© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

2. Sur la morphologie des formations cardio-péricardiques des Enteropneustes.

Par C. Dawydoff.
(Laborat. Zoologique de l'Académie Imp. des Sciences, St. Pétersbourg.)

(Avec 7 figures.)

eingeg. 8. Dezember 1906.

Il n'y a pas de doute que les recherches sur les phénomènes de la régénération peuvent avoir une grand importance pour les études phylogénetiques.

Le processus de la régénération peut donner dans certains cas les indications le plus précises au morphologiste qui s'occupe par les questions du phylogénèse.

En effet en comparant les processus de la régénération avec les phénomènes embryonnaires, on constate le plus souvent, que la régénération répète l'embryogénèse. Mais ce n'est pas tout. On a constaté que pendant le processus de la régénération les organes et les tissus se forment souvent par le mode beaucoup plus palingénetique que celui qui nous observons au cours de l'embryogénèse. L'évolution des organes n'est pas masquée ici par les phénomènes secondaires d'une caractère coenogénétique. C'est une chose d'importance capitale au point de vue de morphologie.

Il est bien connue aussi, que pendant les processus régénérateurs apparaissent parfois les traits qui doivent être considérés comme les traits atavistiques. Cette question importante a été étudiée par quelques auteurs sur les animaux appartenant aux divers classes de règne animale.

Il n'y a pas aucune doute que ce processus, qui est nommé par Giard »régénération hypotypique«, a aussi un valeur capital pour la phylogénie.

Les considérations qui précédent indiquent le problème principale dont j'avais en vue de rechercher la solution, en abordant les recherches sur la régénération chez les Enteropneustes.

J'avais en vue de trancher les questions purement morphologiques concernant cette groupe d'animaux.

En 1902 j'ai publié en Zool. Anzeiger une notice où étaient exposées les résultats principales de mes études sur la régénération de la trompe d'un Enteropneuste du Baie de Naples — *Ptychodera minuta* Kow. Maintenant après avoir révu mes anciennes préparations et après avoir étudié soigneusement un nouvel material, je prend la liberté de publier dans cette note beaucoup plus détaillée, mes observations au sujet du développement des formations cardio-péricardiques de la trompe. Il

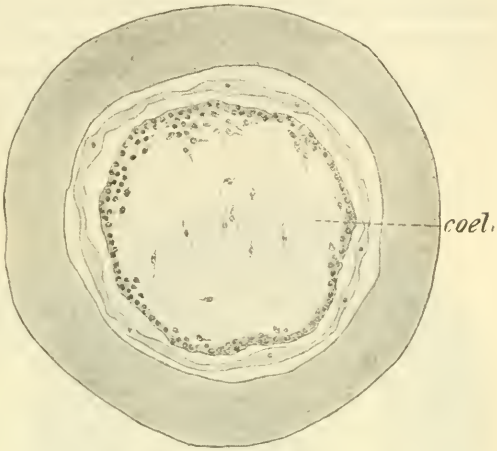
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

me semble que ces observations peuvent à contribuer à élargir nos connaissances sur la morphologie des ces formations interéssantes.

Le développement du cardio-péricarde dans la trompe de *Ptychodera* est lié étroitement avec le processus de la différenciation de sa cavité coelomique.

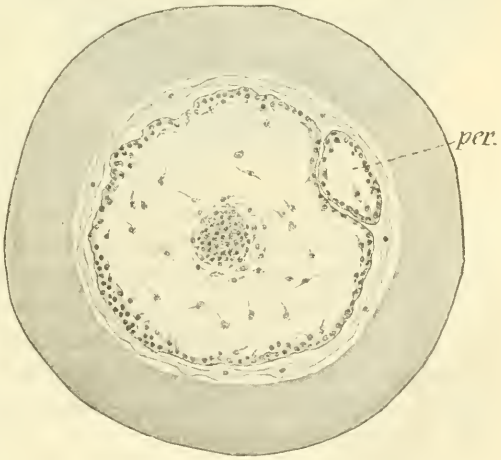
Au commencement de sa formation la trompe régénerée ne possède qu'une seule vésicule coelomique. Sur la fig. 1, qui représente une coupe transversale de la trompe régénerée très jeune, on peut voir nettement qu'au début de son apparition la cavité coelomique est une formation impaire.

Fig. 1.



Dans les stades plus avancés de différenciation de la trompe sa cavité coelomique devient déjà une formation paire. Sur sa côté dorsale se détache par le processus d'évagination d'epithélium coelomique, une petite vésicule, qui se separe bientôt du coelom principale et se place du côté du coelothélium qui lui donne naissance. Cette stade d'évolution du coelom de la trompe est représentée sur la fig. 2.

Fig. 2.



On peut se persuader, en examinant cette figure, que la cavité coelomique de la trompe devenait parfaitement paire — elle est représentée par un sac très vaste (*coel*), et l'autre beaucoup plus petit (*per*). Le premièr est ventral, le second-dorsal.

Le processus du bourgeonnement de cette vésicule dorsale, qui est une ébauche du cardio-péricarde, marche très rapidement.

En étudiant les séries des coupes, pratiquées au travers des trompes

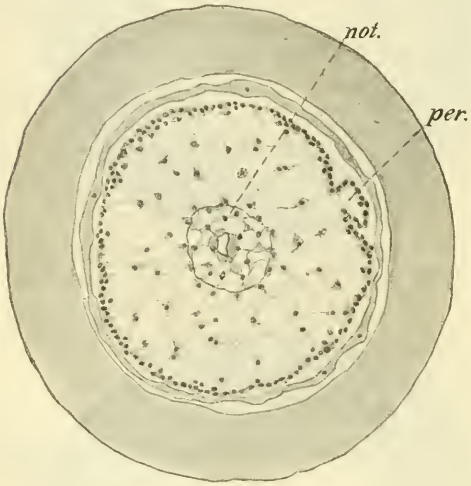
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

de stades consécutives de développement, on trouve le plus souvent la vésicule en question n'ayant aucune communication avec la cavité coelomique principale. Il est très difficile d'observer le stade sur lequel cette vésicule resterait encore en communication directe avec le coelom ventral.

J'ai du chercher longtemps avant d'arriver à trouver un stade montrant le début de la formation de la vésicule péricardique. Parmi le materiel abondant que j'avais à ma disposition j'ai trouvé enfin quatre specimens, qui m'ont donnés les préparations bien instructives, sur lesquelles on voit apparaître la première ébauche d'organe en question.

Passons à l'analyse de ces préparations.

Fig. 3.



Au stade figuré en 3, qui représente une coupe, pratiquée au travers de la trompe, l'ébauche de la vésicule péricardique a l'aspect d'une légère evagination d'épithélium coelomique (*per*).

Sur le stade suivante, qui n'est pas figurée ici, la vésicule en question est déjà a peu près separée du coelom principal qui lui donne naissance. Néanmoins on peut distinguer nettement la communication directe entre leurs cavités. Sur la fig. 7 la vésicule cardio-péricaridique (*per.g*) est déjà separée du coelom, mais les traces de communication qui existaient restent encore visibles.

Le stade figuré sur la fig. 2 représente le processus de cette separation terminé. A ce stade le coelom de la nouvelle trompe est une formation parfaitement paire. La première partie, où le sac ventral est une cavité coelomique définitive, tandis que la seconde partie c. à. d. la vésicule dorsale, dévenue indépendante, représente comme nous avons dit l'ébauche du cardio-péricarde.

La vésicule péricardique se place dans le blastocoele entre la paroi dorsale du coelom et l'ectoderme de la trompe. De son côté extérieur, voisin de l'ectoderme, elle est limitée par une membrane basale.

Il est à remarquer que cette membrane, dite basale, a une structure nettement cellulaire dans la trompe régénérée. On peut s'en persuader en examinant tous les dessins — figg. 1, 2, 3, 4, 5, 6 et 7.

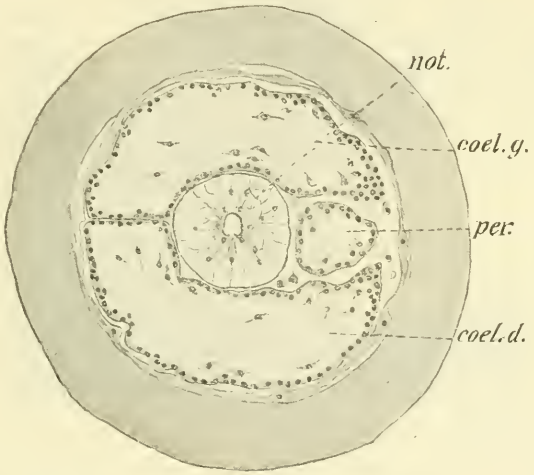
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

Au stade plus avancé d'évolution de formations coelomiques, la cavité coelomique principale (que nous désignerons de maintenant simplement la cavité coelomique) se divise par une septe verticale en deux moitiés qui se reunissent en haut en un vaste sac coelomique impair, qui remplit toute la moitié supérieure de la trompe. Dans la partie inférieure, voisine à la pédoncule les deux moitiés du coelom se prolongent sous forme de deux diverticules latéro-dorsaux qui se terminent en cul-de-sac. Au fond d'un de ces diverticules coelomiques commence à ce moment le processus de la formation d'entonnoir du nephridium.

A ce stade la vésicule péricardique se place entre les deux diverticules coelomiques susmentionnées — on peut dire que l'ébauche du péricarde est située dans le mésentère dorsale.

Ce stade d'évolution du cardio-péricarde est représenté sur la fig. 4.

Fig. 4.



Une fois formée la vesicule en question grandit et s'approche pas à pas vers le notochorde. Le coelom de la trompe s'accroit tout d'autour de cette vésicule et en définitive la cerne complètement.

Aux stades ultérieurs commence le processus de différenciation de la vésicule péricardique, qui aboutit en définitive à la formation de la péricarde d'un côté et du cœur — de l'autre. Ces modifications ont été suivies par moi pas à pas. Il n'est pas difficile d'en comprendre.

La paroi ventrale de la vésicule péricardique, c'est à dire celle qui est tournée vers le notochorde, s'invagine à l'intérieur de la vésicule. Entre la couche invaginée et la surface de notochorde se forme une lacune qui corresponde naturellement au blastocoel. Cette lacune, dont la forme sur les coupes transversales est d'un croissant, devient une

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

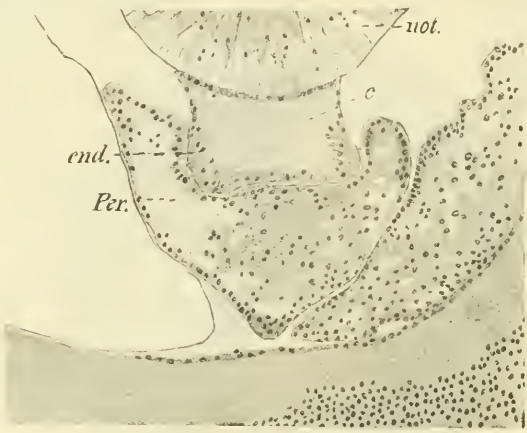
cavité sanguine. Elle est limitée du côté ventral par la surface du notochorde, du côté dorsal — par la couche de la vésicule péricardique invaginée. Dans cette couche se développent les éléments musculaires.

La question de l'origine des formations cardio-péricardiques étant tranchée il s'en présente une autre à résoudre.

Il arrive souvent que sur les quelques préparations devient reconnaissable une couche cellulaire qui tapisse la lacune sanguine.

Sur les stades plus avancés cette couche cellulaire, une sorte d'endothélium du cœur, ne consiste que d'une rangé des cellules très applaties, qui deviennent en définitive parsemées par ci par là sur la surface de la lacune cardiaque et le plus souvent disparraissent complètement chez les animaux adultes.

Fig. 5.



Mais il arrive que cet endothélium persiste dans les stades le plus agés d'évolution du cardio-péricarde sous forme d'une couche bien déterminée et nette, comme c'est bien visible sur la fig. 5 qui représente une portion du coupe d'une trompe chez laquelle la lacune cardiale (*c*) possède sa propre endothélium (*end*).

L'endothélium qui limite la lacune cardiaque est nettement reconnaissable sur les figures de Spengel (Monographie. Pl. III. figg. 28, 29, 30) aussi que sur celles du Bateson (Pl. V. fig. 52). Cet endothélium existe aussi chez le *Cephalodiscus* ou il limite le sinus ventral. Schepotieff ne se prononce pas au sujet de cet endothélium, mais sur la fig. 3 (Taf. I) de son travail (Bergens Mus. Aarbog 1905). Il se distingue nettement.

Quelle est l'origine de la couche endothélienne du sinus sanguin? Cette question est encore loin d'être élucidée. Dans le blastocoel au voisinage de la vésicule péricardique se trouvent parfois les cellules

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

mésenchymateuses isolées, parsemées par si par là. Ces éléments cellulaires forment souvent les amas compactes. Peut être l'endothélium du cœur provient de cellules mésenchymateuses susmentionnées. Mais ce n'est que supposition — malgré le nombre considérable de coupes que j'ai pratiquées et étudiées, je n'ai pas réussi après bien de tentatives infructueuses à résoudre cette question importante.

Le mode du développement des formations cardio-péricardiques dans la trompe du *Ptychodera minuta* Kow., tel que j'avais décrit plus haut doit être considéré comme le plus caractéristique.

Il est très difficile pour le moment de comparer le processus du développement du cardio-péricarde au cours de la régénération avec celui qui a lieu au cours d'ontogénie. La formation du cardio-péricarde chez les embryons des Enteropneustes n'est pas encore bien étudiée. Les avis des observateurs sont très contradictoires à ce sujet.

L'opinion de Spengel, qui chercha à prouver l'origine ectodermique de la vésicule pulsatile (Herzblase = pericardium) de *Tornaria* ne peut pas être acceptée maintenant. Les recherches de Morgan ont demontrés que l'organe en question doit être considéré comme une formation de nature mésodermique.

D'après Morgan la vésicule péricardique se développe au depens du mésenchyme.

Il me semble que la mode du développement du cardio-péricarde observé par moi au cours de la régénération doit être considéré comme le processus palingénétique. La formation de cet organe pendant le développement embryonnaire au depens de cellules mesenchymateuses porte les traits des phénomènes coenogénétiques.

Mais en étudiant le processus de la régénération j'avais l'occasion d'observer aussi un autre mode du développement d'ébauche du cardio-péricarde, se diffèrant par quelques particularités de celui qui était décrit par moi au dessus et serapprochant à la mode décrit par Morgan.

Ainsi, il arrive parfois, que la vésicule péricardique se forme d'agglomération des cellules mésenchymateuses, qui se placent entre les deux diverticules latéro-dorsaux du coelom. Dans ce cas l'organe n'est pas une formation compacte au début de son développement et sa cavité n'apparait que plus tard, au cours de son évolution. Ce type du développement du cardio-péricarde n'est qu'une simple modification d'une nature secondaire du premier type de sa formation. Les cellules mésenchymateuses qui donnent origine à l'ébauche compacte d'organe en question représentent une portion du coelenchyme de la cavité coelomique de la trompe. En effet c'est une vrai coelenchyme en sens de Salensky[1]

[1] W. Salensky. Morphogenetische Studien an Würmern. I. Mém. Acad Sciences St. Pétersbourg 1904.

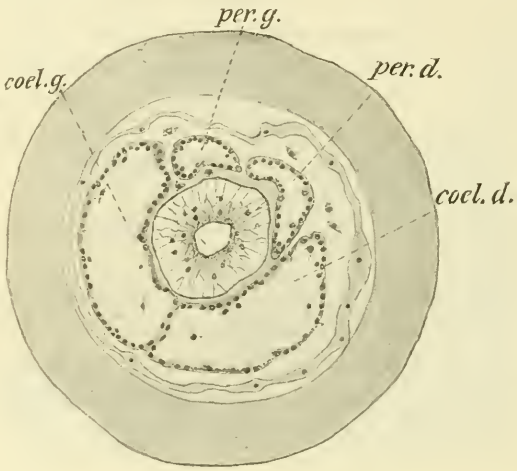
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

c'est à dire le mésenchyme qui se forme au dépens d'epithélium coelomique.

A. Lang dans son mémoir bien connu »Beiträge zu einer Trophocoeltheorie« (1902) en résumant ses idées sur la signification morphologique du cardio-péricarde des Enteropneustes, dit: »Die sogenannte Herzblase in der Eichel von *Balanoglossus* hat mit einem Herzen nichts zu tun, sondern ist eine unpaare (ursprünglich paarige?)[2] Cölomblase, die durchaus dem Pericard der Mollusken und Tunicaten entspricht« (p. 350).

Il me semble que Lang avait raison en supposant à priori une origine paire du péricarde primitif des Enteropneustes.

Fig. 6.



En effet mes propres observations confirment les déductions de savant allemand. Je possède quelques renseignements, qui semblent démontrer qu'à un certain stade de phylogenèse des Enteropneustes existaient probablement deux vésicules péricardiques, au lieu d'une seule qui se trouve dans la trompe normale des Enteropneustes.

Ainsi, j'ai trouvé chez quelques spécimens anormaux du *Ptychodera minuta* Kow. qui ont été régéneré les trompes amputées les deux vésicules péricardiques. Au point de vue de phylogènese de ces formations c'est un fait d'une importance capitale.

Passons à l'examen de mes préparations.

La fig. 6 représente une coupe transversale de telle trompe régénérée d'une de specimens de *Ptychodera* mentionnées si dessus. On peut constater ici, que l'ébauche du cardio-péricarde est une formation

[2] La coursive appartient à moi.

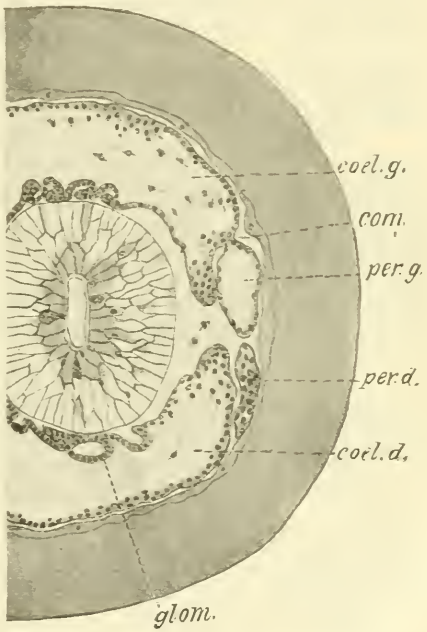
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

parfaitement paire. Nous avons dans la trompe une cavité coelomique impaire qui se divise en deux moitiés dans la partie inférieure de la trompe au niveau du placement de péricarde qui se presente sous forme de deux vésicules nettement séparées l'une de l'autre et situées sur la côté dorsale de la trompe entre les deux diverticules latéro-dorsaux du coelom.

Je n'avais pas la possibilité de suivre pas à pas l'évolution de ces formations.

Quant à leur origine, je suis disposé pour ma part à croire que chacune de deux vésicules cardio-péricardiques provient indépendamment l'une de l'autre — c'est à dire, la vésicule droite se détache de la moitié droite du coelom tandis que la vésicule gauche — de la moitié gauche du coelom de la trompe. Je me base sur les préparations que je preparés de la trompe d'un specimen de *Ptychodera* possédant du péricarde double. L'une des coupes de cette série est représentée sur la fig. 7.

Fig. 7.



Comme dans le cas précedent nous trouvons ici l'ébauche du péricarde double et symmétrique.

L'ébauche de la vésicule droite est une formation compacte — ce n'est pas encore vésicule mais plutôt un amas de cellules qui s'es détaché complètement de la paroi latérale du diverticule latéro-dorsal du coelom. La portion d'endothélium coelomique où avait lieu ce détachement est un peu épaissi.

L'ébauche de la vésicule gauche (*per. g*) est au contraire une formation creuse — c'est une vraie vésicule qui n'a pas aucune communication avec la vésicule voisine, mais porte encore les traits de séparation du diverticule coelomique gauche, avec lequel il est reuni encore par le pont cellulaire (*com*).

Ainsi, l'examen de cette coupe et des coupes suivantes de même série me persuade que les deux vésicules péricardiques se détachent indépendamment l'une de l'autre. Chacun des deux diverticules latéro-dorsaux du coelom donne une vésicule en question corréspondante.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

Il est connu qu'il existe la tendence de considérer le coelom de la trompe des Enteropneustes (aussi que des Ptérobranches) comme une formation paire de début de l'évolution qui est dévenue impaire grace à la réduction d'une des moitiés jusqu'à grade d'une petite vésicule qui est représentée dans la trompe actuelle sous forme du péricarde.

Je crois que les faits que j'ai signalés plus haut suffisent à démontrer que la vésicule péricardique des Enteropneustes ne peut pas être considérée comme l'équivalent d'une moitié du coelom de la trompe.

D'après mon opinion, la supposition que coelom de la trompe était paire se base suffisamment sur l'existence de deux mésentères, l'un dorsale et l'autre ventral, qui se trouvent dans la partie inférieure de la trompe. Ces mésentères divisent la cavité coelomique en deux moitiés latérales qui se réunissent en haut en formant dans la partie supérieure de la trompe le sac coelomique impair.

L'existence de deux canaux, ou néphridiums, s'ouvrant à l'extérieur par deux pores symmétriques doit être considérée aussi comme le phénomène primordiale. Chaque moitié de la cavité coelomique paire de la trompe possèdait primitivement son propre néphridium. Ces deux néphridiums existent jusqu'ici chez quelques espèces des Enteropneustes (dans quelques cas ces deux néphridiums s'observent aussi chez *Ptychodera minuta* qui ne possède normalement qu'un seul néphridium).

Ainsi l'existence de deux mésentères et de deux néphridiums dans la trompe des Enteropneustes donnent la preuve que sa cavité coelomique était une formation paire de début.

Quelle est la signification morphologique de la vésicule péricardique? Pour ma part, je crois que le péricarde était une formation paire de début. Je me base sur le fait d'existence dans certains cas (que je interprète comme ceux d'atavisme), de deux vésicules péricardiques dans la trompe.

Chaque moitié de la cavité coelomique de la trompe donnait l'origine à la vésicule en question corréspondante.

Ces vésicules sont homologues aux vésicules péricardiques des Mollusques et de Tuniciens.

Le cœur de Tuniciens est d'origine entodermique.

Chez la plupart des Ascidies (simples et composées) la cavité pharyngienne donne naissance aux deux diverticules ou les tubes dits procardiques, qui sont creux on pleins de leur origine. Par étranglement du fond du procarde droit procède l'ébauche de la vésicule péricardique — c'est à dire le tube procardique se trouve subdivisé en deux parties, dont l'une distale constitue le sac péricardique tandis que l'autre proximale prend de maintenant le nom d'épicarde droit.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

La voûte de la vésicule péricardique s'invagine et donne naissance au cœur proprement dit et au péricarde.

Les formations procardiques, épi- et péricardiques des Ascidies étaient trouvées par Salensky chez les Appendiculaires. On peut dire que ce sont des formations très caractéristiques pour les Tuniciens. Elles ne se rencontrent que chez ces animaux et par conséquence il est difficile de les comparer avec le cardio-pericarde des Entéropneustes.

Les formations cardio-péricardiques d'une Ascidie — *Ciona intestinalis*, ont l'interêt tout particulier pour nous.

Chez *Ciona* d'après les observations de Selys Longchamps, a aucun moment du développement n'existe pas de procardes.

Chez cette Ascidie à la face ventrale du pharynx se forment deux vésicules péricardiques sans intermédiaire d'aucune espèce de formations procardiques.

Nous voyons donc que le cardio-péricarde double et symmétrique de *Ciona* nous donne la possibilité de homologuiser les formations cardio-péricardiques des Tuniciens avec celles des Enteropneustes.

Mais l'ébauche du péricarde chez ces derniers est une portion du coelom, tandis que les tubes procardiques de tous les Tuniciens (aussi que les vésicules péricardiques de *Ciona*) se forment au depens d'épithélium endodermique. Pour ma part je suis disposé de croire qu'il est necessaire de considérer les diverticules pharyngiens qui donnent naissance aux tubes procardique de Tuniciens, comme le deux enterocoeles, qui se développent trop tard (Schimkewitsch 1889).

Il est connu que dans le collet des Enteropneustes existent deux canaux coelomiques, dits perihémaux, qui entourent le sinus dorsal sanguin, qui constitue le prolongement direct du lacune cardiaque de la trompe.

Involontairement surgit la question est ce que le péricarde des Enteropneustes n'est pas une formation métamérique? En effet, il est possible que les canaux perihémaux représentent le péricarde du deuxième segment des Enteropneustes.

Je me demande aussi est ce que les canaux perihémaux de ces animaux ne représentent pas les restes des tubes procardiques de l'ancêtre des Enteropneustes. Il est possible que le péricarde de la trompe a pris son origine de ces tubes par étranglement des ses extrémités distales, qui pénetrent à l'intérieur du pédoncule de la trompe.

Je suis loin de considérer comme prouvée la homologie des canaux perihémaux des Enteropneustes avec les tubes procardiques des Tuniciens, mais je crois utile d'attirer l'attention sur la ressemblance qui existe entre ces formations.

Cette hypothèse pourrait se baser sur quelques des mes observations

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

sur le mode de la régénération de la trompe de *Ptychodera* sp. trouvée par moi a l'archipel Malais. J'avais procuré deux specimens dont les trompes étaient en état de la régénération. Les animaux ont perdu ses trompes au niveaux des pedoncules. Chez un des ces animaux dans la trompe régénérée la vésicule péricardique était en communication directe avec les canaux perihémaux.

On peut se persuader en examinant les préparations faites de la trompe régénerée de cet animal que le sac péricardique se forme ici par étranglement de l'extrémité distale d'un de canaux périhémaux du colliet.

3. Über das grüne Pigment bei Locustiden.

Von P. Podiapolsky, Saratow.

(Vorläufige Mitteilung.)

(Mit 1 Figur.)

eingeg. 16. Dezember 1906.

Es ist bekannt, daß das Grün der Pflanzen (Chlorophyllgrün) sehr charakteristisch und specifisch ist, und seine Nachahmung jedenfalls ziemlich schwierig sein muß, wenn sie vom Maler mit seinen Mineralfarben nicht erreicht werden kann. »Auf seiner Palette ist keine derartige Farbe[1].« Die Eigenart der grünen Farbe des Chlorophylls besteht darin, daß in ihrem Spektrum eine bestimmte Gruppe roter (sowie der orang- und gelben) Strahlen fehlt: sein Grün ist ein Gemisch der grünen und dunkelroten Spektralfarben. Daraus folgt schon direkt die Funktion des Chlorophylls. Eine gewisse Gruppe Strahlen wird von dem specifisch-grünen Ekran aufgenommen, verwertet. Diese Fakta sind, wie bekannt, durch eine Reihe genauer Arbeiten von Professor C. A. Timiriazew festgestellt.

Mich für die Erscheinungen der Nachahmung und der Schutzfärbung bei den Tieren interessierend, wurde ich unwillkürlich und oft, in vielen Fällen wunderbarer Übereinstimmung, auf die besonders häufige Ähnlichkeit gerade mit dem Grün der Blätter, dem Chlorophyllgrün, aufmerksam. Viele Nachahmer haben es in dieser Hinsicht zu einer auffallenden Vollkommenheit gebracht; was der Mensch nicht kann, erreicht hier das Tier. Beschränkt man sich auf die Insekten, so bietet eine Unterordnung der Laubheuschrecken (Locustodea) nicht wenig solcher Beispiele. Die Ordnung der Geradflügler (Orthoptera) ist überhaupt reich an Nachahmern des Pflanzengrüns. Unsre gewöhnliche große Heuschrecke (*Locusta viridissima* L.) kann als lokales Muster dienen. Bemerkenswert ist aber nicht nur die äußere Ähnlichkeit, die in solcher

[1] C. Timiriazew.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologischer Anzeiger

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: 31

Autor(en)/Author(s): Dawydoff C.

Artikel/Article: Sur la morphologie des formations cardio-péricardiques des Enteropneustes. 352-362