

ÉTUDE CRITIQUE  
DES  
TRAVAUX D'EMBRYOGÉNIE

RELATIFS A LA PARENTÉ  
DES VERTÉBRÉS ET DES TUNICIERS

PAR  
**Alfred GIARD**

---

I

La classe des Tuniciers est certainement l'un des groupes les plus curieux du règne animal; il en est peu qui aient donné lieu à des découvertes plus intéressantes et conduit à des résultats plus importants pour la zoologie générale et la morphologie des êtres organisés. Il suffit de rappeler que c'est en observant les Salpes ou Biphores que Chamisso trouva le fait fondamental de la génération alternante. Cependant après Lamarck le fondateur du groupe, après Savigny qui du premier coup porta à un si haut degré de perfection l'anatomie de ces animaux, après Audouin et Milne-Edwards qui firent mieux connaître les métamorphoses des Ascidies, on sembla croire un moment que le sujet était épuisé et rien d'important ne parut en France sur ces questions jusqu'à la belle découverte du Prof. de Lacaze Duthiers sur l'embryon de la Molgule et le développement de cette espèce comparé à celui des Phallusies : travail encore presque inédit mais dont les principaux points ont déjà été exposés dans les leçons de la Sorbonne et ont excité l'étonnement des zoologistes.

En Allemagne et surtout en Russie il a paru depuis quelques années plusieurs mémoires très-étendus sur l'embryogenie des Ascidiens : l'un de ces travaux, celui de Kowalevsky (1), semble avoir ouvert une ère nouvelle dans ce genre d'étude en signalant à l'attention des zoologistes les ressemblances que l'on observe entre le têtard des Ascidies et l'embryon du vertébré le plus inférieur de l'*Amphioxus*. Tandis que certains naturalistes adoptent entièrement l'idée de Kowalevsky, l'origine ascidienne des vertébrés, d'autres au contraire la combattent avec une grande vigueur et cherchent plutôt à mettre en évidence les liens qui unissent les Tuniciers aux Arthropodes et aux Hirudinées. Parmi les premiers nous devons citer surtout Kupffer (2) et Ganin (3) qui ont essayé de compléter l'un sur les ascidies simples, l'autre sur les ascidies composées, la démonstration ébauchée par Kowalevsky lequel vient lui-même de couronner son œuvre (4) en réfutant les objections de Metschnikoff (5), son principal adversaire. Il faut dire d'ailleurs qu'en exposant les résultats de ses recherches, Kowalevsky ne nie pas les rapports qui existent entre le développement des hirudinées et celui des Ascidies; mais il veut avant tout démontrer qu'il y a homologie parfaite entre les différents processus embryonnaires de ces derniers animaux et ceux des vertébrés, depuis l'œuf jusqu'à la métamorphose rétrograde qui suit la fixation du têtard des ascidies. Etablir que la larve de l'Ascidie présente la même disposition relative des grands systèmes organiques et le même développement qu'un embryon de vertébré : conclure de ce rapprochement l'origine ascidienne de l'*Amphioxus* et des vertébrés ichthyoides : tels sont les résultats principaux que pensent avoir obtenu Kupffer, Ganin et Kowalevsky (6).

(1) Voy. KOWALEVSKY : *Mémoires de l'Académie de Saint-Pétersbourg*. VII série, t. X : 1866.

(2) Voy. C. KUPFFER : De la parenté entre les Ascidies et les Vertébrés : *Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Werbelthieren*. (*Archiv für mikroskopische Anatomie von Max Schultze*; 6 Band 2 Heft) : 1870.

(3) Voy. GANIN : Faits nouveaux relatifs au développement des Ascidies. *Neue Thatsachen aus der Entwicklung geschichte der Ascidien*. (*Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie von Siebold et Kolliker*. T. 20 4 Heft. P. 512-518, 1870.

(4) Voy. KOWALEVSKY. Nouvelles recherches sur le développement des Ascidies simples. *Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien*. (*Archiv für mikroskopische Anatomie von Max Schultze*. 7 Band 2 Heft. Pl. XI, XII et XIII) 1871.

(5) Voy. METSCHNIKOFF. *Bulletin de l'Académie imp. de Saint-Pétersbourg*. T. XIII, p. 293. 1869.

(6) Il y a déjà longtemps qu'un auteur anglais, Goodsir, en se plaçant au point de vue purement anatomique a rapproché les Ascidies des vertébrés inférieurs. Voy.

Ces résultats étonnent au premier abord. Ils exercent une séduction toute particulière sur les esprits audacieux qui croient trouver là le passage tant cherché entre les deux grands sous-règnes séparés depuis Aristote. Aussi E. Hæckel (1) s'est-il emparé immédiatement de ces faits embryogéniques pour dresser les tableaux généalogiques de son *Histoire naturelle de la création* et donner la phylogénie complète du groupe des vertébrés. M. Huxley lui-même ne peut se défendre d'un certain faible pour ces idées qui dans le principe lui paraissaient *renversantes*. « J'avouerai, dit-il, que plus j'y réfléchis plus je trouve de raisons en faveur de cette opinion bien que je ne sois pas convaincu qu'il existe un parallélisme véritable entre le mode de développement du ganglion de l'ascidien et celui de l'axe cérébro-spinal du vertébré. »

Pour nous il nous semble qu'il y a dans les travaux de Kupffer et de Kowalevsky à côté d'observations excellentes des interprétations exagérées et souvent critiquables provenant de ce que ces naturalistes ont voulu transporter dans l'embryogénie des Ascidies les notions qu'ils ont acquises par l'étude des embryons de vertébrés : Kowalevsky cherche obstinément à retrouver dans le développement de l'*A. Mammillata* ce qu'il a vu et décrit chez l'*Amphioxus* (2) et Kupffer en étudiant l'*A. canina* songe à chaque instant à ses observations sur les poissons osseux (3).

Il faut reconnaître aussi que l'on est loin d'avoir suivi le développement de toutes les espèces connues du groupe des Ascidies et des découvertes comme celle de l'embryon de la *Molgule* sont de nature à rendre prudents les esprits les plus téméraires.

Enfin tous ceux qui se sont occupés de l'embryogénie des animaux inférieurs savent que s'il est souvent très-difficile de suivre un embryon, véritable protéé dont les formes changent à chaque instant, il est encore plus embarrassant d'interpréter les apparences que l'on a sous les yeux quand même elles présentent la plus grande netteté. De là deux sources principales de malentendus entre les naturalistes

GOODSIR. On the Anatomy of *Amphioxus lanceolatus*. (Trans of the roy. Soc. Edinburgh, 1844, t. XV, p. 254).

(1) Voy. HÆCKEL. Histoire naturelle de la création. *Natürliche Schöpfungs-geschichte*. Leçons 15 à 20 et Morphologie générale. *Generelle Morphologie*, t. II, et III et p. 425.

(2) Voy. KOWALEVSKY. *Mém. de l'Acad. de Saint-Petersbourg*, VII série, 1868.

(3) Voy. KUPFFER. Observations sur le développement des poissons osseux. *Archives de MAX SCHULTZE*. T. IV, p. 209-272 et 3 pl.

qui se sont occupés de l'embryogénie des ascidiens. Ils ont vu des choses différentes parce qu'ils étudiaient des espèces différentes et ils n'ont pas toujours donné à ce qu'ils observaient la même interprétation parce qu'ils partaient d'idées systématiques et fort souvent opposées pour chercher la signification des données expérimentales.

Les travaux de Kowalevsky ont porté surtout sur l'*A. Mamillata*, mais il a étudié aussi les *A. intestinalis*, *A. mentula* et *Clavellina*, espèces communes à Naples. Kupffer s'est servi de l'*A. Canina*, espèce très-voisine de la *Ph. intestinalis* dont elle n'est peut être qu'une variété abondante à Kiel.

Metschnikoff a le tort de ne pas citer l'espèce qui a servi à ses recherches : c'est sans doute encore la *Ph. intestinalis*, espèce commune dans toutes les mers d'Europe et que Stepanoff a également étudiée sur les bords de la mer Noire.

Ganin a surtout étudié les *Didemnum* et les *Botryllus* ; il n'indique pas quelles sont les Ascidies simples qui lui ont permis de généraliser comme il le fait les résultats de ses observations. C'est à Nice qu'il est venu chercher les éléments de son travail.

Dans un séjour de quatre mois à Roscoff sur les côtes de Bretagne j'ai pu répéter les observations des naturalistes dont je viens de parler. La richesse de cette localité sur laquelle le Prof. de Lacaze Duthiers a appelé l'attention de tous ses élèves, m'a permis de suivre le développement d'un nombre d'espèces assez considérable. On trouve abondamment à Roscoff la *Phallusia intestinalis*, les *Ascidia sanguinolenta* (f. ac. Duth.) *chlorea* (Lac. Duth.), *villosa* (1) etc., plusieurs *Cynthia*, la *Molgula* et parmi les Ascidies composées, le *Perophora*, la

(1) Je donne le nom de *villosa* à une Ascidie simple de taille assez petite, (2 à 3 cent.) dont le test présente de nombreuses villosités n'agglutinant par les grains de sable. Cette espèce appartient au groupe des *A. mamillata*, *sanguinolenta*, etc., qu'on pourrait appeler des Ascidies pleuronectes ; dans tout ce groupe l'organisation est bien moins complexe que chez les Phallusies, les Cynthies et surtout les Molgules. Le corps de Bojanus est remplacé par des cellules spéciales identiques à celles qui remplissent en partie cet organe chez la Molgule et chez les Ascidies voisines de l'Ampulloïdes. L'*A. villosa* présente trois variétés principales : le type a une tunique transparente, un manteau incolore et il est commun sur les pieds de Sargasses et sous les pierres à Roscoff et à l'île de Batz. La variété  $\alpha$ . *vulnerata* présente une tache sanguinolente entre les deux siphons et un pigment blanc abondant en certains points du manteau : elle est également très-commune. La variété  $\beta$ . *ribesiana* offre sur le manteau une pigmentation rouge uniforme : elle se trouve sur les sargasses derrière l'île Verte et près du rocher de Rolea ; plus rarement que les précédentes. Enfin la variété  $\gamma$ . *armeniaca* d'un beau jaune abricot se trouve mais très-rarement dans les ruisseaux en avant de l'île Verte. (Voyez dans le I<sup>er</sup> fascicule la description de la plage de Roscoff.)



*Clavelina lepadiformis* et une variété étonnante de *Botryllus*, d'*Amaroucium*, etc. J'ai principalement étudié au point de vue de l'évolution, l'*Ascidia villosa*, la *Phallusia intestinalis* et le *Pérophora* dont les embryons présentent une grande transparence, mais je n'ai pas négligé l'examen comparatif des autres espèces dans tous les points où je rencontrais quelque difficulté. Il est important de savoir pour ce genre de recherches que les diverses espèces d'Ascidies pondent à des époques différentes. On ne peut plus étudier l'embryon de la *Clavelina* après le 15 juillet; le *Perophora* cesse de pondre à la fin d'août; les *Ascidias sanguinolenta*, *villosa*, *intestinalis*, vers la fin de septembre. Il en est de même pour la *Molgula*, qui devient introuvable au commencement du mois d'octobre.

Le seul but que je me propose dans ce travail est de faire connaître aussi complètement que possible les recherches publiées à l'étranger sur le développement des Ascidies en rectifiant les points qui me semblent entachés d'erreur ou d'exagération. J'espère élucider dans un prochain travail plusieurs faits intéressants de l'embryogénie et de la morphologie des ascidies composées.

Dans tout ce qui va suivre, je serai souvent obligé de porter des appréciations peut-être un peu sévères sur les observations et surtout sur les idées de naturalistes très-habiles et dont j'admire plus que personne la sagacité et le talent d'expérimentation. Qu'il me soit permis pour écarter le soupçon de tout sentiment extra-scientifique de rapporter ici les jugements que les naturalistes dont je parle ont rendus sur les travaux de leurs compatriotes ou alliés. On verra par ces quelques lignes comment on sait se passer à l'étranger de l'urbanité que nous cherchons à mettre en France dans toutes les discussions scientifiques.

Voici l'opinion de Kupffer sur certains points des recherches de Metschnikoff, Kowalevsky etc. : Le travail de Metschnikoff, aussi sommaire dans son exposition que catégorique dans les résultats qu'il énonce, est incompréhensible parce qu'on ne sait pas quelle espèce ce naturaliste a étudiée ni comment il oriente l'embryon (1).

Les recherches de Kowalevsky sur l'apparition du système nerveux sont loin de satisfaire le lecteur, et les dessins schématiques qui y sont joints ne donnent aucune idée de ce qui se passe à la surface de l'œuf (2).

(1) Voy. KUPFFER. L. c. p. 135.

(2) Id. L. c. p. 131.

Stepanoff *jette de la confusion dans (tout)* ce qu'il décrit, etc. (1).

Kowalevsky de son côté déclare que :

Les travaux de Kupffer sur la formation du sillon dorsal *sont très-incomplets (sehr untestimmt)* etc. (2).

Enfin d'après Ganin, beaucoup d'observations de Kowalevsky sur le développement des ascidies simples *ne sont pas exactes et la plupart des processus embryonnaires qu'il a décrits n'existent pas (existiren nicht)* (3).

Les raisons théoriques de *Metschnikoff n'ont absolument aucune valeur scientifique* (4).

Kupffer et Kowalevsky ont adopté dans leurs mémoires le même ordre et les mêmes divisions. Nous conserverons dans ce travail la disposition consacrée par ces deux observateurs, ce qui rendra plus facile la lecture et la comparaison des mémoires que nous allons analyser.

## II

### L'œuf avant sa fécondation.

Tous les auteurs qui ont écrit sur l'embryogénie des Ascidies s'accordent à peu près sur la description et la signification des parties constitutives de l'œuf. Si l'on examine un ovule aussi jeune que possible on trouve :

1° Une membrane externe amorphe (Eikapsel ou ovarium Ganin. Chorion Kupffer) ( $\alpha$  fig. 1).

2° Une couche épithéliale tapissant la surface interne de cette membrane; les cellules de cette couche vue de profil ( $\beta$  fig. 1) sont fusiformes, vues de face elles sont hexagonales.

3° Un vitellus primitivement transparent ou finement granuleux et sans enveloppe vitelline ( $\gamma$  fig. 1).

4° Une vésicule germinative fortement réfringente ( $\delta$  fig. 1).

5° Une tache germinative également réfringente ( $\epsilon$  fig. 1).

Enfin Stepanoff (5) signale dans cette tache chez la *Phallusia intes-*

(1) KUPFFER L. c. p. 135.

(2) Voy. KOWALEWSKY. 2<sup>e</sup> mémoire, p. 131.

(3) GANIN. L. c. p. 517.

(4) Id. L. c. p. 517.

(5) Voy. STEPANOFF. *Bulletin de l'Académie de Saint-Petersbourg*. T. XIII, p. 293 ; 1869.

*tinalis* une ou plusieurs vacuoles, ce qui n'est confirmé par aucun autre naturaliste.

La couche épithéliale ne tarde pas à entrer en évolution et prend chez certaines espèces (*Ph. canina et intestinalis*) un développement des plus singuliers. Ses cellules d'abord plates deviennent cubiques ou plutôt prismatiques, puis leur protoplasma se divise en une foule de petites cloisons formant autant de vésicules filles dans l'intérieur de la cellule mère. Ces vésicules ne sont pas des cellules proprement dites, car elles n'acquièrent jamais de noyaux. Plus tard les cellules cubiques en gardant leur structure reticulée deviennent coniques et leur longueur est énorme par rapport au diamètre de l'œuf. Tout ce processus a été parfaitement suivi par Kupffer, et l'on peut s'en rendre compte en examinant les fig. 1, 2, 3 et 4. Toutefois il ne m'a pas été possible de vérifier l'assertion de ce naturaliste qui prétend avoir pu isoler les vésicules avec de fines aiguilles et constater l'existence d'une paroi propre ; je crois au contraire que la paroi séparant deux vésicules voisines est commune à ces deux vésicules et l'on s'en convainc aisément, ce me semble, en observant directement d'une façon continue la transformation du protoplasma.

Chez les *A. villosa*, *A. sanguinolenta*, etc., les cellules épithéliales du follicule subissent une transformation analogue, mais au lieu de prendre la forme de villosités coniques, elles deviennent sphériques et arrondies. D'où l'erreur prodigieuse de Van Beneden (1) qui a confondu ce processus avec le fractionnement de l'œuf chez l'*Ascidia Ampulloides* (2).

Une autre erreur non moins singulière est celle de Stepanoff qui attribue aux cellules folliculaires la formation de la couche du testa.

Cette membrane qui devient plus tard la tunique du cellulose (3) de l'Ascidie se formerait d'après le naturaliste dont nous parlons par la coalescence des éléments que nous venons d'étudier. Stepanoff a

(1) Voy. VAN BENEDEN. Recherches sur l'Embryogénie, l'anatomie et la physiologie des Ascidies simples. *Mém. de l'Acad. de Belgique*, t. XX. 1847.

(2) Il y a déjà plusieurs années que le Prof. de LACAZE DUTHIERS a relevé dans son cours de la Sorbonne cette erreur de VAN BENEDEN.

(3) L'existence de la cellulose dans la tunique des Ascidies a été signalée pour la première fois en 1845 par Schmidt. (*Zur vergleichenden Physiologie der Wirbellosen Thiere*. Braunschweig. En 1846 un mémoire fut publié sur ce sujet dans les Annales des sciences naturelles par MM. Lœwig et Kolliker. (Ann. 3<sup>e</sup> série, t. V). Enfin M. Berthelot a aussi étudié au point de vue chimique la substance cellulosique des Tuniciers. (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 1858, p. 277).



sans doute été conduit à cette fausse interprétation par ce fait que chez les *Phallusia intestinalis* comme chez le *Ph. Canina* la couche dite du testa repose immédiatement contre la membrane du follicule. De plus, si au moment de sa formation cette couche adhère au vitellus par sa face interne elle ne tarde pas à en être séparée par une substance gélatineuse qui forme autour de la masse vitelline une atmosphère transparente : il en résulte que les cellules du testa paraissent avoir plus de rapports avec le follicule qu'avec la partie essentielle de l'œuf.

Aussi tout en repoussant cette idée insoutenable de la production directe de la couche du testa par les cellules du follicule, certains naturalistes prétendent cependant la faire dériver de l'épithélium folliculaire par une multiplication des éléments de cet épithélium antérieure ou corrélative à la formation des villosités. Nous reviendrons plus loin sur cette manière de voir.

Cette couche du testa que nous allons étudier maintenant a reçu aussi le nom de couche verte (Ganin) ou celui de couche à cellules granuleuses (*granulosa zellen*). Il est facile de trouver l'origine des deux premières dénominations, quant à la 3<sup>e</sup> elle a été donnée par M. His (1) aux cellules épithéliales du follicule de l'œuf du poulet. Ces cellules qui se dilatent et deviennent transparentes forment les éléments vésiculeux du vitellus de l'œuf d'oiseau et pénètrent dans l'intérieur de la masse vitelline principale (*Archilecitha* de His). Nous verrons que la connaissance de ces faits a porté Kowalevsky à interpréter d'une façon inexacte les apparences que l'on observe sur l'œuf des ascidies.

« Les cellules jaunes du testa, dit Kowalevsky, forment chez l'*A. intestinalis* une couche continue, mais une seule couche et non plusieurs comme Kupffer l'a représenté sur ses fig. 4, 5 et 6, si toutefois je comprends bien ces dessins. »

Non-seulement Kowalevsky ne comprend pas les figures de Kupffer mais il paraît avoir lu bien rapidement le travail de cet auteur où nous trouvons (p. 123) la phrase suivante : « La fig. 4 D représente les cellules du testa sur un œuf mûr encore dans l'oviducte. Cette figure dessinée de façon à indiquer les creux et le relief montre

(1) Voy. W. His. Recherches sur les premiers rudiments du corps chez les vertébrés. *Untersuchungen über die erste Anlage der Wirbelthierleibes*, 1 vol. in-4. 12 pl. Leipzig, 1868.



aussi que les cellules du testa constituent une capsule formée *d'une seule couche de cellules.* »

Mais cette membrane du testa présente des particularités plus intéressantes à noter que le nombre des couches cellulaires entrant dans sa composition. Kowalevsky remarque avec raison que chez les *A. mammillata* et *A. mentula* les cellules jaunes sont plus éparses que chez l'*A. intestinalis*. Kupffer s'appuyant sur les travaux de Krohn et de Kowalevsky déclare que ces cellules ont dès le principe chez l'*A. mammillata* la disposition qu'on ne trouve que sur la larve chez l'*A. canina*. Il en est de même comme nous avons pu nous en assurer chez les *A. sanguinolenta*, *A. chlorea* et *A. villosa*. De plus, chez ces dernières la couche du testa est appliquée immédiatement sur le vitellus qu'elle suit dans sa transformation en embryon tandis que chez les *A. canina* et *A. intestinalis*, la capsule du testa est, nous l'avons dit, appliquée contre la coque de l'œuf dont elle forme en quelque sorte la doublure; par suite la couche transparente gélatiniforme est comprise entre le vitellus et la membrane du testa dans le cas de l'*A. intestinale*; entre la coque de l'œuf et la membrane du testa dans le groupe de l'*A. sanguinolenta*. Or un grand nombre de faits anatomiques me portent à considérer les ascidies de ce groupe comme moins élevées en organisation que celles appartenant au sous-genre *Ciona* de Savigny: et l'on peut remarquer que les *Cynthia* et les *Molgules* dont les divers organes sont bien plus parfaits que ceux des autres ascidies ne présentent aussi que très-tard une couche du testa à grandes cellules transparentes séparées par des noyaux épars (noyaux jaunes). Le même fait s'observe chez les ascidies composées. La famille des Botrylliens qui présente une organisation très-élevée et jusqu'à présent méconnue, offre dans son développement embryonnaire plus d'un point de comparaison avec les *Cynthia*. La couche du testa notamment acquiert assez tard son complet développement et cela a pu conduire certains observateurs à des erreurs singulières. C'est ainsi que Ganin après avoir reconnu sur l'œuf des Botrylles une membrane cellulaire morphologiquement homologue à la couche verte (*grüne Schicht*) des ascidies simples n'a pas su voir la transformation de cette couche en la tunique commune, transformation que l'homologie seule lui indiquait assez. Nous lisons en effet (Lc. par. 14) qu'une transformation des cellules périphériques de la peau de la larve (*peripherische Hautschicht*) donne naissance à la membrane de cellulose ou tunique commune désignée par l'auteur

sous le nom de *couche sociale celluloso-musculaire*. Or quelques lignes plus haut (loc. par. 12) Ganin fait naître la plaque médullaire, c'est-à-dire le système nerveux d'une transformation de la même membrane périphérique chez l'embryon. Peut-être y a-t-il là une simple confusion provenant de l'emploi des mêmes mots dans deux sens différents, car il est évident pour tout observateur consciencieux que le système nerveux n'a rien de commun dans son développement avec la tunique de cellulose; je dois dire toutefois que cette interprétation indulgente me semble assez peu probable eu égard à la tendance de l'auteur à créer des mots nouveaux pour désigner des organes depuis longtemps connus sous d'autres dénominations.

Chez les ascidies composées d'ordre inférieur, chez les *Didemnum* et surtout chez les espèces d'un genre nouveau que j'appellerai *As-tellium* (1), la couche de testa présente au contraire de très-bonne heure l'aspect qu'on retrouve sur la tunique commune de cellulose.

Quelle est l'origine de cette couche du testa? Kowalevsky la fait dériver des cellules épithéliales de la coque. Kupffer après avoir accepté un moment cette opinion la combat vivement dans son dernier travail. « Il est évident, dit-il, que Kowalevsky n'a fait aucune recherche sérieuse à cet égard. Au moment où le vitellus est devenu complètement granuleux, il se sépare à sa surface une couche de protoplasma transparente et tout à fait exempte de granulations; bientôt apparaît dans cette couche un commencement de division manifesté par des stries radiales: enfin ces stries devenant de plus en plus nettes on découvre des cellules distinctes et séparées (fig. 2 et 3). »

Cependant Kowalevsky dans son récent mémoire soutient encore son ancienne affirmation confirmée par A. Babuchin, qui en 1867 publia à Trieste quelques observations sur le développement des cellules du testa. Pour répondre aux remarques de Kupffer, Kowalevsky étudie surtout l'Ascidie intestinale. Ses meilleures préparations ont été faites sur des ovaires durcis dans une solution d'acide chromique (1/2 — 1°). Les figures (2) qui représentent deux de ces préparations montrent que la couche du testa dérive des cellules de la coque par une multiplication de la couche épithéliale interne. Les cellules épithéliales après avoir fait saillie à l'intérieur du vitellus et pénétré dans la couche périphérique de la sphère vitelline se mul-

(1) Ce genre est caractérisé surtout par l'absence de tentacules buccaux externes.

(2) Voy. KOWALEVSKY. 2<sup>e</sup> mémoire, fig. 1 à 5.

tiplient au point de former autour de cette sphère un épithélium dont les éléments d'abord plats ne tardent pas à devenir cylindriques.

Voilà donc deux observateurs également habiles sans doute, qui étudiant sur des êtres presque identiques la formation d'un même élément anatomique, arrivent à des résultats tout à fait différents. Nous n'avions qu'un parti à prendre : observer avec soin de notre côté et répéter nos observations sur des types aussi variés que possible. Nous avons pu nous convaincre de cette façon de la difficulté de ce genre de recherches et du danger qu'il y a à se laisser diriger par des idées préconçues. Il est clair pour tout lecteur attentif que Kowalevsky se propose avant tout de démontrer en ce point qu'il ne peut se former librement ni cellules ni noyaux au milieu d'une matière amorphe : d'où le soin qu'il met à nier la possibilité de ces néoformations dans le blastoderme de l'œuf des Diptères que Kupffer a cité comme exemple d'un processus analogue à celui que l'on observe chez les Ascidies.

« Il est en général très-facile, comme le dit Kowalevsky, d'admettre que le noyau qu'on ne voit pas a disparu. De même pour la production libre de cellules on ne les a pas vu se former et l'on dit qu'elles se sont constituées librement. » Mais ce sont là des arguments à deux tranchants. Comment en effet Kowalevsky a-t-il pu voir les cellules se multiplier alors qu'elles sont plongées dans un vitellus *complètement granuleux* ?

De plus, dans le cas présent, on assiste véritablement à la formation des cellules du testa dans la couche transparente qui entoure la sphère vitelline et jamais nous n'avons pu constater la prétendue pénétration de l'épithélium interne de la coque dans la masse granuleuse du vitellus. Nous nous rallions donc entièrement à l'opinion de Kupffer.

Cette formation d'une membrane de cellulose antérieure au fractionnement est un fait si particulier et si caractéristique de la classe des Tuniciers que j'ai cru devoir y insister longuement. L'on comprend facilement pourquoi Kowalevsky cherche à en diminuer l'importance et c'est aussi très-probablement pour la même raison, que Ganin est si peu explicite sur l'origine de la tunique commune des Ascidies composées. Il est en effet bien difficile de trouver une formation analogue chez les animaux vertébrés et je comprends l'embarras de Kupffer en présence de ce singulier processus qu'il a fort bien étudié d'ailleurs sur des matériaux insuffisants. Bien que j'ad-



mette moi-même l'homologie de plusieurs des processus qui vont suivre avec ceux que l'on observe aux stades correspondants chez l'embryon des vertébrés, je suis forcé de reconnaître qu'il existe à ce point une lacune importante dans le parallèle que l'on cherche à établir entre l'embryogénie des deux grandes divisions du règne animal.

### III

#### L'œuf fécondé.

La fécondation se fait chez les Ascidies simples hors de l'organisme maternel; chez les Ascidies composées, il y a au contraire une sorte d'ovoviviparité sur laquelle nous reviendrons dans un travail spécialement consacré à l'étude de ces animaux.

D'après Ganin, il n'existe chez les Ascidies composées aucun canal particulier, aucune ouverture extérieure pour l'expulsion de l'œuf hors de l'organisme maternel. Voici comment ce naturaliste rend compte de la sortie de l'œuf chez ces animaux: quand l'ovule est mûr, il arrache une partie de la membrane maternelle, l'entraîne avec lui et en demeure couvert comme d'une enveloppe externe jusqu'à l'éclosion de la larve. Tout cela est parfaitement inexact. Si Ganin avait étudié les Ascidies composées vivantes d'une façon continue, il aurait pu se convaincre que jamais l'éclosion de la larve ne se fait hors du corps de la mère, qu'il y ait incubation dans un point spécial comme chez le Perophore, le Claveline, ou que l'œuf reste constamment fixé au point où il a pris naissance (*Didemnum*, *Astellium*, etc.).

Quand les spermatozoïdes de l'ascidie simple sont répandus sous forme d'un jet lactescent autour des œufs fraîchement pondus, ils se fixent bientôt en grand nombre sur la membrane externe de l'œuf, et l'on assiste alors à un spectacle très-curieux dont Kupffer a donné une excellente description. Comme il étudiait l'œuf de l'*A. canina*, il était obligé pour suivre les animalcules spermatisques d'enlever les villosités de la coque, ce qui d'ailleurs se fait très-aisément avec un pinceau un peu délicat. Sur l'œuf des *A. sanguinolenta*, *A. chlorea*, etc., et surtout sur l'œuf de la Mœlgule, la coque ne présentant que de légères bosselures on peut se dispenser de toute préparation. Les spermatozoïdes après avoir quelque temps agité leur extrémité caudale dans toutes les directions semblent coordonner leurs mouvements et les



diriger tous dans le même sens. On voit alors l'œuf tourner sur lui-même avec rapidité comme s'il portait une couronne vibratile. Kupffer rapproche cette observation d'autres analogues faites par Kowalevsky sur des œufs d'Annélides et d'Echinodermes. Je ne puis, pour mon compte, m'empêcher de comparer cette gyration de l'œuf des Ascidiés à celles des spores de fucus sous l'influence des anthérozoïdes. D'un côté comme de l'autre, la fécondation s'opère sans que l'on puisse constater la pénétration de l'élément mâle dans le vitellus et pourtant rien ne semble plus aisé que l'observation de cette pénétration si elle existait chez les Ascidiés où le vitellus est entouré d'une couche épaisse gélatineuse et parfaitement transparente.

Aussitôt que l'œuf a cessé de tourner, c'est-à-dire après un quart d'heure environ, l'on voit commencer le fractionnement du vitellus. Déjà sur l'œuf mûr mais non fécondé la tache et la vésicule germinative n'étaient plus apparentes au dehors. Ces parties sont-elles disparues et le premier noyau d'où naissent ceux des deux sphères primitives de segmentation s'est-il formé spontanément? C'est là une question qu'il me paraît très-difficile de résoudre à cause de l'état granuleux du vitellus au moment où commence ce processus. Il est probable cependant qu'il faut y répondre par l'affirmative et c'est le parti qu'ont pris tous les zoologistes qui ont étudié l'œuf des Ascidiés. Ce qui me porte à l'adopter également c'est qu'après être devenu complètement obscur, le centre du vitellus présente de nouveau une tache transparente, quelque temps après la fécondation, sans que son état granuleux paraisse avoir subi de modification.

Nous ne dirons rien du fractionnement qui s'accomplit avec la plus grande régularité et que tous les auteurs ont décrit d'une façon concordante; il n'est plus permis aujourd'hui de confondre ce processus avec les transformations que nous avons vues s'accomplir à la surface de l'œuf et le travail de Van Beneden ne mérite pas le plus rapide examen.

Les divergences se présentent à propos de la cavité dite de fractionnement; sur l'œuf de l'*Amphioxus* auquel Kowalevsky ne manque jamais de se reporter, il existe, entre les 4 premières sphères du fractionnement, un espace central qui ne fait que s'agrandir à mesure que les cellules se multiplient et se disposent en couche simple, formant ainsi une cavité creuse entourée d'une paroi unicellulaire. Puis en un point de cette paroi, il se forme une invagination qui réduit à une fente la cavité primitive destinée à former plus tard la cavité

générale du corps. Kowalevsky a observé le même mode de développement chez une Holothurie (*Psolinus*); toutefois il admet que chez les vertébrés supérieurs, la cavité générale se fait d'une tout autre manière et qu'il ne reste pas trace de la cavité de fractionnement. Mais d'après ce naturaliste, les Ascidies simples suivraient la même loi que l'Amphioxus avec cette différence que les cellules formant les parois de la cavité de fractionnement étant beaucoup plus grosses, cette cavité est elle-même plus petite (1).

Kupffer reconnaît qu'il existe pendant le fractionnement une petite cavité centrale dont le diamètre est à peu près égal à celui des cellules de la masse framboisée, mais d'après lui cette cavité disparaît au moment même où sa présence devient essentielle selon les idées de Kowalevsky, c'est-à-dire au début de l'invagination du tube digestif. D'ailleurs cette cavité ne lui a jamais paru entourée d'une couche simple de cellules et Kupffer démontre que cela est impossible en comparant le diamètre de la cavité, celui de l'œuf tout entier et enfin celui des cellules formant la couche extérieure. Il renvoie à sa fig. 7 qui, dit-il, représente les limites de la cavité dans leurs rapports avec la masse totale et cela avec une netteté d'autant plus grande que les cellules intérieures qui entourent la cavité sont autrement colorées que celles des couches externes.

« Enfin si tout cela ne satisfait pas le lecteur, l'œuf est assez transparent malgré les granules pigmentaires et la coloration des cellules, pour que l'on puisse observer une couche pluricellulaire de cellules à peu près cubiques. »

Kupffer ne veut pourtant pas mettre en doute les opinions de Kowalevsky; il professe la plus grande admiration pour l'habileté et la perspicacité de ce naturaliste et la seule conséquence qu'il cherche à tirer de ses observations personnelles, c'est que chez l'*Ascidia canina* les choses ne se passent pas comme chez l'*Ascidia mamillata*, et que le mode de formation de la cavité générale observée chez cette dernière n'a pas assez de généralité pour pouvoir être érigé en loi fondamentale de l'embryogénie.

Malgré cette modération de langage et ces éloges si pompeux, Kowalevsky se montre très-sévère à l'égard de son contradicteur. « Quoi qu'en dise Kupffer, ou bien son microscope était mal centré ou bien il a oublié sur ses planches le dessin d'un œuf au moment

(1) Voy. *Archives de Zool. exp. et gén.* fig. 18, Pl. IX.

où commence l'invagination. Ce qui me porte à accepter plutôt cette dernière supposition c'est surtout la remarque de Kupffer : *que les cellules entourant immédiatement la cavité sont autrement colorées*. Or la couleur différente indiquée sur la fig. 8 appartient seulement à la couche invaginée. Du reste les œufs de l'*A. intestinalis* ne sont pas assez transparents pour permettre de suivre ce processus aussi nettement que sur les autres espèces d'ascidies. Mais en augmentant leur transparence par l'action de l'acide acétique fort l'on voit d'une façon évidente la cavité de fractionnement limitée par une seule couche de cellules. »

Ainsi donc Kupffer a été ou maladroit, ou négligent, ou tous les deux à la fois, et Kowalevsky espère qu'en reprenant plus soigneusement son travail, le savant professeur de Kiel se convertira à sa propre manière de voir.

Mais dussions-nous nous attirer aussi toute espèce de reproches, il nous est impossible de ne pas combattre également l'assertion de Kowalevsky. Jamais sur aucune des espèces d'Ascidies simples ou composées qu'il nous a été permis d'examiner, nous n'avons rencontré d'embryons présentant l'aspect de ceux représentés dans les fig. 5, 6, 7 et 10 de Kowalevsky (1). C'est seulement plus tard au moment où l'ouverture d'invagination commence à se rétrécir que l'on aperçoit sous forme de fente très-mince la cavité qui sépare le feuillet superficiel de la couche pluricellulaire interne et jamais cette cavité ne présente une lumière aussi considérable que celle représentée sur les figures citées plus haut.

Les observations de Ganin sur les ascidies composées concordent d'ailleurs autant que j'en puis juger par le résumé qu'il en donne avec ce que j'ai vu moi-même chez le Pérophore et les Amarouques, c'est-à-dire que Ganin admet aussi que, après le fractionnement, la membrane superficielle de l'embryon provient par différenciation de la masse centrale de grosses cellules, produit de la segmentation. Mais cette différenciation ne s'accomplit pas aussitôt après le fractionnement et Ganin se trompe quand il affirme qu'elle précède la formation du tube digestif.

Quant à la petite cavité qui existe comme le dit Kupffer entre la première sphère de fractionnement, elle disparaît quand les cellules

(1) Voy. *Archives de Zool. exp. et gén.*, fig. 18.



deviennent de plus en plus petites par les progrès de la segmentation et d'ailleurs elle n'existe pas chez certaines espèces ou les premières sphères du fractionnement sont déjà tellement pressées les unes contre les autres qu'elles ne prennent pas la forme exactement sphérique et adhèrent intimement les unes aux autres par des faces planes : c'est ce que l'on peut voir notamment sur l'œuf des *Cynthies* et de la *Molgule*.

## IV

L'invagination du tube digestif. — Cavité de *Rusconi*.

L'ouverture d'invagination est d'abord très-large et l'œuf prend la forme d'une demi-sphère dont le bord présente en un de ses points une petite échancrure qui paraît se continuer par un écartement très-léger des cellules superficielles, écartement qui diminue progressivement quand on approche du pôle opposé à l'ouverture. C'est ce que Kupffer a très-bien représenté fig. 8. Le méridien de l'œuf passant par la ligne de séparation des deux premières sphères de fractionnement est demeuré un plan de symétrie et c'est dans ce plan qu'est situé le sillon dont nous venons de parler (sillon dorsal). Quant au point où se fait l'invagination je suis convaincu qu'il n'est pas situé d'une façon indifférente dans le plan de symétrie, mais je n'ai pu déterminer sa position d'une façon bien exacte et les naturalistes qui m'ont précédé ne paraissent pas s'être préoccupés de cette détermination ; l'ouverture de la demi-sphère ne tarde pas à se retrécir plus rapidement que ne l'indique le travail de Kupffer et son pourtour formé un léger rebord qui se continue par les bords latéraux du sillon dorsal. C'est à ce moment que la couche superficielle se sépare de la sous-jacente d'abord au pôle opposé à l'ouverture puis en remontant vers cette dernière au voisinage de laquelle la séparation n'a pas lieu (fig. 10). La séparation ne se fait pas non plus le long du sillon dorsal prolongement des bords de l'ouverture. Ce processus de l'invagination du tube digestif est réellement comparable à celui que l'on a observé chez l'*Amphioxus* (1) et chez les *Batraciens* (2). La

(1) Voy. KOWALEVSKY. *Mém. de l'Académie de Saint-Petersbourg*, VII série, 1868.

(2) Voy. REMAK et surtout GÖTTE. Recherches sur le développement du *Bombinator igneus*. *Archiv für mikroskop Anatomie* B. V. 1869, p. 30 2 pl.



cavité primitive est la cavité dite de Rusconi et son ouverture porte le nom d'Anus de Rusconi.

Ganin seul admet un mode de développement de la cavité gastro-branchiale qui ne concorde nullement avec ce que nous venons de décrire. Pour lui tout se passe dans l'œuf comme dans le bourgeon. Nous discuterons ailleurs ce qu'il a vu en étudiant la reproduction gemmipare des *Didemnum* et des *Botrylles*. Sur l'œuf nous savons qu'après le fractionnement le premier processus qu'il admet est la séparation de la membrane superficielle. Puis il se formerait à l'intérieur de la masse cellulaire de l'embryon une large cavité limitée par un grand nombre de couches de cellules embryonnaires. C'est la cavité gastro-branchiale primitive.

Nous ferons d'abord observer qu'il n'est pas habile de conclure de ce que l'on voit chez les *Ascidies* composées à ce que l'on doit voir chez les *ascidies* simples comme Ganin paraît le faire à chaque instant. Si l'on étudie avec soin l'embryogénie des *Ascidies* composées on est bientôt convaincu qu'aux mêmes apparences extérieures de l'embryon chez ces dernières et chez les *ascidies* simples correspondent des stades tout à fait différents pour l'évolution des organes internes. Le cœur bat sur le têtard du *Pérophore* encore dans l'œuf et longtemps avant son éclosion et quand la larve de l'*Ascidie* composée sort de sa coque elle présente déjà le degré de développement rétrograde que l'*ascidie* simple n'atteindra qu'un jour ou deux après s'être fixée.

L'évolution embryonnaire est plus rapide chez les *Ascidies* composées que chez les *ascidies* simples et les premiers changements qui surviennent dans l'œuf sont par là même encore bien plus difficiles à suivre d'une façon continue.

De plus les œufs des *botrylles* observés par Ganin manquent complètement de transparence, ce qui constitue un nouveau désavantage pour le naturaliste.

Chez les *Ascidies* composées les œufs sont en petit nombre et tous inégalement développés sur un même animal mère. On n'a donc pas l'avantage de pouvoir observer comme chez les *ascidies* simples des œufs différemment placés, mais au même stade d'évolution. On ne peut arriver à ce résultat qu'en rapprochant plusieurs suites d'œufs enlevées à des animaux différents et ce procédé déjà si imparfait ne peut être mis en pratique que sur certains genres, les *Amarouques* par exemple. Il peut alors rendre de grands services et éclairer

l'étude de l'embryologie des Ascidies simples en empêchant de confondre dans deux stades très-voisins l'antérieur avec son conséquent. Mais il faut toujours en revenir pour le début aux ascidies simples, car les genres dont nous parlons présentant des suites d'œufs inégalement développés dans un canal assez étroit, ces œufs sont comprimés et déformés les uns contre les autres; et comment reconnaître alors la forme ou même souvent l'existence d'une cavité d'invagination, d'un sillon, etc.?

Les seules Ascidies composées dont l'étude présentera sous ce dernier rapport les mêmes avantages que les ascidies simples sont la claveline et surtout le Pérophore. Chez ces animaux les œufs déposés à leur maturité dans une cavité spéciale ne sont pas déformés; de plus ils sont très-gros, de sorte qu'avec un peu d'habitude on peut les retourner en tous sens sur la plaque de verre à l'aide d'un pinceau fin ou d'aiguilles montées.

En combinant les divers modes d'observation dont nous venons de parler nous avons retrouvé chez les ascidies composées les mêmes faits que nous avons décrits chez les ascidies simples avec cette différence toutefois que la cavité branchiale primitive paraît relativement plus grande et conserve jusqu'à la transformation en ascidie la couleur du vitellus, elle est rose chez le *Botryllus violaceus*, ardoisée chez l'Amarouque élégante (n-s.), brune chez un grand nombre d'espèces d'Amarouques, de Didemnum, etc.

## V

### Premiers rudiments du système nerveux.

L'origine du système nerveux est, comme on le pense bien, le point capital pour les naturalistes qui cherchent à trouver chez les Ascidies un développement embryogénique comparable de tout point à celui des vertébrés. Kowalevsky, Kupffer et Ganin arrivent à la même conclusion : l'homologie parfaite de l'embryon ascidien et de celui des vertébrés inférieurs. Mais rien n'est moins homologué que les descriptions qu'ils donnent de la formation du centre nerveux, et, chose curieuse, les travaux de Kupffer et Ganin s'accordent bien moins avec ceux de Kowalevsky qu'avec les recherches de Metschnikoff, lequel, on le sait, compare l'embryon des Ascidies non à celui

des vertébrés mais à l'embryon des Hirudinées et des Arthropodes.

Je ne dirai rien du premier travail de Kowalevsky; « le tableau qu'il y trace de la naissance du système nerveux est, comme le dit Kupffer, fort loin de satisfaire le lecteur. Les figures schématiques qui l'accompagnent (fig. 15, 16, 17. Pl. I) ne donnent aucune idée de ce qui se passe à la surface de l'œuf. » Kupffer ajoute même que ce travail n'a servi qu'à l'induire longtemps en erreur parce qu'il y est dit qu'on voit d'abord se former un double bourrelet en un point de la surface de l'œuf directement opposé à l'ouverture primitive d'invagination.

Voici ce que Kupffer a vu de son côté sur des préparations qui offraient *toute la netteté désirable* : « Au moment où l'ouverture d'invagination est le plus largement ouverte, on observe en un certain point du pourtour de cette ouverture une échancrure assez légère qui se prolonge en un sillon sur la surface libre de l'œuf. Ce sillon n'est d'abord qu'une ligne très-déliée, et l'on ne saurait dire s'il part primitivement de l'ouverture ou s'il commence à se produire à l'extrémité opposée : peu à peu il s'élargit et devient plus profond, de telle sorte que ses bords prennent l'aspect de bourrets cylindriques. Puis l'ouverture d'invagination venant à se fermer, l'œuf tend à revenir à la forme sphérique, mais il ne reprend jamais complètement cette forme, car avant que l'ouverture ait entièrement disparu, la queue commence à se former, ce qui donne à l'embryon la figure d'une poire. Plaçons l'œuf comme dans la fig. 10 de telle façon que le sillon soit vu latéralement ; il semble alors que l'ouverture buccale se continue par la fissure de ce sillon et l'on pourrait ainsi se faire une fausse idée de la nature et de la profondeur de cet organe. Mais en regardant l'embryon par sa partie supérieure on se convainc facilement que la rainure est peu profonde et ne constitue qu'une simple gouttière. Enfin quand l'ouverture d'invagination vient à se fermer, le sillon se forme aussi au point où il formait une échancrure sur le pourtour de l'ouverture buccale primitive. Le sillon paraît fusiforme. La bouche se rétrécit de plus en plus et devient une ouverture très-petite, comme on le voit sur la fig. 11 où déjà apparaissent la corde dorsale et la queue ; 4 ou 5 heures plus tard on trouve au lieu du sillon un système nerveux fusiforme, présentant une lumière, située près de la surface et en intime connexion avec elle. Entre ce dernier stade et celui représenté par la fig. 11, il y a un moment pendant lequel il est très-difficile de voir ce qui se passe



à l'intérieur. On constate la fermeture de la bouche et la disparition du sillon; la surface de l'embryon présente alors une couche cellulaire uniforme et continue (*Oberhaut*. Kupffer). Cette couche est plus épaisse le long de la ligne occupée naguère par le sillon. Puis la couche superficielle unicellulaire se sépare de ce sillon auquel elle adhérerait par sa face interne; Kupffer a souvent vu et dessiné la membrane superficielle étendue comme un pont sur le sillon encore ouvert, ce qui le conduit à admettre qu'au moment où la membrane superficielle se sépare du sillon le système nerveux n'est pas encore une cavité fermée. »

Telle est l'histoire du premier développement du système nerveux d'après le travail de Kupffer dont j'ai reproduit presque textuellement la description. Cette description faite d'après des préparations si parfaites au dire de l'auteur, n'a pas satisfait Kowalevsky qui la juge très-incomplète (*sehr unbestimmt*) et regarde comme postérieure l'extrémité de la larve où se trouve l'ouverture d'invagination qui pour Kupffer caractérise la partie antérieure. A part ce renversement, la description du sillon est à peu près la même. Mais son mode d'occlusion est raconté d'une façon bien différente : « Au stade représenté fig. 13, on voit très-nettement se dessiner les bords du sillon dorsal et le bord postérieur s'élève même assez haut pour couvrir la moitié postérieure de l'ouverture d'invagination déjà très-rétrécie : quant aux rebords latéraux qui limitent le sillon (r), je les ai figurés dans mon premier travail et leur ai donné le nom de bourrelets dorsaux, mais je ne connaissais pas alors leurs rapports avec l'ouverture d'invagination (1). Ces bourrelets dorsaux s'élèvent peu à peu, mais un développement bien plus rapide est celui du bord postérieur qui, recouvrant l'ouverture, ne tarde pas à former à la partie postérieure de l'embryon une sorte de cul de sac (2) relié à la cavité générale d'invagination par l'ouverture considérablement réduite. Il ne faut donc pas supposer que lors de la fermeture les deux bords opposés du sillon vont à la rencontre l'un de l'autre, se joignent et se confondent comme cela a lieu chez les vertébrés supérieurs. C'est le bord postérieur seul qui monte vers la partie antérieure et recouvre même les bords latéraux pendant que ceux-ci continuent à s'élever (fig. 13, 15 et 18). »

(1) On se rappelle en effet que dans ce premier travail KOWALEVSKY faisait apparaître le sillon au pôle de l'œuf opposé à l'ouverture d'invagination.

(2) Voy. *Archives de Zool. exp. et gén.* Pl. IX. fig. 23, 24.



Il n'y a là, comme on le voit, ni accollement du sillon à la membrane superficielle, ni séparation d'avec cette membrane, ni persistance à l'extérieur de l'ouverture d'invagination. Cette dernière se voit encore cependant sous forme d'une fente très-mince sur une coupe optique longitudinale, à travers le bord postérieur du sillon.

Consultons maintenant le mémoire de Ganin. C'est surtout les ascidies composées que ce naturaliste a étudiées avec soin, mais les résultats qu'il énonce, d'une façon très-sommaire du reste, sont applicables selon lui aux Ascidies simples qu'il a observées et qu'il ne cite pas. « Après la formation de la cavité générale, il se produit une modification spéciale de la membrane périphérique de l'embryon. Sur l'un des côtés originairement plus épais de la cavité primitive, il apparaît une corde cellulaire longue et plate, la plaque médullaire. »

Cette plaque médullaire acquiert une cavité intérieure et se change en un canal médullaire situé sur un côté (le côté dorsal) de l'embryon le long de la vésicule gastro-branchiale primitive. Il se forme ensuite un prolongement du canal médullaire, une vésicule spéciale, qui devient plus tard la vésicule oculaire.

Voilà, comme on le voit, une opinion bien différente des précédentes puisque, au lieu d'un sillon, nous aurions d'abord d'après Ganin une corde cellulaire à la place occupée plus tard par le système nerveux (1).

Reste enfin à exposer l'opinion de Metschnikoff. Ce dernier avait cru d'abord que le système nerveux tirait son origine de certaines cellules situées à l'intérieur de l'embryon et sur lesquelles nous reviendrons tout à l'heure. Il parle bien d'une rainure superficielle qui se produirait à un certain moment, mais il n'indique pas les rapports que cette rainure peut avoir avec le système nerveux et se contente de le comparer rapidement au sillon ventral des Arthro-

(1) GANIN ne paraît pas d'ailleurs avoir une opinion bien arrêtée sur la formation du système nerveux car, tandis qu'en cet endroit (p. 515) il affirme que la plaque médullaire provient d'une transformation de la couche périphérique de l'embryon (*eine Sonderung der peripherischen Hautschicht von der Embryonanlage*), quelques pages plus loin nous trouvons le passage suivant (p. 518) : *Le fait que le système nerveux des ascidies ne se développe pas aux dépens du feuillet extérieur de la peau (aussere Hautplatte, Ganin Hornblatt, Mecz) comme le décrit Kowalevsky n'est cependant pas en opposition avec l'opinion de ce dernier sur la parenté des ascidies et des vertébrés; car déjà chez les poissons, d'après les observations de Kupffer, la formation du canal médullaire se fait sous l'épiderme.*

podes et des Hirudinées. La position qu'il donne à cette rainure est celle même que Kupffer attribue au sillon dorsal autant qu'il est possible d'en juger par ce que ce dernier dit plus loin à propos de la naissance de la queue. Metschnikoff a le tort de ne pas indiquer comment il oriente l'embryon, ce qui rend ses descriptions très-pénibles à lire, parce qu'elles ne sont pas accompagnées de figures. Enfin dans une lettre écrite à Kowalevsky le 24 juin 1870, et citée dans le travail de ce dernier, Metschnikoff annonce qu'après de nouvelles recherches, il a reconnu que le système nerveux dérive du feuillet superficiel, ce qui fait concorder au moins en un point les travaux de tous les observateurs que nous avons cités (excepté Ganin ?).

En présence de toutes ces assertions différentes, nous sommes malheureusement contraint d'en émettre encore une nouvelle : malgré tous nos efforts, nous n'avons pu voir rien de semblable à ce que Kowalevsky décrit avec de si belles figures, *dessinées, comme il le dit, cellule par cellule, à la chambre claire (camerâ lucidâ)* : jamais le sillon dorsal ne nous a paru assez profond pour former, comme le décrit Kupffer, un canal qui se détacherait plus tard de la membrane superficielle. D'ailleurs ce sillon disparaît très-rapidement et à l'époque où il cesse d'être visible, la dimension des cellules de la membrane superficielle suffirait pour prouver l'impossibilité de cette formation. La vésicule dite cérébro-spinale se forme aux dépens des cellules qui sont situées sous le sillon, la membrane superficielle ne s'étant jamais séparée en ce point des parties sous-jacentes, comme nous l'avons dit plus haut. Il nous est également impossible d'attribuer ni en ce moment ni plus tard au soi-disant canal nerveux la longueur que lui donnent Kupffer et Kowalevsky. Ce canal n'est déjà plus visible sur la larve à la naissance de la queue, et j'avoue que les coupes optiques faites pour en démontrer l'existence dans cette partie de l'embryon ne m'inspirent qu'une confiance très-médiocre (1) après les tentatives réitérées que j'ai faites pour me convaincre de l'existence de ce prétendu système cérébro-spinal. Du reste Kowalevski n'avait rien vu de semblable lors de son premier travail et la confirmation, l'extension même qu'il donne en ce point aux observations de Kupffer est trop intéressée pour n'être pas suspecte d'exagération. Que si l'on m'accuse de chercher à nier l'existence

(1) Voy. KOWALEVSKY, 2<sup>e</sup> mémoire, fig. 26. — *Archives de Zool. exp. et gén.* Pl. IX, fig. 20.

de ce que je n'ai pas vu, je trouverai dans le travail même de Kowalevsky la justification de la méfiance que j'éprouve pour certaines observations de ce naturaliste qui laisse trop souvent à son imagination le soin de compléter ce qu'il tient de ses yeux. En parlant de la structure du système nerveux, Kowalevsky nous dit (p. 116) : je n'ai pu trouver de filets nerveux; *Nervenfäden habe ich nicht finden können*. C'est l'observateur qui parle en ce point; mais deux pages plus loin (p. 118) dans un résumé des descriptions précédentes, le ton change tout à coup, il n'est plus question de vésicule antérieure, de canal nerveux, mais de vésicule cérébrale, de moelle épinière (*Rückenmark*), enfin l'imagination aidant, il apparaît quelques filets nerveux qui partent du second renflement et se dirigent vers les parties latérales de la larve : *es schienen mir von diesem Ganglion einige Fäden zu den Seiten auszutreten*. Sans doute la formule employée (*es schienen*) est moins catégorique que celles dont l'auteur se sert habituellement, mais qui ne voit le danger qu'il y a pour un naturaliste à suivre ce penchant instinctif qui nous fait croire à l'existence de ce que nous désirons.

## VI

### La queue et ses parties constitutives.

Ce que nous avons dit en parlant de la formation du système nerveux, fait déjà présager les discordances que nous allons rencontrer à propos de la naissance de la chorde dorsale et de la queue de la larve. C'est toujours l'œuf de l'amphioxus ou celui des poissons qui préoccupent Kupffer et Kowalevski. Supposons que l'œuf représenté fig. 10 soit celui de l'amphioxus au moment où le sillon dorsal est déjà constitué. Prenons pour axe de l'œuf le diamètre qui passe par l'ouverture d'invagination et le pôle opposé : la queue de l'Amphioxus naîtrait parallèlement à l'axe du côté gauche, et l'extrémité du sillon tournée vers l'ouverture serait l'extrémité postérieure du système nerveux. De même, prenons l'œuf d'un poisson, ou plutôt le jeune embryon au moment où il entoure à peu près la moitié du vitellus nutritif et séparons-le de ce vitellus. L'embryon présente alors la forme d'une demi-sphère largement ouverte, et formée de deux feuillettes, dont l'intérieur n'est que la continuation du superti-



ciel. Le long de ce dernier court le sillon dorsal, depuis l'ouverture jusqu'au pôle opposé. En orientant cet embryon comme l'œuf de la fig. 10, on voit encore la queue du petit poisson naître parallèlement à l'axe, vers la gauche, et l'extrémité du sillon dorsal tournée vers l'ouverture est toujours l'extrémité postérieure du système nerveux central. Or, dès son premier travail, Kowalevski indiquait des rapports tout semblables entre les diverses parties de l'embryon de l'*As. mamillata*. Là aussi, la queue se dirige vers la gauche, en faisant, il est vrai, un certain angle avec l'axe, au lieu de lui demeurer parallèle.

Pour Kupffer, les choses se passent bien autrement, et il ne dissimule pas le désappointement qu'il éprouve de rencontrer un processus très-différent de ce qu'il attendait, « connaissant les stades précédents et suivant la comparaison qui s'imposait à son esprit entre la larve des *Ascidies* et les embryons des *Vertébrés*. » L'invagination du tube digestif a pour premier résultat le refoulement des cellules du fractionnement vers la partie postérieure; puis le sillon dorsal venant à se creuser, ces cellules, pressées vers le bas, forment un petit amas dans la région infero-postérieure de l'embryon. Au sein de cet amas, on aperçoit bientôt deux cellules parallépipédiques, situées assez près l'une de l'autre, et distinctes de leurs voisines par leur grosseur et par leur aspect moins granuleux et pourtant plus obscur; c'est là le premier rudiment de la chorde. Plus tard, deux autres séries de cellules se séparent encore latéralement de la membrane superficielle et donnent naissance ultérieurement aux cellules musculaires de la queue. Comme on le voit d'après cette description, la chorde dorsale naîtrait, sinon au pôle opposé à l'ouverture d'invagination, du moins du côté opposé et à l'extrémité de la diagonale menée vers l'extrémité postérieure. De plus, les cellules primordiales seraient bien plus éloignées de l'ouverture, que cela n'a lieu, d'après Kowalevsky, chez l'*A. mamillata*. En ce point, les observations de Metschnikoff concordent avec celles de Kupffer, pour ce qui a trait à la direction dans laquelle naît la queue, car, pour le reste, il paraît plutôt, comme nous allons le voir, fournir des arguments à Kowalevsky.

Ce dernier, en effet, loin d'abandonner son ancienne manière de voir, y revient et la développe dans son nouveau travail. Kupffer s'était efforcé d'indiquer la cause possible de son erreur: « Sans doute, dit-il, l'ouverture d'invagination se ferme plus rapidement



chez l'*A. mamillata* que chez la *canina*. Or, c'est seulement quand cette ouverture est largement ouverte que l'on peut déterminer les rapports de la queue avec le système nerveux. Que cette observation présente de grandes difficultés, c'est ce que j'ai suffisamment éprouvé, mais elle doit être presque impossible là où l'ouverture d'invagination disparaît plus rapidement. »

Kowalevsky repousse cette planche de salut. Il reconnaît qu'il a commis une erreur importante en croyant voir la trace de l'ouverture d'invagination persister à l'extrémité postérieure du sillon dorsal, pour former plus tard l'ouverture anale. Mais il a soin d'atténuer cette erreur, en citant l'opinion également erronée de Metschnikoff : « Comme je ne vois jamais disparaître l'ouverture d'invagination, et que c'est précisément à la place où elle se trouve qu'apparaît, plus tard, l'ouverture buccale, il me paraît très-vraisemblable que cette dernière provient directement de l'ouverture primitive d'invagination. »

C'est, comme le dit Kowalevski, une erreur singulière; mais ce qui est encore plus étonnant, c'est que, malgré l'opinion de Kupffer, qui croit trouver dans le travail de Metschnikoff la négation de presque tous les résultats de Kowalevski, ce dernier semble au contraire profiter du vague laissé dans les descriptions de son compatriote pour en tirer une confirmation de ses vues personnelles. C'est ainsi que Metschnikoff, ayant décrit, avant l'apparition du sillon, la naissance d'un ensemble de cellules qu'il nomme *appareil en fer à cheval* et d'où naîtraient, suivant lui, la chorde et le système nerveux, Kowalevsky répète, en la développant, cette observation et en tire des conclusions radicalement opposées aux faits que Kupffer a exposés.

« Si l'on observe du côté dorsal, l'embryon au stade fig. 9, on voit à la partie superficielle une couche de cellules tout à fait uniformes, c'est le feuillet supérieur; mais, si l'on change de point, on remarque que les cellules du feuillet inférieur, qui entourent l'ouverture d'invagination, s'écartent un peu des autres cellules de ce feuillet; dans une coupe longitudinale, les deux cellules situées à la partie antérieure de l'ouverture, s'inclinent et s'écartent légèrement de leurs voisines. Tel est l'appareil dit *en fer à cheval*. » Au stade fig. 9, il se compose de douze cellules, six de chaque côté de la ligne médiane. La fig. 11 représente une coupe de cet appareil, passant par le plan de l'ouverture d'invagination, elle est renversée à tort dans les

planches de Kowalevsky, et fort mal décrite par ce naturaliste.

Pendant la fermeture du sillon dorsal, et même avant cette fermeture, sur un certain nombre d'œufs, les douze cellules de l'appareil se rapprochent et en même temps se multiplient, de façon à former un disque régulièrement ovale. Ce disque de cellules est, comme l'avait déjà dit Metschnikoff, le rudiment de la corde dorsale.

Metschnikoff ayant renoncé à l'idée de faire naître également de ce disque le système nerveux central, doit par suite abandonner le parallèle qu'il cherchait à établir entre ses observations et celles de Rathke, sur les Hirudinées. Chez ces animaux, la bandelette primitive, formée aux dépens du feuillet inférieur, se divise pour donner naissance au système musculaire et au système nerveux.

Nous reconnaissons volontiers l'existence de ce disque ovalaire qui, en se transformant, forme réellement la corde dorsale de la larve; mais nous n'avons pas observé l'appareil en fer à cheval et ne pouvons que confirmer les observations de Kupffer, sans vouloir mettre en doute l'exactitude des recherches beaucoup plus minutieuses de Kowalevsky.

Aux stades suivants, Kowalevsky considère l'embryon comme formé de feuillet bien distincts, destinés à former les différents systèmes d'organes de la larve. Le feuillet supérieur forme la couche épithéliale qui enveloppe l'embryon de toutes parts et se prolonge directement dans le sillon dorsal. Ce feuillet dérive immédiatement de ce que nous avons appelé antérieurement feuillet supérieur primitif, lequel peut être suivi jusque sur les fig. 5, 6, 7 (*bcd*) (1); c'est la couche unicellulaire du blastoderme transformée et ayant subi, d'un côté, l'invagination dont nous avons parlé. Quant aux parties internes de l'embryon, elles sont constituées par le feuillet *gastroglandulaire* (Darmdrüsenblatt), qui forme, à la partie antérieure, la première portion du tube digestif (Vorderdarm) et qui, à la partie postérieure, se continue jusqu'à l'extrémité de l'embryon par une double série de cellules (*dd*, *dd'*) Sur la double série de cellules gastroglandulaires, se trouve la corde dorsale, sous-jacente elle-même au système nerveux; enfin de chaque côté de la corde, les cellules du feuillet médian ou musculaire, décrites pour la première fois par Metschnikoff, qui en a reconnu la nature et les propriétés. Kowalevsky reconnaît avec raison que l'on s'est trompé (et lui-même avait

(1) Voy. *Archives* 30. *Zool. exp. et gen.* Pl. IX, fig 18.

donné l'exemple de cette erreur) en attribuant à la queue une direction oblique. Cette partie garde, au contraire, une symétrie parfaite, par rapport au corps de la larve.

Kowalevsky est le seul qui ait décrit le prolongement caudal de ce qu'il appelle le feuillet gastroglandulaire (en langage ordinaire : tube digestif primitif). Ce prolongement jouerait, selon lui, dans la suite un rôle très-important, car ses cellules, transformées, deviendraient les globules du sang de la larve; nous n'avons rien vu de semblable chez les espèces d'ascidies simples ou composées que nous avons étudiées. Or, comme chez plusieurs de ces espèces, le système branchio-digestif embryonnaire possède une coloration différente des autres organes, il nous paraît difficile qu'un prolongement de cette nature ait échappé à nos investigations.

## VII

### La peau et ses organes.

La peau est formée par la membrane externe unicellulaire. Les seuls organes intéressants qui y prennent naissance sont les papilles adhésives décorées par Ganin du nom d'organes médusiformes ou soies tactiles (Tasthaaren). Kupffer prétend aussi que les papilles de la larve de l'*A. canina* sont garnies de soies courtes et raides. Je ne puis partager cette manière de voir car je n'ai rencontré cette disposition chez aucune des larves de diverses espèces que j'ai examinées, et ce qui a fait croire à la présence de soies n'est qu'une apparence due à la structure striée de la substance contenue dans le renflement terminal. Les capsules papillaires sont des glandes ainsi que Kowalevsky l'a parfaitement reconnu bien qu'elles ne dépendent pas de son feuillet gastro-glandulaire. Au moment où la larve se fixe la substance gélatineuse fortement condensée dans le renflement terminal s'échappe brusquement et forme une sorte de nuage sur la plaque de verre où l'on a placé le têtard. C'est ce qu'on peut observer avec la plus grande facilité sur les larves très-curieuses d'un genre nouveau d'Ascidiés composées, les *Astellium*. Les papilles sont constamment au nombre de trois chez toutes les Ascidiés à larves en têtard dont j'ai examiné les embryons. Une seule fois j'ai trouvé quatre de ces organes sur un têtard d'*Astellium*, mais c'était là évidemment



un cas teratologique. Les papilles reposent sur un renflement (1) particulier de la membrane superficielle qui est parfois supportée par un long pied destiné à le rattacher à la larve (Claveline). Ce renflement présente chez la Claveline lépadiforme l'apparence d'un sabot.

Comme dépendance de la peau nous devons encore citer les prolongements que Ganin a appelés organes en pelottes et qu'il a observés chez les *Didemnum* où en effet ils méritent ce nom. Ces organes sont en nombre variable suivant les espèces et même chez une espèce unique on peut en compter plus ou moins sur divers embryons. Ce sont des espèces de bourgeons qui naissent en différents points de la masse cellulaire centrale non encore différenciée et toujours colorée comme le vitellus : masse que l'on désigne comme nous l'avons dit plus haut sous le nom de système gastro-branchial primitif.

Les organes en pelotte sont situés à la partie antérieure des larves des *Didemnum*, des *Leptoclinum*, des *Astellium* et de quelques espèces d'Amarouques : ils alternent avec les papilles d'adhérence avec lesquelles M. Edwards les avait confondues autrefois sous le nom d'*appendices frontaux*.

Ces appareils méritent à peine un nom spécial car ce sont simplement les représentants chez la larve de ce que Savigny appelait tubes marginaux chez les Botrylles et voilà pourquoi on ne les rencontre que chez les ascidies composées, les seules qui se reproduisent par bourgeonnement. L'étude de ces organes a cependant un certain intérêt et l'on en peut tirer un bon parti pour la classification, car si leur nombre varie, leur forme est très-constante pour une même espèce et très-différente dans les différents groupes d'ascidies composées. En effet les tubes portent des renflements sphéroïdes, fusiformes, reniformes, etc. ; ils peuvent être simples ou ramifiés (2). Chez

(1) C'est un organe analogue à ce renflement qu'on a décrit naguère comme un cloaque commun sur les larves des Botrylles.

(2) La disposition des tubes marginaux permet de former chez les Ascidies composées de grandes divisions qui sont confirmées du reste par beaucoup de faits anatomiques. 1° Ces tubes peuvent former des stolons partant de la partie inférieure de l'Ascidie mère et portant les bourgeons. C'est la section des *Ascidia catenata* (Clavelines, Péraphore, Botrylles, etc.) 2° Les tubes gemmifères peuvent se produire sur la partie ovarique de l'Ascidie mère et former directement des blastozoïtes : c'est la section des *Ascidia glomerata* (Amarouques, Polyclines, etc.) 3° Enfin ces tubes peuvent naître à la région pylorique de l'individu mère : c'est la section des *Ascidia reticulata* (Leptoclinum, Didemnum, Astellium). Le groupe des Ascidies sociales n'a pas la moindre valeur zoologique et se relie d'une façon immédiate aux types de notre première division des Ascidies composées.

une Amarouque très-intéressante que j'ai pu étudier à Roscoff, et que je crois nouvelle, les tubes se séparent de la masse centrale et forment de petites masses isolées à la partie antérieure comme une couronne de perles dont chaque grain devient plus tard une Ascidié; chez une autre espèce appartenant au genre *Polyclinum* il part en deux points du corps des sortes de rameaux feuillés qui sont les origines des systèmes composés de l'animal adulte.

Nous retrouvons pour le développement de ces appendices, la loi générale dont nous avons déjà parlé. Plus une Ascidié est placée à un rang inférieur dans le groupe, plus la métamorphose rétrograde est rapide et précoce chez le têtard. Il en résulte que chez les Ascidiés composés les plus élevées (Claveline, Pérophore, Botrylles), les prolongements radiciformes ou organes en pelotte, ne se produisent que sur la larve déjà fixée tandis que chez les Amarouques, les *Didemnum*, ils existent déjà sur la larve mobile. Enfin chez les Ascidiés tout à fait inférieures comme les *Astellium*, ces prolongements sont déjà transformés en autant de sacs branchiaux sur le têtard à peine fixé et encore muni de son appendice caudal.

Il faut bien se garder de confondre avec les organes dont nous venons de parler d'autres prolongements qui se produisent surtout chez certaines Ascidiés simples et présentent dans leur ensemble de véritables mouvements amœboïdes. Ces prolongements ont été signalés par Van Beneden sur le têtard de l'*As. Ampulloïdes*. Ils existent également sur celui d'une Ascidié du même groupe mais beaucoup plus petite et que l'on trouve communément à Roscoff au milieu des touffes de *Cynthia rustica* qui tapissent le dessous des rochers. Les ascidiés de ce groupe sont transparentes, possèdent un foie séparé du tube digestif et un organe de Bojanus. Elles forment le passage du genre *Cynthia* au genre *Molgule* auxquelles elles se relient par une espèce intéressante également commune à Roscoff sur les pieds des sargasses et qui doit, je pense, former un genre nouveau. C'est une Ascidié de petite taille (volume d'un pois environ), présentant les orifices et la branchie de la molgule dont elle a aussi le test agglutinant, mais au lieu d'être libre cette espèce est fixée et son corps de Bojanus est complètement rempli par une concrétion réniforme solide présentant l'aspect et la cassure d'un morceau de cire d'Espagne d'un brun rougeâtre.

Le têtard de cette espèce possède un appendice caudal à peine égal au tronc et très-peu persistant, il nage pendant un temps très-court :

mais une fois adhérent à un corps solide il peut se déplacer à la surface de ce corps au moyen des prolongements amœboïdes fort nombreux qu'il présente. On sait que chez le *Molgule*, comme l'animal adulte n'est pas fixé la larve n'a pas de queue et possède seulement les appendices dont nous venons de parler.

## VIII

### Système nerveux du têtard.

Dans son premier travail Kowalevsky représente et décrit sous ce nom, une vésicule à peu près sphérique, située vers le milieu du corps, à parois amincies antérieurement, épaissies postérieurement et du côté ventral. Il place le tube digestif entre cette vésicule et la queue. Pour Kupffer, la larve de l'*As. canina* possède outre cette vésicule un prolongement funiculaire dont la terminaison est difficile à voir, mais qui se prolonge visiblement assez loin dans la queue. L'axe de cordon nerveux est creusé d'un canal très-délié; visible seulement mais alors très-nettement à un grossissement de 200 diamètres, ce canal (p) débouche à la partie inférieure de la grosse vésicule cérébrale (1).

Excité par cette découverte, Kowalevsky décrit dans son nouveau mémoire un système nerveux constitué par deux renflements successifs et un canal médullaire s'étendant jusqu'à l'extrémité de la chorde. Il constate en outre une communication de la cavité du système nerveux avec le tube digestif sous-jacent et une autre ouverture située à la partie antérieure et mettant le système nerveux en communication avec l'extérieur au point où doit se former plus tard l'ouverture buccale. Cependant cette dernière ouverture se ferme à un certain moment tandis que la première persiste sur la larve; Kupffer a quelquefois observé l'apparence d'une ouverture du système nerveux sur la membrane superficielle au point indiqué par Kowalevsky, mais ce n'était qu'une apparence. Sur plusieurs embryons de *Pérophore*, j'ai vu aussi une ouverture extérieure du système nerveux mais du côté opposé à celui où on l'a observé précédemment, c'est-à-dire entre la vésicule nerveuse et la queue, et je crois que cette ouverture n'est pas le reste du sillon dorsal mais bien une formation nouvelle. La vésicule dite nerveuse ou cérébro-



spinale me paraît remplie d'un liquide que la larve peut expulser à volonté par les contractions de cet organe, contractions qui ne s'expliqueraient pas sans l'existence de l'ouverture en question. Quant à la communication entre le tube digestif et le système nerveux, je n'en ai pas vu de traces et ici encore je suis porté à croire que Kowalevsky s'est trop laissé conduire par les travaux publiés soit par lui-même, soit par ses amis sur l'embryogénie de l'*Amphioxus* (1), des *Plagiostomes* (2), des *Acipenserides* (3), de l'*Axolotl* (4) et des Poissons osseux (5).

Voici au reste comme les choses se passent d'après Kowalevsky ; quelques temps après la fermeture de l'ouverture antérieure du système nerveux, dernier reste du sillon dorsal, on voit la vésicule cérébrale former un léger prolongement antérieur. « Les cellules de la peau situées au-dessus de ce prolongement se disposent en disque et se distinguent de leurs voisins par la présence à leur intérieur de certaines vésicules très-fines. Puis la partie centrale du disque s'invagine et se met en rapport avec le prolongement antérieur de la vésicule des sens. La couche cellulaire du disque et celle de la vésicule se confondent et il se forme ainsi une ouverture immédiate de cette vésicule à l'extérieur. Mais en même temps la partie antérieure du tube digestif s'est notablement allongée vers le haut : elle atteint bientôt l'invagination de la peau et se soude également avec elle. Lorsqu'ensuite l'ouverture de la partie invaginée devient la bouche, l'ouverture du système nerveux persiste un peu plus dans la profondeur et devient le disque vibratile bien connu ou commence le sillon ventral également vibratile. Kupffer a vu cette ouverture et il en parle à la page 40 de son mémoire, mais il n'a pas suivi sa formation. »

J'ignore si, dans une nouvelle édition de son travail, Kupffer a décrit quelque chose de semblable, mais je ne trouve rien de pareil

(1) Nouvelles recherches sur le développement de l'*Amphioxus* par KOWALEVSKY. *Zapiski*, de la société des naturalistes de Kiew, t. I. p. 305, pl. XIV.

(2) KOWALEVSKY. — Contributions à l'embryogénie des Raies et des Squales d'après des recherches sur le *Mustellus lævis* et l'*Acanthias vulgaris*. *Zapiski*, etc. t. 1. p. 163. Pl. VII, fig. 17 et 18.

(3) Etudes sur le développement de l'Esturgeon par A. KOWALEVSKY, OWSJANNIKOW et N. WAGNER, *Bulletin de l'Académie imp. des Sc. de S. Péterbourg*, t. VII, 1869, p. 176.

(4) Recherches inédites de BOBRETSKY.

(5) Recherches inédites de KOWALEVSKY sur les œufs de *Platessa passer*, *Lota vulgaris*, etc.

dans son mémoire tel qu'il est publié dans les annales de Max Schultze. L'ouverture vibratile se continuant par le sillon ventral existe en effet, mais du côté ventral, c'est-à-dire du côté opposé à celui où se trouvent les restes de la vésicule cérébrale, et c'est ainsi que Kupffer l'a placée, si je comprends bien sa description de la formation de l'endostyle (sillon ventral) et des organes vibratiles de l'ascidie. Du reste il est bien difficile de ne pas s'égarer au milieu de la nomenclature incorrecte des naturalistes dont nous parlons. Les expressions d'arcs vibratiles, couronnes vibratiles, disque vibratile et fosse vibratile reviennent et se mêlent sans ordre et sans définition, et je n'oserais affirmer que le disque vibratile de Kowalevsky devienne l'arc vibratile de Kupffer ou du moins que telle soit l'opinion de Kowalevsky, bien que je sois porté à le croire.

Ganin prétend aussi avoir observé une ouverture spéciale du système nerveux dans la cavité branchio-digestive et il émet à ce propos une opinion qui, si elle n'est pas exacte, offre au moins le mérite de la nouveauté et de la bizarrerie : « Au moment où le canal médullaire subit la métamorphose rétrograde, sa cavité interne se remplit dans toute sa longueur d'une masse grasseuse et disparaît. La vésicule postérieure diminue beaucoup en grosseur et se rapproche de la vésicule antérieure par le raccourcissement de la partie moyenne du canal. Une portion très-considérable de la masse nerveuse non différenciée de la vésicule antérieure se change en un organe vibratile particulier connu depuis longtemps sous le nom de *fossette vibratile* et qui plus tard se relie à la cavité branchiale par une ouverture spéciale : *de sorte que la fosse vibratile des Ascidies est comparable dans le principe à l'organe de l'olfaction de l'Amphioxus*. Le reste de la masse de la vésicule antérieure constitue le ganglion définitif de l'ascidie. Quant à ce qui subsiste de la partie moyenne et inférieure du système nerveux, ces vestiges sont toujours reliés à l'organe olfactif et on peut les observer très-facilement sur toutes les ascidies complètement développées. »

Voilà qui va fort bien pour une ascidie formée par bourgeonnement si l'on admet toutefois les observations de M. Ganin sur la gemmation des Ascidies composées. Mais sur une larve sortie d'un œuf la vésicule antérieure du système nerveux renferme non pas une masse cellulaire non différenciée, mais des organes de vision et d'audition, et cela de l'aveu de M. Ganin lui-même. Vienne maintenant la métamorphose rétrograde l'œil et l'oreille du têtard vont

mêler leurs débris pour former l'organe olfactif, le nez de l'ascidie.

C'est, on en conviendra, le comble de l'étrangeté et voilà de quoi étonner l'imagination la plus aventureuse!

Nous avons déjà dit qu'au-delà de la vésicule nerveuse nous n'apercevons ni renflement ganglionnaire ni canal nerveux cérébro-spinal. Cependant comme on doit toujours accepter avec défiance un fait purement négatif, je dirai comme Kupffer mais à propos d'une question différente : « En ce point comme en beaucoup d'autres, je désire que mes propres observations soient répétées par d'autres naturalistes étudiant d'autres espèces. »

## IX

### Organe des sens.

Au moment où se fait l'occlusion de ce qui restait encore du sillon dorsal, commence la formation des organes des sens décrite d'une façon minutieuse par Kowalevsky dont nous traduisons les paroles :

« Si l'on observe l'embryon du côté dorsal on remarque que la paroi droite de la vésicule des sens s'infléchit dans son milieu en même temps que les cellules de la partie postérieure de cette paroi sont un peu rejetées en arrière. Un peu plus tard on voit à la partie antérieure et toujours du côté droit, mais dans la paroi supérieure, apparaître un pigment noir et granuleux à l'intérieur d'une cellule un peu agrandie et à contours très-nets. Si l'on regarde l'embryon par le côté on trouve en effet que le pigment s'amasse dans une cellule de la paroi supérieure et surtout à l'extrémité de cette cellule qui est dirigée vers la cavité de la vésicule des sens. Plus tard la paroi supérieure s'amincit peu à peu et les cellules qui la composent sont rejetées de la partie dorsale vers le côté droit : en effet si l'on examine l'embryon par le dos après un quart d'heure environ, on reconnaît que la moitié postérieure droite de la vésicule des sens forme une sorte de bosse dont les cellules maintenant bien visibles sont toujours cylindriques mais plus étroites que précédemment. Pendant ce temps la cellule pigmentaire antérieure s'est déplacée peu à peu : elle se trouve, au moment dont nous parlons, sur la paroi droite de la vésicule. »



Kupffer n'a pas suivi d'aussi près la naissance du corps pigmentaire antérieur. Quant à l'organe postérieur, il le décrit de la même façon que Kowalevsky en faisant observer toutefois qu'il n'a pas vu la couche de bâtonnets dessinée par ce dernier sous la partie qui contient le pigment. Mais avec sa réserve habituelle il ajoute : Il est possible cependant qu'il existe quelque chose d'analogue caché par le pigment.

Cela est possible en effet pour l'*A. intestinalis* où le pigment est très-abondant et très-constant. Mais chez l'*A. villosa* qui est bien plus voisine de l'*As. mamillata*, j'ai trouvé fréquemment des têtards atteints d'albinisme, ce qui me permettait d'étudier nettement les organes dont nous parlons. Or, jamais je n'ai vu de couronne de bâtonnets ni de cellules longues et cylindriques comme celles décrites par Kowalevsky.

La vésicule pigmentaire antérieure que l'on considère avec raison comme un appareil auditif ne tarde pas à glisser de la paroi droite de la vésicule vers la partie inférieure; elle présente alors la forme d'un cône renversé et transparent terminé par une demi-sphère complètement obscurcie par le pigment. Le sommet du cône repose sur une sorte de bourrelet déjà indiqué par Kupffer. Ce dernier a cherché vainement à découvrir des soies qui retiendraient ce corps flottant dans la vésicule. Bien qu'il n'en ait pas trouvé et que personne n'en ait vu que je sache, il pense que c'est là le véritable mode de fixation de cet organe parce que sur une espèce d'*Appendicularia* très-commune à Kiel il a pu découvrir une pareille disposition en faisant usage de la lumière oblique. Des poils courts et raides disposés radialement sur les parois de la vésicule auditive et isolés les uns des autres supportent les otolithes par leur extrémité libre. On compte huit de ces soies dont deux toujours opposées diamétralement.

Quant au deuxième organe pigmentaire, il présente bientôt une disposition qui avait échappé aux divers observateurs et que Kupffer a fait connaître le premier d'une façon satisfaisante. Ce deuxième organe (l'œil de la larve) n'est bien visible que du côté droit. C'est une masse cellulaire supportant un corps de forme ellipsoïdale couvert de pigment dans sa partie inférieure ou plutôt enfoncé par cette partie dans la couche de cellules pigmentées qui lui sert de base. Ce corps paraît avoir une structure stratifiée. On distingue deux couches concentriques entourant un noyau : toutes ces parties sont for-

tement réfringentes. Kowalevsky ne décrit qu'une couche autour du noyau : c'est certainement une observation incomplète et ce n'est pas sur le nombre des stratifications mais sur la cause de ces apparences qu'il s'élève quelque doute dans mon esprit. J'ai vu très-nettement en effet chez plusieurs espèces d'Ascidies composées (*Amaroucium*, etc.) non pas un, mais trois corps réfringents de différentes grosseurs. Or comme on ne peut observer que d'un seul côté l'œil des ascidies simples, je me demande s'il n'y aurait pas là aussi trois vésicules superposées présentant l'aspect de trois corps concentriques. C'est un point sur lequel j'appelle l'attention des observateurs.

Sur un têtard bien vivant, les organes des sens sont animés de mouvements parfois très-vifs : l'œil notamment peut se rapprocher de la paroi supérieure de la vésicule ou s'abaisser à l'intérieur et il est à remarquer que le mouvement d'élévation correspond toujours au moment où le têtard est effrayé par quelque bruit et va se déplacer. Il est facile de constater également que les têtards se dirigent toujours du côté du bocal exposé à la lumière. J'ai fait cette observation sur des larves de Pérophores ; il serait intéressant de voir s'il en est ainsi pour les espèces qui se fixent sous les pierres et les rochers. Si cette tendance existe au moins dans les premiers temps de la vie de la larve, c'est là une cause de dissémination pour ces espèces et l'on s'expliquerait ainsi les migrations que Kupffer a remarquées chez l'*A. canina* ; mais il faut évidemment qu'au moment de la fixation les larves dont nous parlons recherchent les endroits ombragés où elles doivent opérer leur métamorphose.

## X

### La queue de la larve et la corde dorsale.

La description et l'étude de la formation de ces organes ont été faites avec le plus grand soin par Kowalevsky et surtout par Kupffer. Nous ne pouvons que répéter ici ce qu'a dit ce dernier naturaliste en faisant toutefois quelques réserves sur l'interprétation qu'il donne des faits observés (1).

(1) Voy. KUPFFER, l. c. p. 154-157.

« La queue renferme un axe hyalin et revêtu d'une mince gaine de cellules, la structure de cette partie est tout à fait comparable à celle de la queue de l'*Appendicularia* : d'un côté comme de l'autre nous avons en effet un cordon solide de consistance cartilagineuse et non une cavité axile. Sur ce point je suis donc d'accord avec Kowalevsky contre Krohn et Metschnikoff qui décrivent un axe creux (ce qui naturellement doit signifier : rempli d'un fluide quelconque). L'une et l'autre opinion s'appuient sur le développement de l'axe hyalin et sa naissance du tissu qui constitue primitivement la partie centrale de la queue. Sur la morphologie de ce développement nous sommes tous les trois à peu près de même avis. Mais cette seule considération ne permet pas de décider d'une façon irréfragable si la substance qui se trouve entre les cellules primitives est fluide ou présente une plus grande consistance.

« C'est pourtant cette dernière affirmation qui est la vraie, comme on peut s'en assurer en se plaçant à un autre point de vue. Après que la larve s'est fixée, la queue se ratatine, les muscles se désagrègent et subissent la dégénérescence grasseuse, l'axe s'enroule et se dispose en pelotte à l'extrémité postérieure du corps de la larve. Que si l'on voulait attribuer à la gaine mince dont nous avons parlé, le degré d'élasticité nécessaire pour une semblable contraction, il est facile de voir que cette gaine se déchire et disparaît avant que l'axe ne soit détruit. On l'aperçoit devenu obscur et rendu granuleux par les corpuscules de graisse, au milieu de la pelotte formée par les restes de la queue (f. fig. 18). C'est pourquoi j'affirme que cet axe est formé d'une substance hyaline et cartilagineuse.

« De même aussi en ce qui concerne l'*Appendicularia*, je me range complètement à l'opinion émise pour la première fois par Joh. Müller, à savoir que l'axe de la queue n'est pas un canal rempli par un liquide, mais une substance semi-solide et n'ayant aucune fluidité. Il m'est arrivé en effet en déchirant par le frottement du petit verre l'*Appendicularia* de notre baie de séparer et même d'isoler complètement des portions de l'axe central.

« Par conséquent l'axe transparent est une masse comparable par son aspect et sa consistance à une substance cartilagineuse.

« J'ai déjà signalé qu'à part la différence indiquée ci-dessus, Krohn, Kowalevsky et Metschnikoff décrivent d'une façon assez concordante comment la corde hyaline se forme aux dépens des cellules qui préexistent dans la queue. Je puis moi-même confirmer leurs obser-



ventions. Que la corde soit constituée à l'origine par deux rangs de cellules comme chez l'*A. canina* et l'*A. intestinalis* (Metschnikoff) ou par un seul rang comme chez l'*A. mamillata* (Krohn et Kowalevsky), toujours est-il qu'à la dernière période de la vie de la larve, quand les deux taches pigmentaires sont apparues, la substance qui doit plus tard former l'axe apparaît au centre de la queue sous forme de petites particules arrondies séparées les unes des autres, et placées entre les cellules ; juste suivant la ligne du contact de 4 cellules chez l'*A. canina*. Ces particules séparées sont brillantes, fortement réfringentes et s'accroissent peu à peu, elles deviennent elliptiques et séparent bientôt dans le sens de la longueur les cellules entre lesquelles elles sont nées. Enfin ces nouvelles masses se rencontrent et se touchent d'abord par un seul point formant ainsi un axe moniliforme, puis finissent par se souder complètement les unes aux autres. Pendant ce temps la queue s'est naturellement développée. Les cellules repoussées du centre n'ont pas cessé d'adhérer entre elles par leur surface libre, elles forment ainsi une gaine parfaite de cellules plates disposées dans le sens longitudinal et qui, vues de côté, ressemblent à de longs fuseaux.

« Dans la description qui précède, j'ai dit que la substance hyaline repoussait les cellules comme si cette substance prenait naissance en dehors des cellules. Je dois pourtant avouer que j'incline plutôt à croire que nous assistons ici à une transformation de la substance même des cellules, transformation qui se produirait d'abord en certains points et se propagerait ensuite successivement. Le seul noyau des cellules serait ainsi repoussé avec le reste du protoplasma pour former à l'extérieur les cellules de la gaine. Outre les raisons générales qui plaident en faveur d'une telle transformation du protoplasma, je puis encore m'appuyer sur ce fait qu'il m'est arrivé une fois de trouver sur une chorde déjà en partie modifiée de petites particules de substance brillante isolées des plus grosses masses et contenues à l'intérieur des cellules. Kowalevsky compare ce processus avec les métamorphoses que subit la corde de l'*Amphioxus*, et sans doute il est dans le vrai autant qu'on en peut juger par ce qu'il a lui-même fait connaître de l'histoire des transformations de cet animal (1) Les petits disques dont est composée la chorde dorsale de l'*Amphioxus* adulté proviennent de particules fortement réfringentes

(1) Voy. KOWALEVSKY. *Mémoires de l'Acad. de S<sup>t</sup> Pétersbourg*, VII série, tom. XI. 1868.

qui en grandissant se soudent les unes aux autres. Il serait à désirer que l'on connût mieux encore la façon dont s'organise la corde de l'Amphioxus pour pouvoir poursuivre la comparaison jusque dans les derniers détails. D'après Kowalevsky, elle est formée d'abord d'une rangée de grosses cellules, puis de petites cellules, enfin d'une substance homogène centrale et d'une membrane avec noyaux qui lui sert de gaine : c'est à l'intérieur de cette substance homogène qu'apparaîtraient les corpuscules réfringents qui doivent plus tard produire les disques. Si l'on venait à prouver maintenant que cette substance centrale provient directement de la confluence des cellules le rapprochement deviendrait encore plus parfait.

« Quoi qu'il en soit, ce que nous savons de la formation de la corde de notre larve suffit amplement pour nous permettre de comparer son histogénie à celle de la corde dorsale des vertébrés. Un double rang de cellules embryo-plastiques se montre dans l'axe de l'embryon constitué d'abord uniquement par la masse granuleuse du vitellus ; puis le protoplasma des cellules s'éclaircit et les granulations disparaissent, il devient transparent et les cellules prennent la forme rectangulaire. Enfin une transformation nouvelle s'opère vers le milieu et donne naissance à une substance axile transparente semi-solide, et à une gaine de cellules. Qui ne voit dans tout cela une suite de processus que l'on pourrait attribuer à l'embryon d'un vertébré quelconque sans exciter la moindre surprise chez ceux qui s'occupent d'embryologie ! »

Dans son traité d'anatomie comparée (1), Gegenbaur, rendant compte du travail de Kowalevsky sur la formation de la queue du têtard, dit que « la corde est formée par une série simple de cellules entourée d'une gaine de tissu conjonctif. » Comme le fait parfaitement remarquer Kowalevsky, ce mot de tissu conjonctif soulève une question qui n'est rien moins que résolue. Il y avait quelque mérite de sa part à faire cette rectification, car la comparaison de la corde de l'Ascidie et de celle du jeune poisson serait bien plus complète si l'on prouvait que la structure histologique de la gaine est identique des deux côtés.

(1) Voy. GEGENBAUR : *Grundzüge der Vergleichenden anatomie*. — 2<sup>m</sup>e Edit. 1870, pag. 175.

## XI

## Système musculaire. — Globules du sang.

Nous avons vu les cellules musculaires prendre naissance dans la queue, autour des cellules formatrices de la corde (1). Ces cellules sont, dans le principe, de forme hexagonale ou du moins paraissent telles sur une coupe optique, elles s'allongent bientôt et occupent, d'après Kowalevsky, toute la longueur de la queue, recouvrant ainsi latéralement la corde, le système nerveux et le prolongement du feuillet gastro-glandulaire. Après l'éclosion de la larve, on voit très-nettement sur ces cellules des stries transversales et même, d'après Kowalevsky, des stries longitudinales. Kupffer prétend que les muscles commencent seulement à une distance de la naissance de la queue, égale à la longueur du corps et que, de plus, l'apparence striée ne se produit qu'au moment où la queue se rétracte, et seulement sur des fuseaux musculaires en voie de dégénérescence graisseuse. Encore même, ne l'a-t-il observé qu'une seule fois, tandis qu'il a parfaitement vu la striation transversale indiquée par Gegenbaur sur les muscles de l'*Appendicularia*. Je puis affirmer que cette striation existe également chez les Ascidies, et qu'elle est surtout très-nette chez certaines espèces d'ascidies composées, mais précisément chez celles où la queue persiste le moins longtemps et commence à se rétracter, presque à la sortie de l'œuf. D'après Kowalevsky, les muscles n'occupent que les parties latérales de la corde, chez l'*A. mamillata*. Il n'en est pas ainsi chez l'*A. intestinalis* ou, comme le représente Kupffer, ces organes forment une couche cylindrique autour de la queue. Chez les Ascidies composées, c'est aussi cette dernière disposition que l'on observe. La queue du Pérophore présente deux plans de symétrie : l'un horizontal, l'autre vertical, de sorte qu'une section faite perpendiculairement à cet organe présente la forme d'un losange.

Pour Kowalevsky, les cellules musculaires primitives forment un feuillet spécial (le feuillet médian), qui s'étend jusque sur les côtés de la partie antérieure du tube digestif. La partie postérieure de ce feuillet forme les muscles, ainsi que nous venons de le voir ; mais

(1) De chaque côté, d'après KOWALEVSKY, chez l'*A. mamillata*.



que deviennent les cellules antérieures? C'est là une question que Kowalevsky nous semble résoudre par le raisonnement plus que par l'observation. Ces cellules ne peuvent, dit-il, se transformer en muscles, puisqu'il n'y a pas de muscles dans le tronc chez les larves d'ascidies. Or, au point où elles se trouvent, on voit apparaître plus tard des globules de sang : donc ces cellules deviennent les globules du sang (1), et voici comment s'opère la transformation : les cellules en question sont d'abord serrées les unes contre les autres et présentent l'aspect des cellules épithéliales pavimenteuses, puis leur aspect change peu à peu, elles s'arrondissent et se changent en vésicules transparentes. Elles remplissent d'abord l'extrémité du tronc, mais elles ne tardent pas à s'insinuer sur les côtés du tube digestif et jusqu'à l'extrémité antérieure de la larve. Kowalevsky fait cependant une observation qui devrait le mettre en garde contre ce que son affirmation présente d'aventureux, c'est que chez le *Doliolum* on trouve aussi des cordes latérales de cellules et que ces cordes latérales forment, chez l'animal adulte, les muscles annulaires du manteau.

Du reste, il semble que ce soit un parti pris chez le naturaliste dont nous parlons, de faire transformer en globules de sang tous les éléments qui l'embarassent. Or, rien ne devait le gêner davantage que l'existence du soi-disant prolongement caudal du système digestif. Ce prolongement est très-utile, à un moment donné, pour prouver que les rapports des principaux systèmes organiques (système nerveux, corde dorsale, tube digestif), sont exactement les mêmes chez la larve ascidienne et chez les vertébrés, ce que Kupffer n'avait pu démontrer qu'en supposant un prolongement idéal du système nerveux et du tube digestif. Mais une fois ce résultat obtenu, que faire de ces cellules du feuillet gastroglandulaire? Elles se conduisent comme les cellules du feuillet median et deviennent des globules sanguins. Mais pourquoi ce luxe d'organes embryonnaires sans rôle important? C'est là, dit Kowalevsky, une disposition qui a *peut-être* une haute signification si l'on cherche à établir les rapports de parenté qui unissent les différents membres de la classe des Tunicata. Ce *peut-être* est prudent.

Nous devons ajouter que des observations dues au Prof. de Lacaze-Duthiers, attribuent aux globules du sang un mode de formation bien précis et très-différent de ceux indiqués par Kowalevsky :

(1) KUPFFER indique aussi à la partie antérieure du tube digestif des cellules qui, dit-il, se transforment *pour la plupart* en globules sanguins.

« Les corpuscules qui flottent dans le liquide sanguin des Ascidiés, ont des formes et des aspects divers. Ils paraissent identiques par tous leurs caractères avec des éléments histologiques semblables, développés dans les tissus et sur les parois des vaisseaux. Il est donc naturel d'admettre qu'ils se soient détachés des parois des conduits sanguins (1). »

Tous les auteurs s'accordent à dire que le développement du cœur ne commence que sur la jeune Ascidie et longtemps après la fixation de la larve. Kowalevsky (2<sup>e</sup> mémoire) seul a vu chez l'*A. mamillata* le rudiment du cœur sur le têtard non fixé. « C'est, dit-il, une vésicule allongée, complètement close, située sur le côté droit de l'endostyle, et dont le développement ultérieur s'effectue quand la larve est fixée. » Nous rappellerons ici qu'il en est tout autrement chez les Ascidiés composées et que la circulation existe d'une façon bien visible sur le têtard du pérophore encore dans l'œuf et au stade où la queue présente une série de disques réfringents biconvexes.

## XII

Branchie. — Tube digestif. — Cloaques.

D'après Kowalevsky, le feuillet gastroglandulaire forme, comme nous l'avons vu, à la partie antérieure de la larve un sac qui se prolonge en arrière par une double série de cellules situées sous la corde dorsale. Plus tard, l'extrémité antérieure se porte vers le haut, et il se produit une invagination de la peau qui donne naissance à la bouche. De la partie antérieure du tube digestif primitif naît le sac branchial; le prolongement supérieur ou postérieur forme l'œsophage, l'estomac et l'intestin. Enfin l'endostyle ou sillon ventral se forme par un repli de la partie antérieure ou inférieure du sac branchial, et constitue d'abord, selon Kupffer, un canal creux, séparé par une lamelle du sac branchial avec lequel il communique encore par sa partie supérieure.

Quant à la partie caudale du feuillet gastroglandulaire, elle se réunit au sac branchial au point où se termine l'endostyle, et Kowalevsky, le seul naturaliste qui parle de ce prolongement, fait remar-

(1) Voy. De LACAZE DUTHIERS. (Troisième notice sur ses travaux scientifiques, etc. p. 42) 1871.

quer que ce point est précisément celui où, chez les Salpes et les Pyrosomes, le tube digestif vient faire hernie quand il se produit un nouvel individu par voie de bourgeonnement.

Vers le même temps que l'invagination buccale, on voit se produire, mais à la partie postérieure du tronc, et plus ou moins latéralement, suivant les espèces, deux autres invaginations discoïdes de la peau. Celle de droite donne plus tard naissance à l'ouverture cloacale, c'est pour le moment l'anus de la larve. Quant à celle de gauche, on n'est pas encore fixé sur le rôle qu'elle doit jouer, et même elle n'est pas admise par tous les observateurs. Metschnikoff est le premier qui ait signalé ces formations, qu'il appelle vésicules cloacales. Kupffer n'a vu que l'invagination formatrice de l'anus, qu'il appelle disque, et il combat mal à propos l'opinion de Metschnikoff, qui admet trois ouvertures sur la peau du têtard. Il est vrai que Metschnikoff a commis, en ce point, plus d'une erreur : il admet, on le sait, que l'ouverture buccale n'est que l'ouverture primitive d'invagination élargie de nouveau et il ne s'explique nullement sur la part que les vésicules cloacales prennent à la formation ultérieure du cloaque de l'Ascidie.

Kowalevsky, dans son dernier travail, a parfaitement indiqué l'existence des deux ouvertures postérieures, mais je ne puis accepter l'opinion de ce naturaliste quand il attribue à l'ouverture gauche la production des fentes branchiales. Dans son premier mémoire, Kowalevsky affirmait, contrairement à l'avis de Krohn, que dans les points où se forment les fentes branchiales, le tissu de la branchie se confond avec celui de la membrane superficielle (Oberhaut, Kupff. 2<sup>o</sup> enveloppe de Krohn), de sorte que l'ouverture de ces fentes aurait lieu sous la couche de cellulose. C'est là, comme le fait remarquer Kupffer, une erreur grossière, car la chambre thoracique se trouverait ainsi au dehors de ce qui constitue proprement le corps de l'animal. Dans sa nouvelle publication, Kowalevsky corrige en partie sa première opinion, mais il a le tort de négliger la présence sur l'embryon de la troisième tunique d'Edwards, déjà présentée au moment de la formation des fentes branchiales, et constituée par le tissu conjonctif né entre la branchée et le manteau. Cette troisième tunique (tunique interne, Cuvier; membrane doublure, Hancock; inner tunic, Huxley), recouvre le canal digestif et le sépare des vaisseaux sanguins.

Chez l'*A. mamillata* l'invagination anale ne se soude pas immédia-



tement avec l'extrémité de l'intestin, comme Kupffer l'indique pour l'*A. canina* : l'intestin se termine en cul-de-sac longtemps encore après la formation des fentes branchiales. C'est ce que j'ai remarqué aussi chez plusieurs autres espèces, et notamment chez les ascidies composées, où l'on voit l'invagination postérieure gauche se produire longtemps avant le disque anal. L'invagination anale a plutôt la forme d'une vésicule, comme le dit Metschnikoff, que celle d'un cône renversé indiquée par Kupffer.

Voici, d'après Kowalevsky, la manière dont se produisent les fentes branchiales primitives :

« Reportons-nous au stade représenté par la fig. 34 (1). On remarque à ce stade que la partie supérieure du tube digestif (portion branchiale) s'élève des deux côtés de la larve et forme comme deux plis, qui deviennent bientôt si considérables qu'ils cachent latéralement une partie de la vésicule cérébrale, et que leur extrémité postérieure appuie fortement contre le cul du sac formé par l'invagination. Après l'éclosion l'extrémité postérieure de ces plis se soude (fig. 38) (2) avec la partie invaginée de la peau, et, un moment plus tard, il naît du repli un second prolongement en cul-de-sac qui se soude aussi avec le fond de l'invagination. Les longues fentes *K's* (fig. 38) représentent donc à cet instant les deux fentes branchiales qui n'atteindront leur complet développement qu'après la métamorphose. Ce sont les deux premières fentes branchiales observées par tous les naturalistes sur les jeunes Ascidies. L'espace entre les deux fentes (fig. 38 *bb*) représente le canal par lequel les corpuscules sanguins vont cheminer quand la circulation sera établie. »

Malgré les figures qui l'accompagnent, cette description ne me satisfait que médiocrement et il est impossible d'en tirer une idée nette de la branchie naissante. L'opinion que je me suis faite de la formation de la branchie et du tube digestif, et du rôle des invaginations postérieures de la larve est tellement différente de ce qu'on vient de lire, que j'ose à peine la produire ici après les affirmations si catégoriques d'un observateur aussi expérimenté; je suis porté à croire, d'après une étude consciencieuse du têtard des ascidies composées, que le tube digestif et la branchie sont deux formations indépendantes (3). Sur le têtard du Pérophore, au moment où la

(1) Voy. *Archives de Zool. Ex. et Gen.* Pl. IX, fig. 25.

(2) Voy. *id.* *id.* *id.* fig. 26.

(3) Dans un travail récent sur le développement du *Pelobates brunneus* M. VAN

queue présente une série de disques réfringents, biconvexes, on voit du côté gauche et à la partie postérieure du tronc, une invagination de la membrane interne que je considère comme le premier rudiment de l'intestin; cet intestin primitif produit par bourgeonnement une série de renflements qui se terminent par un cul-de-sac aboutissant derrière la vésicule cérébrale, un peu du côté droit et non loin du point de départ. Puis la branchie formée par la cavité d'invagination primitive se soude à l'extrémité gauche du tube digestif ainsi formé, l'extrémité droite s'unit à la vésicule anale; en même temps la bouche se forme et les fentes branchiales achèvent de se constituer. Ces fentes apparaissent d'abord sous forme de petits points ovalaires, plus fortement réfringents que les cellules voisines. Ces points grandissent, leur centre se perce d'une ouverture dont les bords sont formés de cellules à cils vibratiles. Les cils sont d'abord peu nombreux et ce n'est que plus tard, sur l'Ascidie adulte qu'ils présentent l'apparence d'une frange très-dense. Enfin, quand la larve du Pérophore sort de l'œuf, on peut dire que la petite ascidie est déjà constituée et que le têtard n'est qu'un véhicule destiné à la transporter au point où elle doit fonder une colonie.

Chez les Ascidies simples, le têtard est beaucoup moins avancé dans son évolution au moment où il sort de l'œuf. La bouche est bien ouverte, comme le dit Kupffer, mais l'anus ne communique pas toujours avec le tube digestif, et, de plus, l'eau ne traverse pas ce tube, alors même qu'il communique au dehors. Mais la branchie non encore pourvue de fentes et l'extrémité gauche de l'intestin viennent s'ouvrir dans le cul-de-sac formé par l'invagination de la vésicule cloacale gauche et l'on a une sorte de cloaque prégastrique qui sert à l'expulsion du liquide, en attendant la formation du cloaque anal et des fentes branchiales. Ces deux cloaques peuvent même fonctionner simultanément jusqu'au moment où les fentes branchiales sont constituées. Ce que Kowalevsky a pris pour les fentes branchiales primitives, c'est d'un côté (côté antérieur) la lumière de la cavité branchiale aboutissant au cloaque prégastrique ou

BAMBEKE (1) annonce qu'il a vu naître le tube digestif définitif indépendamment de la cavité de Rusconi et que l'anus définitif apparaît en un point différent de l'anus de Rusconi; Kowalevsky a également reconnu depuis que chez l'*Amphioxus* l'anus de Rusconi ne devient pas l'anus définitif comme il l'avait dit antérieurement (2).

(1) Voyez Dr VAN BAMBEKE. Recherches sur le développement du Pelobate brun (Acad. de Belgique, mém. couronné. Vol. XXXIV, 1868, avec 5 pl.)

(2) KOWALEVSKY : Zapiski de la société des naturalistes de Kiew (B<sup>d</sup> 1. Heft III. p. 305 Taf. XIV).

cloaque gauche, et de l'autre côté (côté postérieur), la lumière de la cavité œsophagienne venant s'ouvrir dans le même cloaque.

Cette disposition curieuse de deux cloaques symétriques aux deux extrémités du tube digestif permet de rendre compte des monstruosités que l'on rencontre parfois chez les Ascidies et qui ne sont que des arrêts de développement ou des soudures anormales du tube digestif avec certains points du sac branchial, différents de ceux où ces soudures se font ordinairement.

Un des cas les plus singuliers de cette dernière catégorie est celui rapporté par Savigny dans son beau mémoire sur les animaux sans vertèbres. Il s'agit d'une *Cynthia momus*. Comme Savigny plaçait le sillon ventral en arrière, nous modifions légèrement sa description :

« Le tube alimentaire au lieu d'être à gauche de la branchie se trouvait à droite; mais, par une interversion presque inexplicable, le pharynx avait quitté la base postérieure du sac branchial et s'était placé à son sommet antérieur : l'intestin descendait jusqu'au fond de la tunique, se repliait en arrière et remontait parallèlement à lui-même pour se terminer vis-à-vis du pharynx, de sorte que l'anus et le pharynx s'ouvraient également sous l'orifice branchial. Quant à l'orifice anal il entrait dans les branchies et leur procurait une seconde issue au dehors (1). »

Il est évident que chez cette Ascidie il s'était produit quelque déplacement des organes au moment où les deux cloaques fonctionnaient encore et par suite les soudures des deux extrémités de l'intestin s'étaient faites en des points anormaux. Je ne sais comment ceux qui expliquent la formation du tube digestif par un prolongement du sac branchial peuvent rendre compte de cette anomalie qui doit leur sembler, comme à Savigny, presque inexplicable.

Quant aux fentes branchiales de l'Ascidie simple, elles ne se forment pas tout à fait comme nous l'avons décrit pour les ascidies composées. Le mécanisme de cette formation a été étudié avec soin par le Prof. de Lacaze-Duthiers, qui le résume de la manière suivante : « Des tubercules croissent, se réunissent par leurs extrémités, se soudent et forment les boutonnières ou fentes caractéristiques de l'organe de la respiration de ces animaux (2). »

(1) Voy. SAVIGNY. *Mémoire sur les animaux sans vertèbres*. II<sup>e</sup> partie in-8<sup>o</sup>, Paris, 1816. Pag. 104.

(2) Voy. LACAZE-DUTHIERS. (Troisième notice sur ses travaux scientifiques, p. 43, 1871.)



## XIII

## Résultats généraux.

De tout ce que nous venons de voir, et comme conclusion de cette étude, il ressort surtout ce fait important que l'embryon des Ascidies diffère beaucoup de celui des autres mollusques et présente des rapports incontestables d'une part avec celui des vertébrés, d'autre part, avec celui des vers et des arthropodes. Mais ces rapports ne font que confirmer ce que l'on savait déjà de la parenté originelle des différents groupes du règne animal et, guidé par la seule anatomie, Lamarck avait déjà séparé les Tuniciers des Mollusques proprement dits pour les placer entre les Polypes et les Acéphales. Savigny va peut-être plus loin encore, car, tout en reconnaissant la parenté des Ascidies et des Acéphales, il rapproche les premières des Holothuries. « On peut, dit-il, jusqu'à un certain point, rapprocher les Alcyons à six tentacules des Holothuries comme on peut rapprocher les Alcyons à huit tentacules des Actinies et des Zoanthes. Je dois faire remarquer à ce sujet que M. de Lamarck, avec cette sagacité profonde qui lui est propre, et qui lui fait souvent prévoir et devancer les résultats de l'observation, a placé depuis peu les Alcyons en tête des Polypes et dans le voisinage des Radiaires. (Ic p. 22) (1). »

Vouloir, comme le font Kupffer et sur tout Kowalevsky, trouver un parallélisme complet entre le processus embryonnaire de l'œuf et du têtard de l'Ascidie, et les phases correspondantes de l'évolution des vertébrés, c'est tomber dans une exagération manifeste et jamais un transformiste sérieux ne pourra accepter cette idée de la parenté immédiate de l'*Ascidia* et de l'*Amphioxus*.

Qu'il y ait une homologie réelle entre la chorde dorsale de l'ascidie et celle de l'embryon des vertébrés inférieurs, cela ne peut être mis en doute et il suffit de voir pour être convaincu. Mais on oublie trop que toute homologie ne signifie pas origine commune immédiate et parenté prochaine. Il y a sans doute des homologies ataviques d'une haute signification et je considère comme telle, par exemple, la forma-

(1) SAVIGNY fait allusion dans ce passage à la classification que Lamarck venait de donner (1815) dans l'admirable introduction de l'*Histoire des animaux sans vertèbres*. L'illustre fondateur de la classe des Tuniciers insiste surtout sur ce point que l'étude des Ascidies l'a conduit à créer deux séries distinctes dans le règne animal. C'est le premier essai d'une classification généalogique ou phylogénique du règne animal.

tion d'une cavité de Rusconi chez les Ascidiés et les Vertébrés inférieurs. Mais il y a aussi des homologies d'adaptation et purement analogiques, comme les palmures interdigitales des oiseaux, des batraciens et des mammifères aquatiques. Ce ne sont pas des organes purement analogues, puisque l'on peut opérer la superposition, ce qui n'a pas lieu pour les analogies simples (l'aile de la chauve-souris, par exemple, n'est pas superposable à celle de l'oiseau); ce sont des formations homologues provenant de l'adaptation des mêmes organes fondamentaux à des usages identiques. Telle est, selon moi, la nature de l'homologie qui existe entre la queue du têtard des Ascidiés et celle de l'Amphioxus ou des jeunes batraciens. La larve d'Ascidié n'ayant pas de cils vibratiles et devant se mouvoir, il fallait, pour donner insertion aux muscles ou aux organes contractiles, quelque nom qu'on leur attribue, un axe central et flexible, une véritable corde dorsale analogue à celle des vertébrés. L'exception de la *Molgule* vient confirmer cette manière de voir. Cette Ascidié, comme on le sait, n'est pas fixée aux rochers et s'enfonce dans le sable qu'elle agglutine autour de sa tunique; elle n'avait donc nul besoin d'un embryon doué d'une grande mobilité et pourvu d'organes des sens qui lui permissent de choisir son lieu d'adhérence : ou plutôt, pour ne pas employer une forme de raisonnement entachée de finalisme, la *Molgule* est une Ascidié très-différenciée dans le sens mollusque et cette différenciation avancée a fait disparaître chez son embryon les homologies d'adaptation avec les types supérieurs. L'embryon de la *Molgule* se comporte comme celui des autres Ascidiés simples, jusqu'au moment de la formation de la vésicule nerveuse; mais, la cavité allongée qui donne naissance à cette vésicule ne s'arrondit pas et ne renferme jamais d'organe des sens, comme chez les types moins différenciés du groupe des Ascidiés.

Si l'on veut saisir les homologies qui existent entre les batraciens et les poissons, ce n'est pas évidemment les représentants les plus élevés de ces deux classes qu'il faut étudier d'une façon comparative, on doit recourir, au contraire, aux types les moins différenciés (*lepidosiren* et *axolotl* par ex.). De même, pour comparer l'embryon des Ascidiés à celui des Vertébrés, il faut prendre de part et d'autre des êtres aussi peu élevés que possible dans la classe à laquelle ils appartiennent.

Or, la *Molgule* avec son foie bien distinct, son corps de Bojanus, ses glandes génitales symétriques, sa branchie si parfaite et si com-

pliquée est peut-être l'Ascidie la plus élevée que nous connaissons. Il faut donc la laisser de côté ainsi que les Cynthies et les Botrylles, dont l'organisation est également très-avancée. Les Ascidies du groupe de l'*A. mamillata*, *sanguinolenta*, etc., sont au contraire des types embryonnaires excellents pour les études dont nous parlons, à cause du peu de différenciation des divers systèmes d'organes qui n'existent, pour ainsi dire, qu'à l'état diffus (cellules hépatiques, cellules de Bojanus, etc).

C'est en étudiant ces animaux et les Ascidies composées des genres les plus inférieurs, qu'on arrive à saisir les véritables rapports embryologiques des Tuniciers avec les autres classes du règne animal.

On sait que Metschnikoff a comparé le sillon dorsal des Ascidies à celui de l'embryon des Arthropodes et des Hirudinées. Kowalevsky trouve aussi quelque analogie entre l'embryon des vers et le têtard des Ascidies. Voici du reste ses propres expressions à ce sujet : « Dans mon mémoire intitulé *Contributions au développement des Vers et des Arthropodes* (1), en décrivant le développement de l'Euaxe et du ver de terre, j'ai montré que le système nerveux des vers est formé tout entier aux dépens du feuillet supérieur de l'embryon et constitué d'abord par des bourrelets médullaires spéciaux; que de plus le névrilemme dérive du feuillet moyen et que les grosses fibres canaliculées (riesigen Rohrenfasern) de Claparède (2), situées au dehors du névrilemme, proviennent aussi du feuillet moyen. D'après leur origine, leur position (entre le cordon nerveux et le tube digestif) et même d'après leur aspect et leur structure, c'est peut-être avec une corde dorsale qu'on peut le mieux les comparer, ainsi que je l'ai déjà dit à cette époque. Il serait, en tous cas, de la plus grande importance de suivre leur développement, ce que je n'ai pu faire. Néanmoins ce que nous savons de ces fibres particulières, la description qu'en donne Claparède et leur naissance du feuillet moyen, sont très-favorables à cette comparaison avec une chorde. Claparède distingue une substance centrale ou un liquide et une gaine; bien qu'il se demande si ces fibres ne doivent pas être considérées comme des fibres nerveuses, leur production par le feuillet moyen est un argument d'une telle importance contre leur nature nerveuse, que je ne puis en aucune façon leur donner cette qualification. »

(1) Voy. KOWALEVSEY : BEITRAGE, etc. *Mémoire de l'Acad. de St.-Petersbourg*, 1870.

(2) E. CLAPARÈDE. Recherches histologiques sur le ver de terre (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* B. XIX p. 588-591.)



Je n'ai pas vu les fibres dont il s'agit, mais il me paraît bien imprudent de faire de pareils rapprochements sur des données aussi vagues et aussi peu nombreuses. Il y a aussi quelque danger à dénaturer la signification de mots qui désignent des choses bien déterminées et bien connues, et à leur donner une extension qui les rend moins précis et souvent incompréhensibles. Personne, à coup sûr, ne reconnaîtrait une corde dorsale dans l'organe dont nous venons de rapporter la structure d'après Claparède et Kowalevsky, et c'est ici le cas de rappeler le mot de Gœthe : « La métamorphose mène à l'indéterminé. » Les confusions sont le fléau des discussions, et il vaut mieux commettre une erreur manifeste que d'enlever au langage scientifique la précision qui fait toute sa valeur. Il y a longtemps que Bacon a écrit : « *Magis emergit veritas ex errore quam ex confusione.* »

Sans donc vouloir nier les rapports plus ou moins grands et les affinités plus ou moins prochaines que les Tuniciers présentent avec d'autres types du règne animal, aucun de ces rapports, aucune de ces affinités ne nous semble prouver d'une manière irréfragable que les Ascidies sont filles des Arthropodes, sœurs des Mollusques et mères des Vertébrés. Mais en laissant de côté ces exagérations auxquelles conduisent d'admirables théories mal interprétées ou un enthousiasme inconsidéré pour des vues générales que rien ne justifie, on peut tirer de ces recherches embryogéniques des arguments bien plus sérieux et bien plus convaincants en faveur des idées de Darwin. L'organisation de la larve ascidienne en dehors de toute hypothèse et de toute théorie nous montre comment la nature peut produire la disposition fondamentale du type vertébré (l'existence d'une corde dorsale) chez un invertébré par la seule condition vitale de l'adaptation, et cette simple possibilité du passage supprime l'abîme entre les deux sous-règues encore bien qu'on ignore par où le passage s'est fait en réalité. Car, si chez les Ascidiens, la formation du cordon axial est suivi d'une métamorphose rétrograde et d'une différenciation dans le sens mollusque, on comprend très-bien que d'autres animaux, ayant acquis par suite des mêmes circonstances une formation homologue, l'aient au contraire transmise à leur postérité et que dans ce cas la métamorphose du groupe ait été ascendante.

Enfin les homologues primordiales que l'œuf des Ascidies présente avec celui d'une foule d'animaux divers (formation d'une cavité de Rusconi et d'un sillon) viennent certainement à l'appui de cette idée de jour en jour mieux acceptée de la parenté originelle de toutes

les classes du règne animal. Le but que doivent maintenant chercher à atteindre tous ceux qui s'occupent d'embryogénie est de fixer pour chaque groupe zoologique le point précis à partir duquel les processus embryonnaires diffèrent de ceux que l'on observe dans les groupes voisins : plus longtemps dure la concordance et plus les êtres comparés doivent être rapprochés les uns des autres. Pour les Ascidies, l'homologie véritable avec les vertébrés cesse après la formation de la cavité de Rusconi et du sillon dorsal (1) : les homologies établies par Kowalevsky et Kupffer pour la chorde et les relations du tube digestif et du système nerveux ne sont plus des homologies ataviques mais des homologies d'adaptation.

#### XIV

##### Appendice.

Au moment où nous terminions ce travail, nous avons eu connaissance d'une note publiée sur le même sujet par M. Dönitz dans les Archives de Reichert et Dubois-Raymond (2). M. Dönitz combat vivement les idées de Kupffer et de Kowalevsky ; il a étudié l'embryogénie de la Claveline lépadiforme dans le golfe de Naples et n'a rien trouvé de comparable à ce qu'ont décrit ses prédécesseurs. Il nous paraît que l'étude d'une espèce aussi éloignée des ascidies simples que celle observée uniquement par M. Dönitz, n'est pas suffisante pour permettre à ce naturaliste de prononcer une condamnation radicale des travaux de Kupffer et de Kowalevsky : « Ces résultats sont inacceptables, dit-il, parce que la critique des affirmations énoncées par les auteurs précédents aussi bien que l'observation directe du développement des larves d'ascidies nous enseigne précisément le contraire de ce qu'ils ont annoncé. »

(1) Il ne faut pas oublier que l'on n'a pas encore signalé chez les animaux à vertèbres une formation analogue à celle de la couche de cellulose des Ascidies, formation qui précède segmentation et paraît dériver du vitellus. C'est là un desideratum qui ne nous paraît pas cependant avoir assez d'importance pour annuler les homologies subséquentes et qui devra, sans doute, disparaître après de nouvelles recherches sur ce sujet.

(2) Voy. DÖNITZ. Sur la prétendue corde dorsale des larves d'ascidies et sur la parenté supposée des animaux à vertèbres et des invertébrés (19 juillet 1870). Extrait des comptes-rendus de la société des amis de la nature à Berlin. *Archives d'anatomie physiologie et sciences médicales* par REICHERT et DUBOIS-RAYMOND, 1870, n° 6.

Voici les arguments sur lesquels se fonde ce jugement rigoureux : Ce que l'on a appelé *chorda dorsalis* chez les larves d'Ascidie ne mérite nullement cette dénomination. « Avant tout, il faut bien songer que la corde des animaux *vertébrés* est un organe impair servant de trait d'union entre les deux moitiés symétriques du système vertébral. L'essence même de la chorde est déterminée non par sa structure histologique mais par son développement embryonnaire. » Rien de plus juste que ces observations, mais est-il également juste d'en conclure qu'il ne peut y avoir de corde dorsale là où il n'y a pas de vertèbres et de système vertébral construit sur le type de symétrie bilatérale? La corde dorsale des *vertébrés* en prenant ce mot à la lettre est bien ce que dit M. Dönitz : la corde dorsale de l'Amphioxus à l'état d'embryon ne répond déjà plus aux conditions posées et pourtant personne ne met en doute que l'Amphioxus ne soit un *vertébré*. Mais, dira-t-on, au moins faut-il qu'il y ait sinon des vertèbres du moins des organes présentant la symétrie bilatérale. M. Dönitz n'a pas trouvé cette symétrie chez les ascidies composées et il est dans le vrai, car chez ces animaux la queue est symétrique autour d'un axe ainsi que nous l'avons dit à propos du Pérophore, mais il n'en est pas de même d'après Kowalevsky chez l'*A. mamillata* où nous avons vu qu'il existe primitivement dans la queue une rangée de cellules disposées deux par deux et de chaque côté les rangées symétriques de cellules musculaires. Quant à refuser à ces cellules *musculaires* devenues fusiformes et striées, le nom que leur ont donné les naturalistes dont nous parlons, cela nous paraît un argument peu sérieux. Quiconque a vu se mouvoir un têtard d'ascidie n'admettra jamais que ce mouvement soit de même nature que celui de la queue d'un spermatozoïde ou d'une cellule à flagellum. De plus la motilité disparaît quand les cellules en question deviennent graisseuses; on ne peut donc leur refuser la propriété dont il s'agit.

M. Dönitz a étudié un type trop élevé pour pouvoir conclure comme il le fait à la non-homologie de la corde des *vertébrés* et de celle des *Ascidies*; la Claveline, le Pérophore et les Botrylles que l'on doit rapprocher les uns des autres à plus d'un point de vue sont comme nous l'avons dit des ascidies composées très-différenciées : et leur étude est insuffisante pour résoudre le problème qui nous intéresse.

M. Dönitz prétend avoir observé sur l'œuf de la Claveline une membrane vitelline très-transparente : il faut qu'elle le soit beau-



coup en effet pour avoir échappé jusqu'à présent à tous les observateurs. Quant au tube digestif de l'embryon, il se formerait sans invagination, comme chez les vertébrés, ajoute M. Dönitz, en songeant sans doute aux vertébrés supérieurs. La Claveline ne présente pas non plus de cavité de fractionnement et c'est une occasion pour le naturaliste dont nous parlons de mettre fortement en doute la bonne foi de Kowalevsky. « Il faut se demander, dit-il, en parlant des premiers rudiments du système nerveux qu'il n'a pas vus, si cette formation existe en général de la façon dont Kowalevsky l'a présentée, car Kowalevsky dessine de grandes lacunes et de grandes fentes entre les organes là où, dans la nature, il n'existe rien de semblable, et même là où les cellules sont au contraire tellement pressées les unes contre les autres qu'elles se modifient réciproquement dans leur forme. C'est ainsi par exemple qu'il sépare la couche extérieure de la sous-jacente par une large fente qui constitue selon lui la cavité du corps. Mais de pareilles fentes n'existent que sur les embryons mourants : sur les larves vivantes on voit se presser couches sur couches et cellules sur cellules. Qui donc nous garantit que les fentes qui limitent dans les figures en question le prétendu système nerveux central existent en effet dans la nature? »

Les organes des sens ne méritent pas plus le nom d'œil et d'oreille que les formations de même nature que l'on remarque chez beaucoup d'animaux inférieurs. Enfin la corde dorsale au moment même où elle ressemble le plus à celle des poissons en diffère cependant d'une façon essentielle parce qu'elle n'est pas formée comme chez ces derniers par de la substance conjonctive. M. Dönitz conclut en disant qu'il eût été impossible à Kowalevsky et à Kupffer d'arriver à accepter de pareilles idées s'ils ne s'étaient appuyés sur cette théorie depuis longtemps abandonnée en embryogénie, qui consiste à regarder la corde dorsale comme l'axe, le tronc d'ou l'embryon naît en quelque sorte par bourgeonnement : « Depuis que l'on connaît les divers processus de différenciation, cette théorie est devenue inadmissible. Y revenir c'est faire faire un pas en arrière à la science de l'Embryogénie. »

Je suppose que M. Dönitz fait allusion en ce point aux travaux de Dursy (1) et de Gœtte (2) sur le développement de l'embryon des

(1) Voy. E. DURSY. La bandelette primitive de l'embryon du Poulet. *Der Primitivstreif des Hunchens*, Lahr 1867, in-8°, 3 pl.

(2) A. GÖTTE. Recherches sur le développement du *Bombinator igneus* (Archives d'anatomie microscopique, t. V., 1869, p. 90)

vertébrés ; mais outre que ces travaux encore peu connus n'ont pas été assez complètement réfutés pour être rejetés d'une façon définitive, je ne vois en aucune façon le lien qui les rattache aux recherches de Kupffer et de Kowalevsky.

En résumé les observations de M. Dönitz sont trop incomplètes et portent sur un type trop spécial pour avoir une grande valeur en présence de celles des naturalistes auxquels elles sont opposées. Il est à souhaiter cependant que leur auteur les publie en détail en les accompagnant de dessins afin qu'elles puissent servir de documents pour l'histoire encore à faire de l'embryogénie des Ascidies composées.

ALFRED GIARD

Ancien élève de l'École Normale supérieure.

## EXPLICATION DES PLANCHES VII, VIII ET IX.

### Pl. VII.

KUPFFER. — Développement des Ascidies (*A. canina*)

Fig. 1. — Œuf dans le follicule ovarique :

- $\alpha$ . Membrane propre du follicule ;
- $\beta$ . Cellules épithéliales du follicule ;
- $\gamma$ . Vitellus.
- $\delta$ . Vésicule germinative ;
- $\epsilon$ . Tache germinative.

Fig. 2. — Follicule plus âgé

- $\alpha$ - $\epsilon$ . Même explication ;
- $\gamma$ . Couche périphérique du vitellus non granuleuse et à stries radiales ;
- $\zeta$ . Noyau réfringent des cellules épithéliales ;
- $\eta$ . Membrane de l'œuf formée à la surface du vitellus aux dépens des cellules du follicule.

Fig. 3. — La couche  $\gamma$ . de la fig. 2 s'est transformée en cellules de la tunique.

- $\theta$ . Cellules de la tunique.

Fig. 4. — Œuf mûr avant la fécondation ; la vésicule germinative a disparu :

- $\phi$ . Cellules du follicule transformées ;
- $\theta$ . Les cellules jaunes de la tunique forment une capsule qui revêt la surface interne de la membrane de l'œuf. On voit que le vitellus est séparé de cette capsule par une substance pellucide.

Fig. 5. — Œuf mûr, après la segmentation du noyau primitif.

Fig. 6. — Les deux premières sphères du fractionnement.

Fig. 7. — Œuf à la fin du fractionnement.

- a. Cavité de segmentation.
- θ. etc. Comme ci-dessus.

Fig. 8. — L'invagination du tube digestif.

- b. Cavité de Rusconi;
- c. Ouverture de cette cavité;
- A. Cavité générale du corps formée à ce stade par la séparation de la couche superficielle. Kupffer n'a pas su interpréter ce qu'il représente d'une façon incomplète, d'ailleurs, dans cette partie de la fig. 8.

Fig. 9. — L'œuf devenu demi-sphérique par suite de l'invagination du tube digestif.

- d. Sillon du système nerveux central. e cellule de la peau.

Fig. 10. — Œuf plus âgé vu de profil.

- c. L'ouverture de la cavité digestive (anus de Rusconi) commence à se rétrécir

#### Pl. VIII.

##### KUPFFER. — Développement des Ascidies. (*A. canina*)

Fig. 11. — Naissance de la queue. Embryon vu du côté gauche;

- c. L'ouverture du sac digestif est séparée du sillon nerveux. (d);
- f. Double série de cellules formatrices de la corde dorsale;
- g. Cellules musculaires;

Fig. 12. — Embryon plus âgé;

- b. Cavité digestive complètement close maintenant;
- d. Système nerveux formé par une cavité également close;
- e, f, g. Comme précédemment.

Fig. 13. — Coupe optique transversale d'un embryon un peu plus développé. Le cercle supérieur représente une coupe transversale du corps : l'inférieur la coupe transversale de la queue;

- a. Système nerveux central;
- b. Lumière du sac digestif.

Fig. 14. — Embryon au stade suivant;

- d. Système nerveux formant une cavité fusiforme;
- h. Petites cellules qui entourent la partie antérieure au sac digestif; elles remplissent plus tard la cavité générale du corps et se transforment pour la plupart en globules de sang.
- k. Epaissement antérieur de la peau.

Fig. 15. — Embryon vu du côté droit;

- l. Cellules pigmentées de l'un des organes des sens;
- m. Partie du sac digestif qui forme plus tard le tube digestif proprement dit. Le reste constitue la branchie.

Fig. 16. — Le têtard de l'*ascidia canina*;

- θ. Cellules de la tunique situées encore pour la plupart en dehors de la substance gélatineuse;
- e. Peau;
- b. Sac branchial;
- r. Ouverture buccale;
- m. Tube digestif;
- n. Sillon ventral;
- s. Ouverture anale située du côté droit et vue par transparence (c'est évidemment l'ouverture du côté gauche que Kupffer a représentée ici);
- k. Papilles d'adhérence;
- h. Cellules rondes qui se transforment en parties et globules sanguins;
- d. Système nerveux central;



- o.* Cavité principale du système nerveux ;
- p.* Canal central de la partie funiculaire du système nerveux ;
- l.g.* Organe des sens ;
- f.* Corde hyaline ;
- t.* Cellule de la gaine de la corde.

Fig. 17. — Le système nerveux vu du côté droit et peau du côté droit.

- b.* Sac branchial du côté ventral ;
- o.* Cavité principale à paroi très-mince à la partie antérieure ;
- l.g.* Organes des sens ;
- p.* Canal central.

Les figures 1 à 17 correspondent aux figures des planches de Kupffer qui portent les mêmes numéros.

#### Pl. IX.

KOWALEVSKY. — Développement des Ascidies (*A. mamillata*).

Fig. 18. — Commencement de l'invagination du tube digestif *b a c*, feuillet inférieur *bde* feuillet supérieur, *m*, prétendue cavité de fractionnement.

Cette figure correspond à la fig. 6. Pl. X de Kowalevsky.

Fig. 19. — Œuf, un peu plus développé, *eo* ouverture d'invagination, *ch* cellules formatrices de la corde appartenant au feuillet intérieur *u* feuillet superficiel ; Cette fig. correspond à a fig. 9. Pl. X. de Kowalevsky.

Fig. 20. — Coupe optique transversale de la partie postérieure de l'embryon au stade fig. 19, *oe* ouverture d'invagination, *ch* cellules de la corde sitrice de chaque côté de l'ouverture, *u* feuillet superficiel.

Cette fig. qui correspond à la fig. 11. Pl. X de Kowalevsky est renversée et peu lisible. L'explication du mémoire cité est incomplète.

Fig. 21. — Formation du système nerveux ;

*eo.* Ouverture d'invagination.

*r.* Bords du sillon dorsal ; le bord postérieur recouvre une partie de l'ouverture d'invagination déjà considérablement rétrécie.

*ch.* Chorde vue à travers le tissu transparent de l'embryon.

Cette fig. correspond à la fig. 13. Pl. XI. de Kowalevsky.

Fig. 22. — Embryon plus développé ; le sillon dorsal est fermé dans toute sa partie postérieure et il reste seulement une large ouverture à la partie antérieure : on distingue deux portions sur le tube nerveux, l'une antérieure *a*, l'autre postérieure *b*.

Cette fig. correspond à la fig. 18. Pl. XI. de Kowalevsky.

Fig. 23. — Coupe longitudinale d'un embryon au moment où se forme la corde.

*ch.* corde dont les cellules s'entrecroisent, *dd* feuillet gastro glandulaire formant la partie antérieure du tube digestif, *dd'* cellule de ces feuilles situées sous la corde, *n* paroi supérieure du système nerveux qui est en train de se former. Cette couche cellulaire *n* se prolonge postérieurement par le feuillet gastro-glandulaire ;

*c.* Couche de la peau.

Cette fig. correspond à la fig. 20. Pl. XI. de Kowalevsky.

Fig. 24. — Coupe optique de la partie postérieure de la queue du têtard au point où il n'y a plus de chaque côté que deux cellules musculaires.

*ch.* Chorde ;

*n.* Canal médulaire.

*dd'* Prétendu prolongement du système digestif ;

*m.* Cellules musculaires.

Cette fig. correspond à la fig. 26. Pl. XI de Kowalevsky.

Fig. 25. — Larve à la sortie de l'œuf. *o* ouverture buccale ;

*hp.* Papilles d'adhérence ;

*a.* Vésicule nerveuse ;

*f.* Ouverture qui met en communication la vésicule nerveuse et la cavité branchiale ;

*kl.* Invagination droite ;

*rg.* Ganglion postérieur.

*rm.* Prétendue mœlle épinière ;

*ch.* Chorde ;

*kh.* Cavité branchiale ;

*d.* Tube digestif naissant ;

*m.* Cellule musculaire en transformation.

Cette fig. correspond à la fig. 34 de Kowalevsky.

Fig. 26. — Larve âgée de 2 jours ;

*hp.* Papille d'adhérence ;

*o.* bouche ;

*f.* Ouverture de communication du système nerveux et de la branchie ;

*en.* Endostyle ;

*d.* Tube digestif ;

*k.* Branchie ;

1 *ks.* Première fente branchiale (Pour nous lumière de la branchie).

2 *ks.* Deuxième fente branchiale (Pour nous lumière de l'œsophage).

*bb.* Passage par où le sang pénètre entre les deux fentes branchiales.

*klm.* Ouverture cloacale ;

*l.* Corpuscule du sang.

Le reste comme sur la fig. 26.

Cette fig. correspond à la fig. 38 de Kowalevsky.