sup>ème</sup> du 23<sup>ème</sup> stigmate sont encore toutes cylindriques, tandis que l'on voit déjà commencer à s'aplatir les parois épithéliales interne et externe du sinus interstigmatic qui sépare les stigmates 23 et 22, perforés l'un et l'autre. Enfin, cet aplatissement est plus marqué encore au niveau du sinus interstigmatic séparant les stigmates 22 et 21, le stigmate 22 étant déjà cilié sur son pourtour.

Si, par la pensée, nous nous représentons imperforés tous les stigmates d'une même rangée transversale, les épithéliums péribranchial interne et branchial se montreraient plissés, l'un et l'autre, les plis décrits par l'épithélium branchial étant pourtant plus accusés, plus profonds, que ceux décrits par l'épithélium péribranchial interne. Le fond de chaque pli représenterait le lieu de perforation du futur stigmate correspondant, les saillies intermédiaires entre deux plis voisins représentant les parois interne et externe du futur sinus interstigmatic correspondant. Cette disposition serait semblable à celle

qui se trouve réalisée — comme on le verra plus loin — dans la rangée unique des stigmates branchiaux en voie de formation chez *Pyrosoma*, avec cette différence que chez *Pyrosoma*, c'est l'épithélium péribranchial interne qui se plisse le plus fortement. En parlant de *Pyrosoma* j'insisterai sur ce fait ainsi que sur les conséquences qu'il entraîne.

e) Pendant que se développent ainsi les 4 rangées transversales de stigmates branchiaux, la cavité péribranchiale s'accroît vers la face ventrale, en même temps que dans le sens antéro-postérieur. Ses limites sont toujours très nettement visibles sur des préparations d'ensemble. Son bord ventral est particulièrement intéressant. D'abord parallèle à l'endostyle, il prend peu à peu la forme, qu'il conservera chez l'adulte (fig. 34 A), d'une ligne brisée ou festonnée, le sommet de chacun des 4 festons correspondant exactement aux stigmates les plus ventraux, en voie de formation, d'une des rangées transversales.

En même temps se forment successivement: 1°. les 3 sinus transverses intersériaux; 2°. les 3 languettes dorsales de LISTER; 3°. les 4 sinus transverses sériaux.

Des 3 sinus transverses intersériaux, c'est le 2<sup>ème</sup>, celui qui est interposé entre la rangée II et la rangée III, qui apparaît en premier lieu; il se développe progressivement du dos vers le ventre. Des 3 languettes dorsales, qui ne sont que des expansions des sinus intersériaux du côté gauche, c'est encore la 2<sup>ème</sup>, qui est la plus longue, du moins jusqu'au moment de l'éclosion. Enfin, les ébauches des sinus sériaux apparaissent peu de temps avant l'éclosion de la larve; elles se montrent dans les rangées I et IV avant de se montrer dans les rangées II et III.

Tous ces faits sont en parfaite harmonie avec l'origine et le mode de développement des rangées de stigmates branchiaux, tels que je les ai fait connaître plus haut. Je n'insisterai pas davantage ici; cela m'entraînerait trop loin.

#### 4. Formation des 4 rangées transversales de stigmates branchiaux chez l'oozoïde de *Perophora Listeri*.

Nous venons de voir que la formation des 4 rangées transversales de stigmates chez l'oozoïde de *Distaplia* n'est, en somme, qu'une modalité cœnogénique du processus qui s'accomplit chez les Ascidies simples et que, par leur origine et leur mode de formation, les 4 rangées de *Distaplia* sont parfaitement homologues, chacune à chacune, aux 4 premières rangées primitives de stigmates qui, chez

les Ascidiidæ, dérivent des 2 premières fentes branchiales. La différence unique consiste en ce que, chez *Distaplia*, chaque protostigmate se subdivise, en quelque sorte, au fur et à mesure qu'il s'accroît, tant vers la ligne médio-ventrale que vers la ligne médio-dorsale.

Chez l'oozoïde de *Perophora Listeri*, la formation des 4 rangées transversales de stigmates suit essentiellement la même marche que chez l'oozoïde de *Distaplia*. Les différences sont purement secondaires et en corrélation avec le volume moindre de l'œuf ainsi qu'avec le fait que les cavités péribranchiales sont, relativement au volume de l'œuf, dès le début du développement, plus étendues ventralement que chez *Distaplia*.

Chacune des deux fentes branchiales d'un même côté du corps, après s'être accrûe tout en restant circulaire, s'allonge ensuite dans le sens antéro-postérieur, pour se subdiviser, enfin, par étranglement, en deux stigmates circulaires égaux, placés l'un derrière l'autre, à quelque distance de la ligne médio-dorsale. Chacun de ces orifices constitue le 1<sup>er</sup> stigmate formé d'une rangée transversale. Suivant le même processus que chez *Distaplia*, ce 1<sup>er</sup> stigmate formé s'accroît en un épaissement des épithéliums constituant ses bords ventral et dorsal. Tandis que chez *Distaplia* l'allongement du 1<sup>er</sup> stigmate de chaque rangée future se fait en deux temps, d'abord vers la ligne médio-ventrale, puis vers la ligne médio-dorsale, chez *Perophora*, il se fait simultanément dans les deux sens: c'est là une différence secondaire. Quand cet épaissement des bords ventral et dorsal du 1<sup>er</sup> stigmate de la rangée a atteint une certaine extension, il se renfle, à son extrémité terminale en un petit disque, qui se sépare ensuite de son lieu d'origine et se perforé, en son centre, pour constituer un petit stigmate nouveau, circulaire. Puis, le même processus recommence respectivement au bord ventral du stigmate ventral néoformé et au bord dorsal du stigmate dorsal néoformé. Toute la suite du développement est parfaitement conforme à ce qui s'accomplit chez l'oozoïde de *Distaplia*.

##### 5. Formation des stigmates branchiaux chez le blastozoïde des Ascidies sociales et composées.

J'ai étudié ce processus chez *Clavelina*, *Perophora* et *Distaplia*. La formation des 4 rangées transversales de stigmates chez le blastozoïde de *Perophora* et de *Distaplia*, ainsi que celle des 4 premières rangées transversales du blastozoïde de *Clavelina* s'accomplissent essentiellement de la même manière. Mais, tandis que chez *Perophora*

et *Distaplia*, elles ne se dédoublent jamais, chez *Clavelina*, le nombre des rangées transversales augmente notablement dans la suite du développement,

**A. Formation des 4 premières rangées transversales de stigmates branchiaux chez le blastozouide de *Clavelina* et des 4 rangées transversales chez le blastozouide de *Perophora* et de *Distaplia*.**

Chez le blastozouide de ces 3 espèces — les seules que j'aie étudiées — non seulement ces 4 rangées de stigmates d'un même côté du corps se forment simultanément, mais leur développement est encore plus raccourci que chez l'oozoïde de *Distaplia* et de *Perophora*, en ce sens qu'elles ne dérivent pas, deux à deux, par subdivision d'un orifice comparable aux fentes branchiales de l'oozoïde.

1. Après que les cavités péribranchiales se sont complètement séparées de la vésicule interne du bourgeon, il apparaît, simultanément à droite et à gauche, à quelque distance de la ligne médio-dorsale, 4 épaisissements localisés de l'épithélium branchial, placés les uns derrière les autres. A leur niveau, l'épithélium branchial est cylindrique ou cubique simple, tandis que, dans tout le restant de son étendue, il est beaucoup plus aplati, pavimenteux. Ces 4 épaisissements ne sont pas toujours absolument équidistants, mais souvent l'espace compris entre le 2<sup>ème</sup> et le 3<sup>ème</sup> est un peu plus grand que celui qui sépare le 1<sup>er</sup> du 2<sup>ème</sup> ou le 3<sup>ème</sup> du 4<sup>ème</sup>.

2. Chacun de ces épaisissements de l'épithélium branchial, en s'accroissant vers la face ventrale, se transforme en une courte bande transversale, épaissie, qui, de distance en distance se dilate en un petit disque circulaire de cellules épithéliales cylindriques.

Ces petits disques, peu nombreux d'ailleurs, constituent autant d'ébauches de stigmates branchiaux (fig. 35 A). Chaque rangée transversale en comptait 5, dont 4 (1, 2, 3, 4) se voyaient par la face dorsale du blastozouide. Une coupe transversale, intéressant, à ce stade, dans presque toute sa longueur, l'une des bandes transversales nous fournit l'image représentée par notre fig. 35 B. Une coupe transversale voisine, passant entre deux bandes consécutives, nous montre que les épithéliums branchial et péribranchial interne sont, l'un et l'autre, pavimenteux simples et séparés par un espace sanguin.

Un peu plus tard, le plus dorsal des disques circulaires de chaque bande correspondant à 1 de la fig. 35 A, s'en sépare, les cellules épithéliales qui l'unissaient au restant de la bande, s'étant fortement aplaties. En même temps qu'il se sépare, il se perfore

en son centre et constitue le 1<sup>er</sup> stigmate formé de la rangée. Pendant que la bande épaissie d'épithélium branchial continue à s'allonger ventralement, tout en se renflant de distance en distance, chacun des disques épaissis situés plus ventralement que le 1<sup>er</sup> stigmate formé, se comporte comme l'avait fait le premier, s'isole de la bande commune et se perfore en un nouveau stigmate. Il en résulte qu'en lieu et place de la bande transversale, il existe bientôt 2 ou 3 petits stigmates circulaires, distincts, séparés, dont le plus ventral se continue avec un épaississement transversal de l'épithélium branchial, ayant un aspect moniliforme, chaque renflement étant destiné

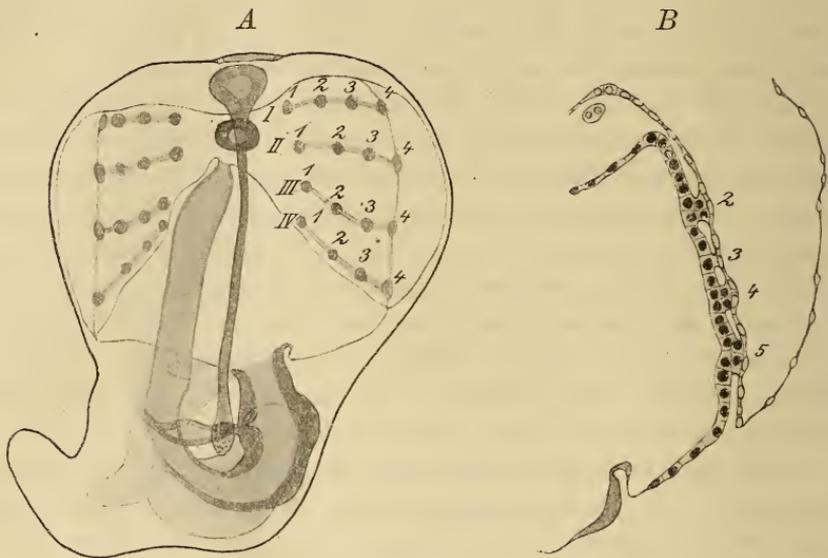


Fig. 35 A et B.

*Distaplia magnilarva*. L'un des blastozoïdes issus du bourgeon larvaire. A, vue d'ensemble par la face dorsale. B, fragment d'une coupe transversale passant par les stigmates 2 à 5 de la rangée II. Voir le texte.

à devenir un stigmate de la rangée. Ces stigmates perforés et séparés correspondent aux stigmates 1, 2, 3 de chaque rangée de notre fig. 35 A. Ce processus se ramène donc à un phénomène de croissance de la bande épithéliale transversale vers la ligne médio-ventrale, suivi d'une sorte de subdivision progressive de cet épaississement de l'épithélium branchial en autant d'ébauches de petits stigmates branchiaux, dont la formation est d'autant plus récente qu'ils sont plus ventraux. Comme on le voit, c'est le phénomène identique à celui que j'ai décrit chez l'oozoïde de *Distaplia* pour la formation des stigmates ventraux, à partir du 1<sup>er</sup> formé de la rangée.

Lorsqu'il s'est ainsi formé 3 ou 4 petits stigmates perforés, circulaires, on voit le bord épithélial dorsal du 1<sup>er</sup> formé, c'est-à-dire du plus dorsal actuel de la rangée, s'épaissir, s'accroître vers la ligne médio-dorsale, en se subdivisant progressivement en autant d'ébauches de stigmates nouveaux, qui se perforent ensuite. Ainsi se complète, du côté dorsal, chacune des rangées transversales de stigmates.

De ce processus il résulte qu'à un moment donné chaque rangée est constituée de la façon suivante. A partir d'un stigmate perforé, encore circulaire mais un plus grand que tous les autres de la même rangée (c'est le 1<sup>er</sup> formé), on compte, tant vers la ligne médio-ventrale que vers la ligne médio-dorsale, un petit nombre (3 ou 4) stigmates circulaires perforés, dont le diamètre va en décroissant; puis, plus ventralement ou plus dorsalement encore, un ou deux petits stigmates non perforés et, enfin, une bande d'accroissement, consistant en un épaissement de l'épithélium branchial, bande aux dépens de laquelle continuent à se former, par le même processus, les derniers stigmates ventraux ou dorsaux de la rangée.

Un fait spécial, digne d'être signalé, concerne *Clavelina*. Tandis que les stigmates les plus dorsaux des 2 rangées intermédiaires (*II* et *III*) sont situés dans le prolongement direct des autres stigmates de la rangée dont ils font partie et forment avec eux une rangée parfaitement transversale, au contraire les plus dorsaux de la 1<sup>ère</sup> rangée (*I*) sont reportés plus en avant et ceux de la 4<sup>ème</sup> rangée (*IV*), plus en arrière que les autres stigmates de la rangée correspondante. A ce stade, par conséquent, caractérisé par la présence de 4 rangées transversales de stigmates, la disposition, chez le blastozuide de *Clavelina* est la même qu'au stade correspondant que j'ai décrit chez l'oozoïde (p. 568).

**B. Augmentation du nombre des rangées transversales secondaires et du nombre des stigmates d'une même rangée chez *Clavelina*.** 1. Dans la suite du développement, la plus postérieure des 4 rangées transversales formées se subdivise la première (voir fig. 20) en deux rangées, suivant le processus décrit, chez l'oozoïde, pour la subdivision des deux rangées primitives, c'est-à-dire que la subdivision des stigmates en deux parties égales se fait progressivement en procédant de l'extrémité dorsale de la rangée vers son extrémité ventrale; puis, quand cette subdivision a atteint un certain nombre de stigmates dorsaux (9 à 10), ce sont les stigmates les plus ventraux

de la rangée qui commencent à se diviser en deux et ce processus progresse de proche en proche, mais vers la face dorsale. Ces deux progressions marchant de conserve, la rangée finit par être complètement dédoublée. Quand le dédoublement de cette 4<sup>ème</sup> rangée est presque complètement achevé, la 1<sup>ère</sup> rangée (la plus antérieure) commence, à son tour, à se subdiviser dorsalement. Il y a donc, de la sorte, un stade à 5 rangées, dont les deux plus postérieures procèdent de la subdivision complète de la 4<sup>ème</sup> rangée du stade à 4 rangées, et dont la plus antérieure commence à se subdiviser dans sa partie dorsale. Puis, quand cette dernière s'est dédoublée, par le même processus qui a amené la subdivision de la 4<sup>ème</sup> rangée, et qu'il existe, par conséquent, 6 rangées de stigmates, la plus postérieure des 6 rangées existantes se dédouble par le même processus et il existe alors 7 rangées de stigmates. Le même phénomène se répète alternativement dans la suite pour chacune des rangées extrêmes, qui seules se dédoublent. Quant aux rangées intermédiaires, une fois formées elles ne se subdivisent jamais.

2. La multiplication des stigmates dans une même rangée quelconque s'effectue, soit par formation, sur l'un des bords longitudinaux des stigmates, d'une saillie épithéliale oblique, épaissie, qui, en s'approfondissant, finit par diviser le stigmate en deux parties égales, presque égales ou fort inégales, soit par formation d'un bourgeon épithélial plein, procédant de l'une des deux extrémités du stigmate. Parfois même, on voit apparaître simultanément un de ces bourgeons à chacune des deux extrémités d'un même stigmate. Ce bourgeon plein se place ensuite sur le côté du stigmate dont il procède, se perfore, puis s'accroît en s'allongeant dans le sens antéro-postérieur, comme le font d'ailleurs les deux stigmates qui, dans le cas de subdivision par une saillie épithéliale oblique, résultent de la subdivision d'un même stigmate.

Le sac branchial de *Clavelina* s'accroît donc: dans le sens dorso-ventral, c'est-à-dire dans le sens de son diamètre transversal, par suite de l'augmentation du nombre des stigmates des diverses rangées; dans le sens antéro-postérieur, c'est-à-dire dans le sens de son diamètre longitudinal, par dédoublement alternatif des rangées postérieure et antérieure existantes. Il s'allonge donc, d'arrière en avant, aux dépens de sa rangée antérieure et, d'avant en arrière, aux dépens de sa rangée postérieure. Ces faits expliquent comment il reste parfaitement cylindrique.

## 6. Formation des stigmates branchiaux chez *Pyrosoma elegans* (blastozoïde).

Stade I (fig. 36). A droite et à gauche, la paroi épithéliale latérale de la cavité branchiale est déprimée et, dans cette dépression, est reçue la paroi épithéliale interne de la cavité péribranchiale correspondante. La paroi latérale du sac branchial ainsi que tout l'épithélium des sacs péribranchiaux est cylindrique simple.

Stade II (fig. 37). Tandis que l'épithélium de la paroi externe des cavités péribranchiales s'est fortement aplati, celui de leur paroi

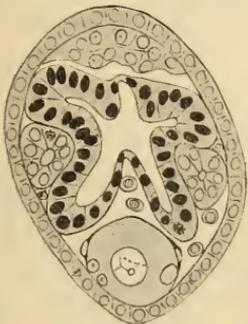


Fig. 36.

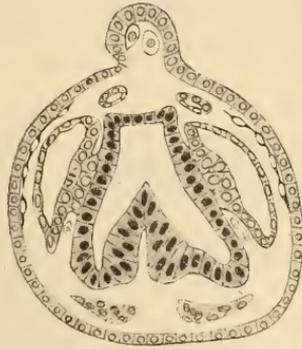


Fig. 37.

Fig. 36. *Pyrosoma elegans*. Jeune blastozoïde. Stade I. Coupe transversale. Voir le texte.

Fig. 37. *Pyrosoma elegans*. Blastozoïde. Stade II. Formation de la fente branchiale. Coupe transversale. Voir le texte.

interne est devenu cubique le long des bords antérieur, postérieur, dorsal et ventral de ces cavités. Dans le restant de son étendue, l'épithélium péribranchial interne s'est épaissi, par prolifération de ses cellules, suivant une bande longitudinale continue, qui siège contre la paroi épithéliale latérale, restée cylindrique, du sac branchial. Cette zone épaissie de l'épithélium péribranchial interne a, dans son ensemble, la forme d'un ovale, dont le grand axe est longitudinal ou, plus exactement, oblique d'avant en arrière et ventro-dorsalement. Dans toute l'étendue de cette bande épaissie on constate, par l'examen des coupes sériées que les deux épithéliums (branchial et péribranchial interne) sont fortement adhérents l'un à l'autre, tandis que sur le pourtour de cette zone ovulaire les deux épithéliums sont lâchement accolés et peuvent même être séparés par quelques cellules du mésenchyme, disséminées entre eux (fig. 37).

L'ensemble de cette formation est absolument identique à l'ébauche de la fente branchiale, telle que je l'ai ob-

servée chez le blastozoïde de *Salpa*, dont je la tiens pour l'homologue. Mais, tandis que chez *Salpa*, cette zone ovalaire se perfore d'un large orifice unique, qui est la fente branchiale, chez *Pyrosoma*, elle subit d'autres transformations, que je vais faire connaître et qui offrent, comme on le verra, les plus grandes analogies avec les transformations que, chez le blastozoïde des Ascidies sociales et composées (voir plus haut), subit chaque bande transversale, aux dépens de laquelle se forme une rangée transversale de stigmates branchiaux.

Stade III. Le blastozoïde est un peu plus développé. La bande ovalaire, suivant laquelle l'épithélium de la paroi latérale du sac branchial est accolé à la partie épaissie de l'épithélium péribranchial

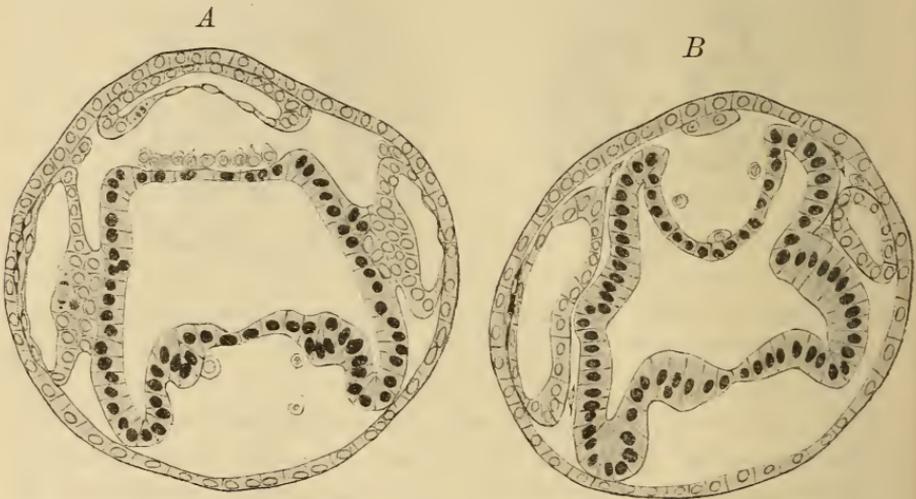


Fig. 38A et B.

*Pyrosoma elegans*. Blastozoïde. Stade III. Coupes transversales pratiquées: A, au niveau de la 1<sup>ère</sup> ébauche de l'un des 3 premiers stigmates branchiaux; B, au niveau de la première ébauche de l'un des deux premiers sinus interstigmatiques (sinus transverses des auteurs).

interne, s'est allongée. L'examen minutieux des coupes sériées montre que, dans l'étendue de cette bande, ces deux épithéliums sont restés fortement adhérents (fig. 38A) en 3 points, à peu près équidistants, et dont le 2<sup>ème</sup> siège vers le milieu de la longueur de la bande, tandis que le 1<sup>er</sup> est plus antérieur et le 3<sup>ème</sup>, plus postérieur. Par contre, dans les parties intermédiaires entre ces points (fig. 38B), les deux épithéliums sont très lâchement accolés; par ci par là même, ils sont séparés l'un de l'autre, comme sur le pourtour de la bande, par quelques cellules de mésenchyme disséminées.

Stade IV. Examiné par transparence (fig. 39 *A*), le blastozoïde montre, sur chacune des parois latérales du sac branchial, à la place de la zone ovale des stades précédents, trois formations ellipsoïdales, à grand axe à peu près perpendiculaire à l'endostyle. Ces formations sont nettement délimitées par un rebord foncé. De ces trois organes, l'un, le 2<sup>ème</sup>, qui siège vers le milieu de la longueur de la paroi latérale correspondante du sac branchial, est un peu plus développé transversalement que les deux autres. Ces formations ont été considérées par mes prédécesseurs comme des stigmates branchiaux perforés. Mais si l'on compare cette figure d'ensemble (fig. 39 *A*) à des coupes frontales (fig. 39 *B*) et transversales (fig. 39 *C* et *D*), on constate qu'il n'en est rien. Les bords foncés répondent à la coupe

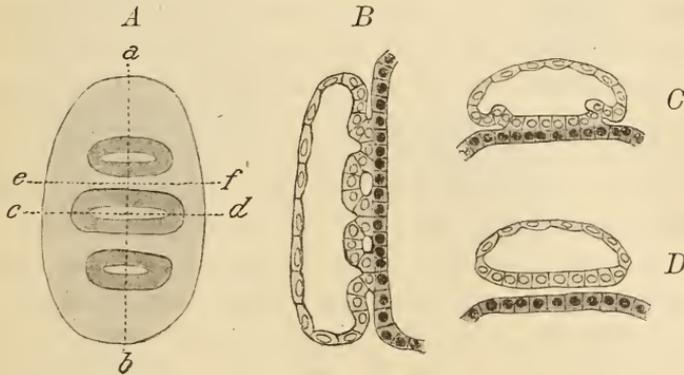


Fig. 39 *A* à *D*.

*Pyrosoma elegans*. Blastozoïde. Stade IV. *A*, vue, par transparence, de l'une des parois latérales du sac branchial; *B*, coupe frontale suivant *ab*; *C*, coupe transversale suivant *cd*; *D*, coupe transversale suivant *ef*. Voir le texte.

optique tangentielle des lèvres d'une invagination transversale assez profonde de l'épithélium péribranchial interne. Les espaces plus clairs qui les séparent, répondent: les uns, au nombre de 3, à autant d'invaginations de l'épithélium péribranchial interne; ce sont ceux qui sont circonscrits par les bords foncés (fig. 39 *A*); les autres, aux espaces (futurs sinus interstigmatiques), qui, compris entre deux invaginations consécutives, sont souvent occupés par quelques cellules du mésenchyme et sont interposés entre l'épithélium branchial et l'épithélium péribranchial interne.

L'examen de la coupe frontale menée suivant *ab* (fig. 39 *B*) nous montre que: 1°. l'épithélium péribranchial interne, épaissi dans toute l'étendue de la zone ovale, présente 3 plis et il est resté cubique, tant dans l'étendue de ces plis qu'entre eux; 2°. dans toute cette étendue, l'épithélium de la paroi latérale du sac branchial est cubique;

3°. au fond de chaque pli, l'épithélium péribranchial est très intimement uni à l'épithélium branchial.

Ces plis ou invaginations transversales de l'épithélium péribranchial sont les ébauches de 3 stigmates branchiaux transverses, non perforés encore.

Stade V. Il s'agit d'un des 4 Ascidiozoides d'une jeune colonie tétrazoïde. Le sac branchial et les cavités péribranchiales se sont accrûes. Sur chacune des parois latérales du sac branchial, examinées par transparence (fig. 40 *A*), on distingue 9 formations ellipsoïdales semblables à celles du stade précédent. Elles sont d'autant moins allongées transversalement qu'elles se trouvent plus rapprochées des extrémités antérieure et postérieure de la branchie. Ce sont les stigmates branchiaux qui, comme nous le verrons, ne sont encore que fort incomplètement perforés. De plus, il existe 7 barres longitudinales, apparaissant comme des lignes sombres. Une coupe frontale (fig. 40 *B*) passant, suivant *cd* (fig. 40 *A*), entre deux barres longitudinales voisines, montre que 2 stigmates (4 et 5) sont perforés et que la perforation s'est faite au fond des plis formés par l'épithélium péribranchial interne (comparer les fig. 39 *B* et 40 *B*); les autres stigmates ne sont pas encore perforés. Elle nous montre, en outre, que l'épithélium péribranchial interne est resté cubique et épais dans toute son étendue, aussi bien au niveau des plis qu'entre deux plis consécutifs. Elle nous montre encore que les deux parois antérieure et postérieure des stigmates dérivent manifestement de l'épithélium péribranchial interne. Nous constatons, enfin, qu' à ce niveau, c'est à dire dans les espaces compris entre les barres longitudinales, l'épithélium branchial s'est fortement aminci. Par contre, une coupe frontale, intéressant une barre longitudinale, suivant *ab* (fig. 40 *A*) nous montre (fig. 40 *C*) qu' à ce niveau l'épithélium branchial est resté cubique; les plis décrits par l'épithélium péribranchial interne sont tout aussi marqués et ont la même texture que sur la fig. 40 *B*; mais le fond de ces plis est souvent séparé de l'épithélium branchial par une mince fente, en continuité avec les deux sinus interstigmatiques voisins. Nous verrons que les barres longitudinales, restées cubiques, de l'épithélium branchial deviendront la paroi épithéliale interne des soi-disant sinus longitudinaux.

Stade VI (fig. 41 *A*). C'est la disposition du sac branchial réalisée chez l'un des 4 Ascidiozoides d'une colonie tétrazoïde presque sur le point de sortir du cormus maternel. La paroi latérale du sac branchial montre 13 stigmates (1 à 13), dont les extrêmes, tant

antérieurs que postérieurs, vont en diminuant graduellement de diamètre transversal. Il existe 9 soi-disant sinus longitudinaux (*I* à *IX*) et deux languettes dorsales. L'animal est vu par sa face latérale gauche,

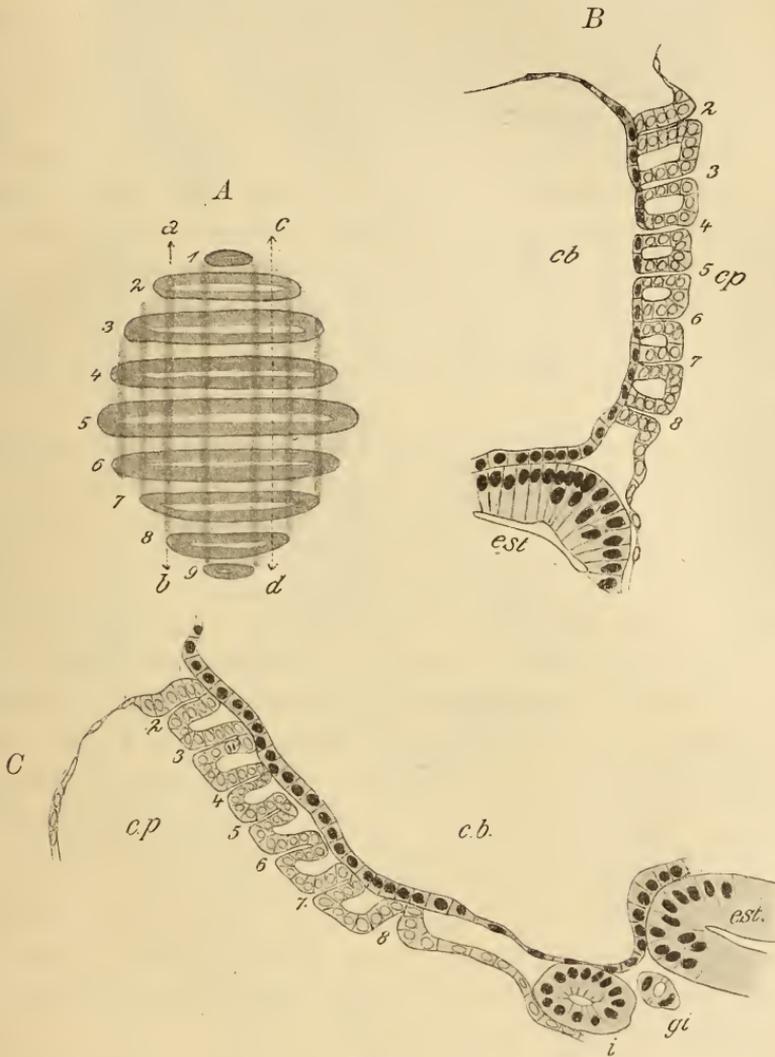


Fig. 40 A à C.

*Pyrosoma elegans*. Blastozoïde. Stade V. A, vue, par transparence, de l'une des parois latérales du sac branchial; B, coupe frontale réelle suivant *cd*; C, coupe frontale réelle suivant *ab*; *cb*, cavité branchiale; *cp*, cavité péribranchiale; *est*, estomac; *i*, intestin; *gi*, glande intestinale.

mais c'est la paroi droite qui est dessinée, examinée par sa face interne ou branchiale. Les stigmates sont tous perforés et leurs bords garnis de cils vibratiles, à l'exception des deux plus antérieurs, *1* et *2*, et du plus postérieur, *13*, qui ne sont pas encore perforés.

Une coupe frontale (fig. 41 B) menée suivant *ab* (fig. 41 A), c'est-à-dire entre les sinus longitudinaux *IV* et *V*, intéresse non seulement tous les stigmates perforés, à bords ciliés (3 à 12) mais encore les stigmates en voie de formation 1 et 2. Dans l'étendue des stigmates 1 et 2, qui sont voisins du bord antérieur de la cavité péribranchiale, l'épithélium péribranchial interne est cubique<sup>1</sup>; mais, tandis que dans l'étendue du stigmate 1, qui est moins développé que le stigmate 2, l'épithélium branchial est cubique, au niveau du stigmate 2, qui est prêt à se perforer, il est aplati comme dans toute l'étendue de la paroi interne de tous les soi-disant sinus transverses (sinus interstigmatiques) qui séparent les stigmates perforés consécutifs. Au niveau de ces derniers sinus, l'épithélium péribranchial interne s'est différencié: sur la face externe des sinus il s'est fortement aplati, tandis que sur les bords des stigmates il est devenu cylindrique simple et vibratile.

Comme nous savons que, plus tard, le nombre des stigmates branchiaux sera plus considérable encore, nous pouvons conclure, en comparant le stade que nous décrivons actuellement aux stades précédents, que par ses extrémités antérieure et postérieure la fente branchiale s'accroît graduellement, en y conservant ses caractères primitifs et en continuant à y former de nouveaux stigmates, par plissement, suivi de perforation localisée, de son épithélium péribranchial interne. L'étude de ces extrémités de croissance de la fente branchiale est intéressante, parce qu'elles nous montre qu'à leur niveau, à un stade quelconque, même très avancé, du développement, on retrouve les phases successives de la formation des stigmates branchiaux des stades plus jeunes. Il s'accomplit aux extrémités de croissance de la fente branchiale de *Pyrosoma* des processus analogues à ceux qui se passent aux extrémités de croissance (ventrale et dorsale) d'une même rangée transversale primitive quelconque de stigmates chez le blastozoïde des Ascidiées sociales et composées.

L'étude du stade qui nous occupe nous montre encore qu'entre les stigmates branchiaux perforés et garnis de cils vibratiles, c'est à dire au niveau des soi-disant sinus transverses de *Pyrosoma*, l'épithélium péribranchial interne s'aplatit secondairement, comme c'est le cas pour l'épithélium branchial, au niveau des sinus interstigmatiques chez les Ascidiens. Aussi, quand cette transformation est opérée,

<sup>1</sup> Une disposition semblable existe, mais près du bord postérieur de la cavité péribranchiale, au niveau du stigmate 13 en voie de formation.

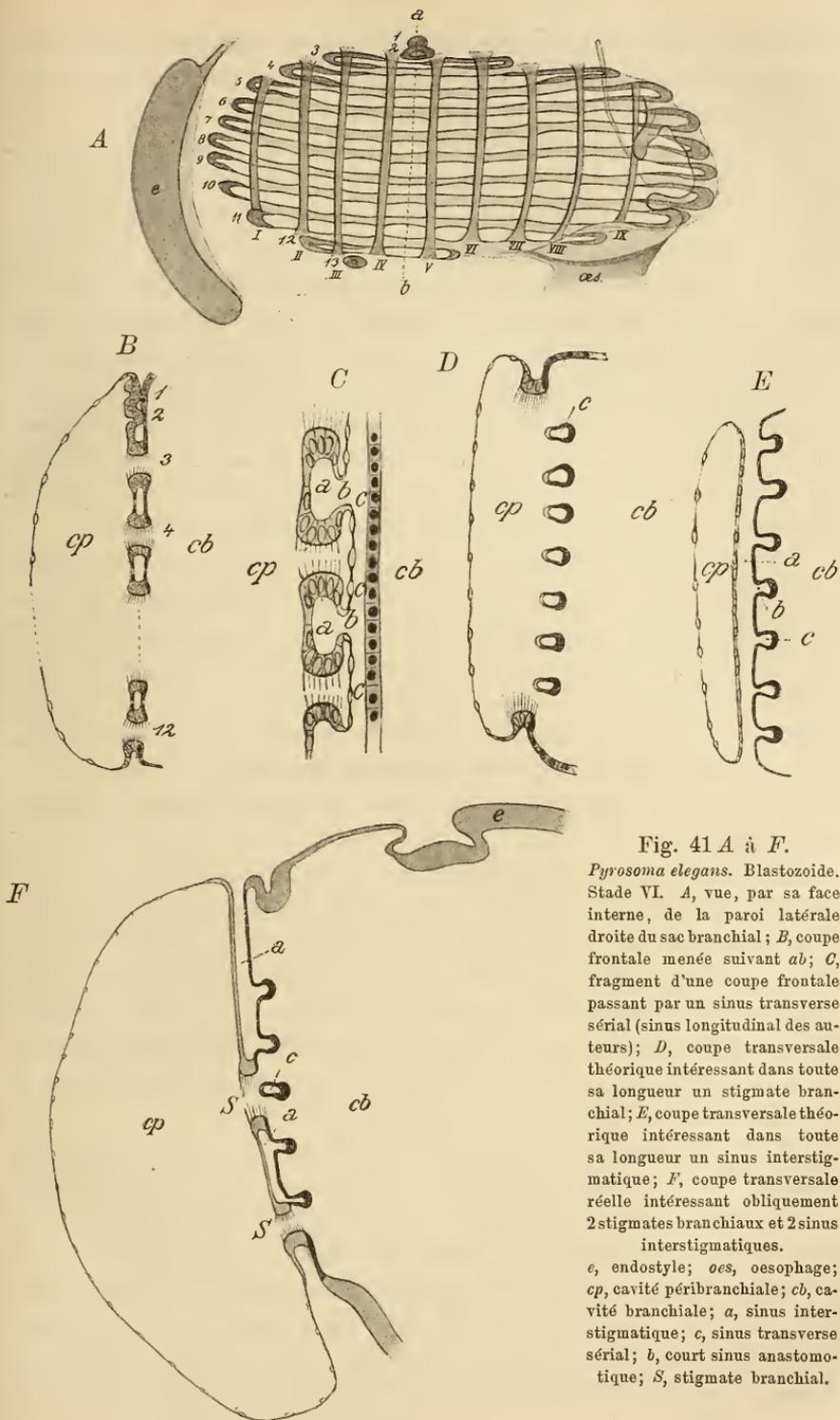


Fig. 41 A à F.

*Pyrosoma elegans*. Blastozoïde. Stade VI. A, vue, par sa face interne, de la paroi latérale droite du sac branchial; B, coupe frontale menée suivant *ab*; C, fragment d'une coupe frontale passant par un sinus transverse sérial (sinus longitudinal des auteurs); D, coupe transversale théorique intéressant dans toute sa longueur un stigmate branchial; E, coupe transversale théorique intéressant dans toute sa longueur un sinus interstigmatique; F, coupe transversale réelle intéressant obliquement 2 stigmates branchiaux et 2 sinus interstigmatiques.

*e*, endostyle; *oes*, oesophage; *cp*, cavité péribranchiale; *cb*, cavité branchiale; *a*, sinus interstigmatique; *c*, sinus transverse sérial; *b*, court sinus anastomatique; *S*, stigmate branchial.

semble-t-il que les divers stigmates branchiaux ont apparu comme des perforations autonomes, localisées et sans connexions entre elles, des parois branchiale latérale et péribranchiale interne.

En réalité, nous avons vu que tous les stigmates transverses de la rangée longitudinale unique de *Pyrosoma* se forment, à la façon des stigmates longitudinaux d'une même rangée transversale primitive du blastozoïde d'une Ascidie sociale ou composée, aux dépens d'une même ébauche. Il existe pourtant une différence. Tandis que chez le blastozoïde des Ascidiens les stigmates d'une même rangée transversale procèdent du plissement d'une même bande épaissie de l'épithélium branchial, chez *Pyrosoma*, ils procèdent du plissement d'une même bande épaissie de l'épithélium péribranchial interne (ébauche péribranchiale de la fente branchiale). Quelle est la cause première de cette différence? C'est ce que je ne puis, pour le moment, décider.

Mais, ce qui est certain, c'est qu'elle a pour conséquence immédiate que, chez tous les Ascidiens (oozoïdes et blastozoïdes), les bords ciliés des stigmates branchiaux procèdent de la paroi épithéliale du sac branchial, tandis que chez *Pyrosoma*, ils procèdent de la paroi épithéliale interne de la cavité péribranchiale, de sorte que les sinus interstigmatiques des Ascidiens ont leur seule paroi externe d'origine péribranchiale, tandis que leurs homologues chez les Pyrosomes, les soi-disant sinus transverses, ont leur seule paroi interne d'origine branchiale.

Il en découle nécessairement une autre conséquence qui, d'une part, touche à la formation et à la nature des parois des sinus transverses sériaux, qui, dans le développement de la branchie des Ascidiens, coupent transversalement, en leur milieu, les stigmates d'une même rangée transversale primitive, et, d'autre part, touche à la formation et à la nature des soi-disant sinus longitudinaux des Pyrosomes, sinus qui, dans ma manière de voir, doivent être les homologues de ces sinus transverses sériaux des Ascidiens.

On sait, en effet, que chez les Ascidiens, ces sinus transverses sériaux — et il ne saurait en être autrement attendu qu'ils se forment secondairement après que les stigmates se sont perforés — ont pour origine des papilles de la paroi interne (branchiale) des sinus interstigmatiques d'une même rangée transversale de stigmates, papilles dont le nombre est, en général, égal à celui de ces sinus interstigmatiques et qui se soudent ensuite par leurs extrémités bifurquées. Il en résulte que toutes les parois des sinus transverses sériaux des

Ascidiens procèdent de l'épithélium branchial. Il n'en est pas de même pour les soi-disant sinus longitudinaux des Pyrosomes, qui se forment en même temps que les stigmates branchiaux se perforent, ce qui est en corrélation avec le fait que ces stigmates résultent du plissement de l'épithélium péribranchial interne et non pas, comme chez les Ascidiens, du plissement de l'épithélium branchial.

Nous avons vu qu'au stade précédent (fig. 40 C), au niveau de chaque barre longitudinale, suivant laquelle l'épithélium branchial est resté cubique, le fond des plis péribranchiaux était constitué, comme leurs parois antérieure et postérieure, par un épithélium cubique, souvent séparé de l'épithélium branchial par une mince fente, établissant une communication entre les deux sinus interstigmatiques voisins. Cette fente est l'ébauche d'une portion du soi-disant sinus longitudinal correspondant.

En effet, au stade qui nous occupe actuellement, une coupe frontale (fig. 41 C) intéressant une barre longitudinale suivant sa longueur nous montre que: 1°. les petites fentes dont je viens de parler se sont accrûes et transformées en un espace sanguin continu (soi-disant sinus longitudinal) (c) qui communique (b) avec tous les sinus interstigmatiques (a); 2°. l'épithélium du fond des plis péribranchiaux est devenu pavimenteux simple et constitue la paroi externe de ce sinus c; 3°. les parois épithéliales antérieure et postérieure de ces plis péribranchiaux sont restées cylindriques et devenues ciliées, comme au niveau des parties perforées des plis (stigmates branchiaux).

D'autre part, l'examen des coupes transversales (fig. 41 D, E, F) nous montre, en outre, que dans toute leur longueur les barres longitudinales du stade précédent font saillie dans la cavité branchiale et constituent la paroi interne des soi-disant sinus longitudinaux (c). Comme on le voit, ces sinus de *Pyrosoma* ont leur paroi externe d'origine péribranchiale et leur paroi interne, d'origine branchiale. Or, en dépit de l'origine partiellement différente de leurs parois, les soi-disant sinus longitudinaux de *Pyrosoma* sont homologues aux sinus transverses sériaux des Ascidiens et ne correspondent nullement aux sinus longitudinaux de ces derniers. C'est ce que je développerai plus loin, dans mes conclusions relatives à la branchie de *Pyrosoma*.

Les fig. 41 D et 41 E, qui représentent respectivement une coupe transversale théorique, intéressant, dans toute sa longueur, un stigmate branchial (fig. 41 D) et un sinus interstigmatique (fig. 41 E) rendent bien compte du processus que je viens de faire connaître. La fig. 41 F, qui est une figure réelle, représentant un fragment de coupe

transversale de la branchie au stade qui nous occupe, nous montre associées les images fournies par ces deux figures théoriques, ce qui dépend de ce qu'une coupe transversale réelle ne peut jamais intéresser, dans toute sa longueur, un seul stigmate ou un seul sinus interstigmatique, mais intéresse obliquement plusieurs de ces organes.

De l'ensemble de mes recherches sur la formation et la structure des stigmates branchiaux de *Pyrosoma* je conclus :

1°. L'ébauche commune, aux dépens de laquelle se forment tous les stigmates branchiaux transverses d'un même côté du sac branchial est l'homologue de la fente branchiale correspondante d'une Salpe et de l'une des 2 ou 3 fentes branchiales d'un Ascidiien.

2°. *Pyrosoma* est donc un Tunicier pourvu d'une seule paire de fentes branchiales.

3°. L'ensemble des stigmates branchiaux transverses, disposés en une rangée longitudinale unique, que présente chaque paroi latérale du sac branchial, est l'homologue de l'ensemble des stigmates qui, chez un Ascidiien, dérivent d'une même fente branchiale, oblique ou transversale.

4°. Les stigmates branchiaux de *Pyrosoma* ne sont pas homologues aux protostigmates des Ascidiens, qui, en fait, ne sont que des formations secondaires, ainsi que le prouve leur absence chez *Clavelina*<sup>1</sup> et qui ne représentent que les produits d'une division transversale précoce des fentes branchiales, dûe sans doute à une inégalité de croissance entre les fentes branchiales et les cavités péribranchiales. Ils sont homologues aux stigmates d'une même rangée primitive de *Clavelina*. De part comme d'autre, ils sont les produits de divisions successives opérées par des plans de section perpendiculaires au grand axe d'une même fente branchiale.

5°. Les soi-disant sinus transverses de *Pyrosoma* sont homologues aux sinus interstigmatiques des Ascidiens.

6°. Les soi-disant sinus longitudinaux de *Pyrosoma* correspondent bien aux sinus transverses sériaux et non pas aux sinus longitudinaux des Ascidiens. Comme les sinus transverses sériaux des Ascidiens; non seulement ils coupent les stigmates branchiaux perpendiculairement à leur grand axe, mais leur union avec les sinus interstigmatiques est primitive, tandis que les sinus longitudinaux des Ascidiens, d'après leur mode de formation, ne sont primitivement unis qu'avec les sinus intersériaux primitifs qui séparent les fentes branchiales. C'est pourquoi il ne peut exister de sinus longitudinaux que chez des

<sup>1</sup> On verra plus loin qu'il en est de même chez *Archiasecidia neapolitana*, qui est, sans aucun doute, un Ascidiien plus primitif que *Clavelina*.

Tuniciers pourvus de deux fentes branchiales au moins. Si les sinus transverses de *Pyrosoma* paraissent longitudinaux, c'est que la fente branchiale unique, d'oblique qu'elle était primitivement, comme le montre sa première ébauche, a acquis secondairement une position longitudinale.

### III. Quelques considérations générales concernant l'histoire phylogénique des Tuniciers.

De cet ensemble d'observations concernant le développement de la branchie des Tuniciers, je crois pouvoir déduire les conclusions suivantes relatives à la phylogénèse des Tuniciers.

1°. La forme la plus simple des Tuniciers de la nature actuelle est représentée par les Appendiculaires, Tuniciers errants, qui sont les plus voisins de la forme-souche de tout l'embranchement, forme-souche que j'appellerai *Prototunicata*. Les Appendiculaires sont, comme l'était *Prototunicata*, pourvus d'une pseudo-queue locomotrice et d'un sac branchial s'ouvrant à l'extérieur par une paire unique de tubes branchiaux. Chaque tube branchial (FOL, GOLDSCHMIDT) est le résultat de l'accolement, suivi de perforation, d'une évagination latérale, tubulaire, de la paroi du sac branchial et d'une invagination latérale, tubulaire, de l'ectoderme. Ces deux culs-de-sacs épithéliaux, d'origine distincte, ont sensiblement la même profondeur. L'anneau cilié, qui siège au point de soudure de ces deux culs-de-sacs, est l'homologue d'une fente branchiale de Céphalochordé et de Vertébré.

2°. Les Salpes dérivent directement de formes organisées à la façon des Appendiculaires. L'appareil branchial a, chez elles, subi des modifications secondaires. Tandis que l'évagination branchiale de chaque fente branchiale s'élargissait, sa profondeur, par contre, se réduisait. Mais, l'invagination de l'ectoderme, tout en s'élargissant, a continué, en même temps, à s'approfondir et est devenue l'une des cavités péribranchiales. Il en est résulté, d'une part, que les fentes branchiales de la paire unique sont beaucoup plus étendues que chez Appendiculaires et, d'autre part, que les deux cavités péribranchiales se sont accolées, puis fusionnées, pour constituer un cloaque, s'ouvrant à l'extérieur par un orifice cloacal unique, produit de l'union des deux orifices externes (péribranchiaux) de ces cavités. Ce cloaque, une fois apparu, s'est maintenu, au cours de la phylogénèse, chez tous les autres Tuniciers.

Quant aux gouttières ciliées, que MM. TODARO et LAHILLE ont

décrites chez les Salpes sous le nom d'hémitrémias, elles n'ont rien à voir avec la formation des stigmates branchiaux.

3°. Mais, si les Appendiculaires et les Salpes sont des Tuniciers errants pourvus d'une seule paire de fentes branchiales indivises, les autres Tuniciers errants, Pyrosomides et Doliolides — les premiers à coup sûr et les seconds probablement — sont pourvus aussi d'une seule paire de fentes branchiales, mais ces fentes se sont subdivisées perpendiculairement à leur grand axe. Cette complication, en corrélation sans doute avec la première étape d'un accroissement de la surface respiratoire, a eu pour résultat la transformation de la fente branchiale unique en une rangée unique de stigmates branchiaux. Chez les Doliolides, cette rangée est, d'une façon générale, oblique par rapport à l'axe antéro-postérieur du sac branchial. Chez les Pyrosomides, elle devient secondairement parallèle à cet axe.

4°. Tous les Tuniciers errants de la nature actuelle sont donc pourvus d'une seule paire de fentes branchiales, indivises chez les Appendiculaires et les Salpes, subdivisées en une rangée unique de stigmates branchiaux chez les Pyrosomides — et probablement chez les Doliolides.

5°. Chez tous les Ascidiens de la nature actuelle, pendant une longue phase de l'ontogénèse, il existe deux paires de fentes branchiales indivises. L'histoire du développement nous montre que les deux fentes branchiales d'un même côté du corps apparaissent successivement ou simultanément, mais en tout cas séparément, l'une derrière l'autre, et nous n'avons aucune raison d'admettre que ces deux fentes proviennent de la subdivision d'une même fente primitive. Tout tend à prouver, au contraire, que la 2<sup>ème</sup> fente a apparu secondairement en arrière de la 1<sup>ère</sup>. Ce stade primitif du développement des Ascidiens, stade caractérisé par la présence de deux paires de fentes branchiales indivises, tout en persistant longtemps, n'est pourtant que transitoire dans l'ontogénèse des Ascidiens actuels. Aucun Tunicier connu n'offre cette disposition à l'état permanent. J'admets néanmoins qu'il a dû exister au cours de la phylogénèse et j'appellerai *Protoascidia* cette forme hypothétique, qui a dû être la souche de tous les Ascidiens. Elle dérivait probablement de *Prototunicata* par adjonction d'une nouvelle paire de fentes branchiales en arrière de la 1<sup>ère</sup> et il est probable que *Protoascidia* ne possédait pas de cloaque.

6°. Par subdivisions successives de chacune des fentes branchiales de *Protoascidia*, subdivisions opérées perpendiculairement au grand axe

de ces fentes, s'est constituée une autre forme, à surface respiratoire plus considérable encore, que j'appellerai *Archiascidia*. Elle est caractérisée par la présence d'un cloaque et de deux paires de fentes branchiales, placées l'une derrière l'autre, mais subdivisées de façon à constituer deux paires de rangées de stigmates branchiaux.

Ce stade important de l'histoire phylogénique des Ascidiens est représenté transitoirement, mais pendant une longue période du développement ontogénique, chez *Clavelina*.

Jusqu'à ce jour, il était inconnu à l'état permanent, parmi les Ascidiens vivant actuellement. J'ai eu la chance de le trouver réalisé chez un Tunicier de la Baie de Naples. Il est représenté par une jolie petite Ascidie transparente, que je propose d'appeler *Archiascidia neapolitana* et que je décrirai prochainement d'une façon détaillée. Par tout l'ensemble de son organisation, *Archiascidia neapolitana*, quoique voisine de *Clavelina*, est une forme beaucoup plus primitive. Pour le moment, je ne m'attacherai qu'à signaler le trait essentiel de la structure de son sac branchial. De chaque côté du corps (fig. 42), il existe, chez l'animal adulte, deux rangées transversales de stigmates branchiaux. Fait intéressant, dans son ensemble la rangée antérieure est, comme la rangée unique des Doliolides, oblique par rapport à l'axe antéro-postérieur du sac branchial, ou plutôt elle décrit une courbe, dont la concavité regarde en avant et ventralement. La rangée postérieure, dans son ensemble, est disposée, comme la rangée unique des Pyrosomides, parallèlement à l'axe antéro-postérieur du sac branchial; elle siège du côté dorsal seulement, le long de la ligne médio-dorsale. Tandis que les stigmates branchiaux, allongés, de la rangée antérieure ont leur grand axe oblique, ceux de la rangée postérieure ont leur grand axe transversal. Que ces deux rangées résultent bien de la subdivision de deux fentes branchiales, homologues à celles de *Protoascidia*, c'est ce dont je ne puis douter, ayant eu l'occasion d'étudier quelques stades du développement embryonnaire de cette espèce vivipare, et notamment le stade à deux paires de fentes branchiales indivises, s'ouvrant dans les deux cavités péribranchiales, dont les

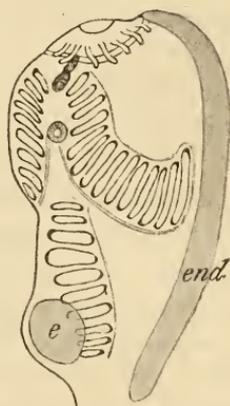


Fig. 42.

*Archiascidia neapolitana*. Vue, un peu oblique, par la face latérale droite, du sac branchial. *end*, endostyle; *e*, embryon dans la chambre incubatrice.

orifices péribranchiaux sont très écartés de la ligne médio-dorsale. Chez l'adulte, bien qu'il existe un cloaque, résultant du fusionnement des deux cavités péribranchiales, du côté dorsal, cependant les limites de ces dernières ne s'étendent pas, du côté ventral, au delà de la région occupée latéralement par les stigmates branchiaux; il y a donc une longue distance entre l'endostyle et le bord ventral des deux cavités péribranchiales, du moins au niveau des stigmates de la 2<sup>ème</sup> rangée.

7°. Mais, chez *Clavelina*, qui est la forme actuelle la plus voisine de *Archiascidia*, les deux rangées de stigmates branchiaux, issues des deux fentes branchiales, se dédoublent secondairement, suivant le processus que j'ai indiqué plus haut et la branchie se complique de cette façon, en augmentant encore la surface respiratoire. Toutefois, ce qui est caractéristique, c'est que chez cette forme d'Ascidien, très primitive encore, il n' existe jamais de protostigmates, ce qui revient à dire qu'il y a harmonie parfaite entre la croissance des fentes branchiales dans le sens transversal et la croissance des cavités péribranchiales dans le même sens.

Chez tous les autres Ascidiens, au contraire, il se forme des protostigmates. Quelle est la signification de cette nouvelle acquisition? La façon dont les protostigmates se forment chez les Ascidies simples, où ces éléments atteignent leur apogée, semble nous démontrer que cette acquisition nouvelle a eu pour origine une désharmonie entre la croissance transversale de la fente branchiale et celle du sac branchial. On a l'impression comme si la fente branchiale, ne trouvant pas d'espace suffisant pour continuer à croître vers la ligne médio-ventrale, se recourbait en fer à cheval vers la face dorsale du sac branchial, pour se couper ensuite, perpendiculairement à son grand axe primitif, au niveau de cette courbure.

Ce phénomène a dû s'effectuer déjà chez des Ascidiens pourvus de deux paires de fentes branchiales seulement. Nous avons vu qu'il s'accomplit, en effet, chez *Perophora* et *Distaplia*. Toutefois, chez *Perophora* et *Distaplia* — et ceci est sans doute en corrélation avec le volume plus considérable de l'œuf et l'accumulation du vitellus — le processus primitif s'accomplit sous une forme cœnogénique.

J'admets que notamment la plupart des Ascidiens que M. LAHILLE a réunis dans son Ordre des *Aplousobranchiata*<sup>1</sup> dérivent d'une forme, très voisine de *Distaplia* et de *Perophora Listeri*, caractérisée par ce fait que les deux paires de fentes branchiales, donnaient naissance:

<sup>1</sup> A l'exception, bien entendu, des Pyrosomides et des Doliolides, que M. LAHILLE range parmi les Ascidiens.

d'abord à 4 paires de protostigmates, allongés dans le sens transversal; puis, à 4 paires de rangées transversales de stigmates branchiaux. De cette forme, dont le sac branchial, comme celui des Ascidiens plus primitifs, était encore dépourvu de sinus longitudinaux, seraient issues, non seulement d'autres formes d'Ascidiens aplousobranches, chez lesquelles les 4 rangées primitives de stigmates branchiaux se dédoublent secondairement, mais encore des Ascidiens qui, tout en n'étant pourvus que de deux paires de fentes branchiales, ont acquis, en outre, des sinus longitudinaux plus ou moins complets et peut-être même déjà des plis longitudinaux de la branchie, toutes formations déterminant un nouvel accroissement de la surface respiratoire. La disposition réalisée chez *Perophora Banyulensis* Lahille et le fait que chez l'embryon des Ascidiidæ, des Molgulidæ et des Cynthiidæ les premiers sinus longitudinaux apparaissent quand il n'existe encore que 2 paires de fentes branchiales en train de se transformer en les 4 premières paires de protostigmates prouvent, en effet, que c'est chez des Ascidiens pourvus de 2 paires de fentes branchiales que se sont formés, pour la première fois, les sinus longitudinaux.

Une fois apparus, ces sinus longitudinaux se sont maintenus, au cours de la phylogénèse, chez tous les Ascidiens plus récents.

8°. A ces formes d'Ascidiens, caractérisées essentiellement par la présence de deux paires de fentes branchiales divisées en 4 paires de protostigmates et par la présence de sinus longitudinaux, ont succédé, enfin, dans le cours de la phylogénèse, les formes les plus élevées actuelles, caractérisées surtout par l'apparition, en arrière de la 2<sup>ème</sup> fente branchiale, d'une 3<sup>ème</sup> fente branchiale, qui s'est comportée comme les deux premières. Telles sont notamment toutes les Ascidies simples appartenant aux familles des Ascidiidæ, des Molgulidæ et des Cynthiidæ.

Il conviendrait de rechercher si les Ascidies composées telles que les Polystyelidæ et les Botryllidæ qui, comme les Ascidiidæ, les Molgulidæ et les Cynthiidæ, possèdent des sinus longitudinaux ou des plis longitudinaux de la branchie, sont, comme ces dernières, des Ascidiens pourvus de 3 paires de fentes branchiales, ou bien si elles n'en possèdent que 2 paires.

Liège le 20 novembre 1903.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [76](#)

Autor(en)/Author(s): Julin Charles

Artikel/Article: [Recherches sur la Phylogénese des Tuniciers 544-611](#)