

CHAPITRE II

COELENTÉRÉS

C'est du commencement du XVIII^e siècle que datent les premières tentatives faites en vue d'étudier le développement des Cœlentérés. Les observations de PEYSONNEL sur les Coraux remontent à 1727, celles de CAVOLINI, à 1785. Les fameuses expériences de TREMBLEY sur la multiplication asexuée des Hydres d'eau douce, datent de 1744.

Mais l'étude véritablement systématique du développement des Cœlentérés n'a guère commencé qu'avec le XIX^e siècle.

De 1827 à 1837 un pasteur norvégien, qui était en même temps un naturaliste fort distingué : M. SARS, a poursuivi ses études sur le développement des Scyphoméduses et montré que le scyphistome, qu'il avait découvert, donnait naissance, par voie asexuée, au *Strobila ocloradita*, lequel fournissait, à son tour, des méduses libres.

En 1834, EHRENCBERG publie ses observations des premiers stades du développement de la méduse *Aurelia* et nous apprend que son œuf présente, à un moment donné, l'aspect d'une framboise — « einige Eiern waren wie Brombeer-en gestaltet » — et, deux ans plus tard, SIEBOLD (1836) mettra en parallèle les observations d'EHRENCBERG et celles que venaient de faire sur la segmentation de l'œuf de grenouille, les naturalistes français PRÉVOST et DUMAS (1824).

En 1835, un prêtre suédois : SVEN LOVEN, publie un remarquable travail où il décrit des méduses détachées des tiges des Campanulaires.

De tous côtés les brillantes découvertes de SARS et de LOVEN reçoivent confirmation, et, dès 1842, le naturaliste danois STEENSTRUP les rapproche des données déjà anciennes du poète allemand CHAMISSO, qui avait découvert les mêmes phénomènes d'une alternance des générations sexuée et asexuée chez les Salpes. L'œuvre classique de STEENSTRUP « Ueber den Generationswechsel » parut en 1842. Elle eut une grande influence sur le développement des idées biologiques au XIX^e siècle.

Viennent ensuite les recherches de DUFARDIN (1845) où se trouve élucidée là question de l'origine du scyphistome, apportant ainsi le

dernier anneau à la chaîne qu'avaient construite SARS et LOVEN.

En 1847 paraît un mémoire classique de DALYELL, très riche en faits concernant le développement des Hydroméduses. Enfin, il faut noter, pendant cette période, le travail de HUXLEY dans lequel ce célèbre naturaliste anglais expose ses idées touchant l'homologie des deux couches cellulaires des Cœlentérés avec les feuillets germinatifs des Vertébrés. Notons encore les travaux théoriques de LEUCKART (1851) et de GEGENBAUER (1854), les recherches de KROHN (1855) sur le développement de *Pelagia* et surtout celles d'A. AGASSIZ (1862-1865) sur la reproduction asexuée des *Hydropolypes*.

En somme, vers le milieu du XIX^e siècle, le côté biologique de la question pouvait être considéré comme suffisamment connu. Mais les processus intimes du développement restaient encore fort obscurs. Leur étude sérieuse n'a guère commencé qu'à partir de 1870 avec l'apparition des travaux de LACAZE-DUTHIERS (1872-1873), de ALLMANN (1872), de KOWALEVSKY (1873), de FOL (1873), de METSCHNIKOFF (1874), de HÆCKEL et de CLAUS (1878-1883). Cette période de minutieuses recherches d'embryologie microscopique fut couronnée par le fameux mémoire de METSCHNIKOFF sur le développement des Méduses, paru en 1886 et qui, jusqu'à présent, demeure l'un des travaux les plus remarquables que nous possédions, non seulement par la richesse des faits qu'il renferme, mais encore par la valeur de ses conclusions générales. C'est dans ce travail qu'on trouvera les idées de METSCHNIKOFF sur la phylogénie des Métazoaires, et qu'on pourra se rendre compte de la façon dont évolua l'idée qui devait conduire le maître aux brillantes découvertes de la phagocytose et de l'immunité.

Pendant la période suivante, des faits nouveaux viennent sans cesse grossir le nombre des faits connus. Mais, en même temps, une nouvelle tendance se fait jour. Les Cœlentérés commencent à attirer l'attention des partisans de la méthode expérimentale, et c'est le naturaliste italien ZOJA qui, en 1896, l'inaugure chez les Hydroméduses. La même année paraissent les recherches expérimentales de DRIESCH et celles de MORGAN sur les œufs des Cténophores. Puis viennent celles de FISCHEL (1898), de ZIEGLER (1898). Plus récemment, nous possédons les travaux de MAAS (1905), ceux de YATZU (1911), etc.

I. — DÉVELOPPEMENT DES HYDROZOAIRES

Il est connu qu'il existe chez les Hydrozoaires une véritable métagenèse, c'est-à-dire une alternance de deux générations : sexuée et asexuée. L'œuf pondu par la génération sexuée (Méduse) se développe et donne le polype (génération asexuée), qui se multiplie asexuellement pour donner naissance aux méduses.

DÉVELOPPEMENT DES HYDROZOAires

PHASE DE GÉNÉRATION SEXUÉE

Produits sexuels. — La question de l'origine des produits sexuels des Hydrozoaires reste toujours fort discutée. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous pouvons admettre que les cellules génitales n'appartiennent à aucun feuillet. On les voit, en effet, naître aussi bien de l'entoderme que de l'ectoderme. Même, on connaît des cas où, chez la même espèce, les œufs proviennent de l'entoderme et les spermatozoïdes de l'ectoderme. Ainsi chez *Clava multicornis*, d'après GÄTTE, etc. On peut admettre que les cellules en question proviennent d'éléments interstitiels indifférenciés et que leur apparition, dans l'un ou l'autre feuillet, n'est que tout à fait secondaire et due à leurs migrations propres.

En général, la structure des œufs est fort primitive et très souvent ils montrent encore des propriétés physiologiques des cellules primitives. Ils sont capables de se déplacer activement au moyen de pseudopodes et de se nourrir à la manière des phagocytes.

Dans certains cas, le mode de formation de l'œuf est des plus curieux. Ainsi, chez *Myriothela* et *Tubularia*, l'œuf provient d'un ovocyte privilégié qui a progressivement englobé les ovocytes voisins et qui finit par prendre l'allure d'une gigantesque amibe.

Les Trachos — et Narcoméduses pondent leurs œufs directement dans l'eau.

Chez les Hydroïdes, les phénomènes biologiques accompagnant le développement sont très variables et parfois fort compliqués. Chez la plupart de ces animaux, les œufs se développent à l'intérieur de chambres incubatrices. Celles-ci ne sont autre chose que les individus sexués ayant subi une réduction les transformant en médusoïdes fixés, en *gonophores*, en *sporosacs*, etc. L'œuf y évolue, en contact direct avec le milieu nutritif contenu dans le système gastro-vasculaire de sa colonie mère. Chez la Myriothèle, l'œuf, ayant subi sa maturation, puis étant fécondé, se voit expulsé du gonophage. Mais, au lieu de tomber, il se trouve retenu sur son spadice par un ou plusieurs blastostyles particuliers dénourmés par ALLMAN « claspers », collant sur lui leur ventouse glandulaire. Et c'est maintenu par ces organes particuliers que l'œuf poursuit son développement.

Chez l'Hydre d'eau douce, l'œuf se développe restant attaché à sa mère par son pôle qui deviendra le végétatif. Il évolue ainsi jusqu'au stade blastule. Alors se forme autour de lui une double enveloppe protectrice, faite d'une couche externe, chitineuse et d'une interne membraneuse.

Là où existent des médusoïdes libres, la ponte se fait naturellement librement dans l'eau. Cependant, il y a des exceptions. Ainsi chez *Corymorphia Sarsi*, *Margelopsis Hæckeli*, *Hybocodon prolifer*, etc., les

œufs passent la phase embryonnaire de leur développement fixés au manubrium maternel ; ils ne deviennent libres qu'à l'état de larves nageuses. Ajoutons que, chez une méduse Cladonémide, *Eleutheria dicholoma*, existe une véritable chambre incubatrice.

Polyembryonnie. — Chez *Tubularia*, BENOIT (1924) a découvert une véritable polyembryonnie. L'œuf géant, formé par la fusion d'un grand nombre d'ovocytes, se subdivise en deux ou trois œufs secondaires donnant chacun un embryon.

Segmentation et feuillets

Segmentation. — On admet que la segmentation des Hydrozoaires n'est pas déterminée, tous les blastomères conservant jusqu'à la fin des potentialités identiques. En effet les expériences de ZOJA (1895), de HARGITT (1904) et de MAAS (1905) ont montré que les blastomères isolés aux stades 2, 4, 8 et même 16 donnent des larves parfaites qui ne se distinguent des témoins normaux que par leur taille moindre. On peut déplacer et même complètement bouleverser l'agencement des blastomères chez un embryon, le résultat reste toujours normal. Cependant, dans certains cas (*Solmundella*), il semble bien que se fasse jour une certaine tendance à la segmentation déterminée. Nous reviendrons là-dessus un peu plus tard.

En règle générale, la segmentation est totale et, pour les œufs qui ne sont pas riches en vitellus, presque égale. Il existe une tendance très manifeste à réaliser le type radiaire. Mais, dans la majorité des cas, les processus sont assez irréguliers et fortement variables selon le matériel étudié. Ce n'est guère que chez une Leptoméduse : *Aequorea forskalea*, que nous trouvons une véritable segmentation radiaire sous la forme typique, au moins jusqu'au stade 64 (CLAUS, 1883 ; HÄCKER, 1892).

Une des causes de l'irrégularité si fréquente dans la segmentation des Hydrozoaires réside dans la tendance que présentent les blastomères à se déplacer secondairement de leur lieu de naissance. Cette tendance est parfois si manifeste que l'aspect de l'ébauche en devient tout désordonné (*Turritopsis*) et même, dans certains cas (*Oceania armata*), s'accentue tellement que la segmentation en devient tout à fait « anarchique » (METSCHNIKOFF, 1886). Les blastomères se séparent les uns des autres et se divisent sans aucun ordre si bien que l'ébauche ne se présente plus que comme un conglomérat de cellules sans régularité aucune et peu serré (fig. 11).

Chez les Hydrozoaires dont les œufs sont riches en deutoplasme, la segmentation est nettement inégale (*Aglaura hemistoma* en est l'un des exemples les plus nets). Ici aussi, jamais les processus de segmentation n'affectent la moindre régularité, aucun ordre ne se manifeste dans la disposition des micromères et des macromères. Remarquons, chez

DEVELOPPEMENT DES HYDROZOAires

Turritopsis, des fusions de blastomères qui, lors des stades avancés, font croire à une segmentation partielle.

Enfin, les œufs de quelques Hydrozoaires sont tellement riches en vitellus qu'ils montrent, dès le début, une véritable segmentation partielle qui, sous plusieurs rapports, rappelle le *type superficiel*

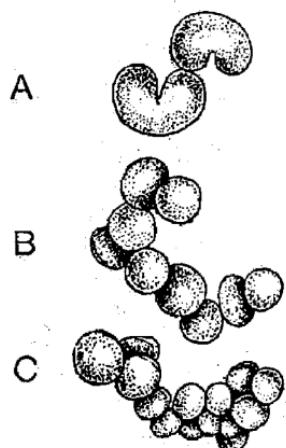


FIG. 11. — Trois stades de segmentation de l'œuf chez la Méduse *Oceania armata* d'après METSCHNIKOFF.

des Arthropodes. L'exemple le plus typique nous en est fourni par *Eudendrium ramosum* (HARGITT, 1904) où les faits ne diffèrent presque en rien de ceux qu'on observe chez les Insectes. On voit, à l'intérieur de l'œuf surchargé de deutoplasme, la division des noyaux et leur migration vers la périphérie où ils forment une couche syncytiale.

Une segmentation intravitelline fut observée aussi par BENOIT (1924) chez *Myriothela* (au moins dans les premiers stades) ainsi que chez *Tubularia*.

Notons une apparition très précoce du blastocèle chez certains Hydrozoaires, parfois au stade 8 et même au stade 4 (*Aequorea*, *Cordylophora*, *Gonothyrea*, *Hydra*, etc.).

Résultat de la segmentation. — La segmentation aboutit soit à une *cœloblastule*, soit à une *morule* (et même à une *périblastule* dans les cas de segmentation superficielle).

C'est surtout chez les Hydrozoaires dont les œufs se développent dans des gonophores que nous rencontrons les véritables morules. Mais souvent l'œuf qui évolue dans ces médusoïdes sessiles, passe par le stade cœloblastule (*Tubularia*, *Cordylophora*, *Gonothyrea*, etc.). L'Hydre d'eau douce passe aussi par un stade cœloblastule très net (v. fig.). Mais ce sont les méduses libres dont les œufs se développent directement dans l'eau (*Aequorea*, *Glylia*, *Tiara*, etc.), qui montrent les cœloblastules les plus parfaites (fig. 15, A). Elles ont une forme ovale — ce qui est caractéristique — toute leur surface est couverte de longs cils grâce auxquels elles nagent. Il est curieux de remarquer à ce propos que de véritables morules, riches en vitellus et ne menant jamais d'existence libre, présentent parfois tout de même aussi un revêtement cilié (*Rhopalonema velatum*).

Il nous reste à signaler une observation intéressante de METSCHNIKOFF (1886) sur *Mitrocoma annæ*. Les jeunes blastules de cette méduse s'approchent les unes des autres et se fusionnent de façon à donner des embryons géants mais parfaitement constitués, ayant aussi l'aspect de la blastule (¹).

1. KOHN considère, dans ce cas, une preuve nouvelle de l'identité potentielle de

Enfin, il n'est pas sans intérêt d'ajouter que les blastules jeunes de la méduse *Oceania* peuvent se multiplier par voie asexuée en donnant de petits bourgeons, qui évoluent pour leur compte en petites blastules filles (METSCHNIKOFF, 1886).

Formation des feuillets germinatifs. — Dans certains cas, l'embryon manifeste déjà, sitôt segmenté, une différenciation de ses éléments. Ainsi les morules d'*Aglaura hemistoma* présentent des cellules périphériques différentes des centrales, ces dernières riches en deutoplasme, les premières en étant complètement dépourvues. Nous avons déjà là l'ébauche des deux feuillets germinatifs. Chez les Geyrionides, c'est une chose pareille. Toutes les cellules de l'embryon — une cœloblastule — sont semblables entre elles, mais chacune d'elles présente deux régions : une ecto- et une ento-plasmique, et ces régions ne sont pas autre chose que les territoires formatifs des ecto- et entoderme. Mais, dans la majorité des cas, on peut admettre que l'embryon des Hydrozoaires, soit au stade morule, soit au stade cœloblastule, ne présente pas encore de différenciation blastique.

Le trait le plus caractéristique, encore que d'un caractère négatif, du développement des Hydrozoaires, réside dans ce fait que *jamais*, quel qu'ait été le procédé de segmentation (ainsi même dans les cas de cœloblastule les plus typiques), *n'apparaît la moindre trace d'invagination*.

La gastrulation se fait par des procédés très divers, le plus fréquemment le processus suit le type multipolaire. L'unipolaire ne se rencontre que chez les Méduses libres qui ont passé par la cœloblastule libre et ciliée.

Le type multipolaire comporte cinq modes qui sont : 1^o l'immigration ; 2^o la délamination cœloblastique ; 3^o la délamination mixte ; 4^o la délamination secondaire ou morulaire, et 5^o la délamination syncytiale. Quant au type polaire, il ne se réalise que par immigration ou prolifération polaire.

1^o IMMIGRATION MULTIPOLAIRE. — Ce mode est très rare sous sa forme typique. On ne le rencontre que chez les *Solmundella* (*S. mediterranea*) où METSCHNIKOFF l'a, pour la première fois remarqué, et peut-être aussi chez *Bougainvillea* (GERD, 1892). Chez *Solmundella* (fig. 12, C, D), l'immigration des blastomères débute très tôt, à partir du stade 16, et finit par remplir tout le blastocoele d'une masse compacte d'entoblastes. Les cellules qui demeurent périphériques constituent alors l'ectoderme qui ne prend jamais de cils. Il est très important de

tous les blastomères de la blastule d'Hydrozoaire et, par conséquent, de l'absence de différenciation dans cette ébauche. Mais nous ne devons pas oublier que de semblables fusions ont été observées, portant sur les gastrules et même sur des larves planulaires, chez certains Coraux (KOWALEVSKY, 1873).

noter, que, même avant que le processus d'immigration ait commencé, les entoblastes futurs présentent déjà des caractères qui les distinguent des ectoblastes. En particulier, ils deviennent dépourvus de cette zone

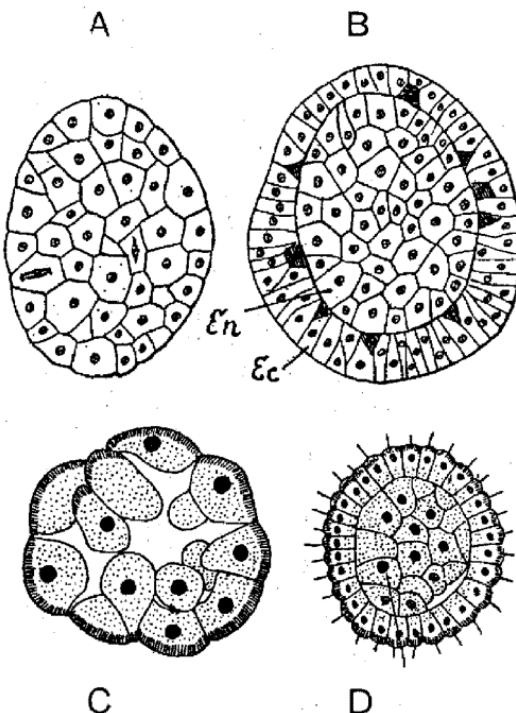


FIG. 12.—Gastrulation de *Clava squamata* et de *Solmundella mediterranea*, d'après HARM (A, B) et METSCHNIKOFF (C, D).

A, morule de *Clava*. — B, gastrule (parenchymule) du même. — C, prolifération (immigration) multipolaire chez *Solmundella*. — D, larve parenchymule du même.

ectoplasmique striée que montrent les ectoblastes (fig. 12, C). Il y a là un fait qui doit peut-être rentrer dans le cadre des segmentations déterminées.

2^e DÉLAMINATION CŒLOBLASTIQUE. — Ce mode a été décrit, pour la première fois, par FOL (1873), chez les Géryonides où la segmentation aboutit à une cœloblastule dont chaque cellule présente une région entoplasmique différenciée de l'ectoplasmique. Dans les cas typiques, la gastrulation se fait au stade 32 (*Geryonia fungiformis*) et même au stade 16 (*G. proboscidalis*). Pour cela, un plan de clivage apparaît, qui sépare purement et simplement les deux portions différenciées de chaque cellule et, comme la chose a lieu simultanément pour tous les éléments de blastoderme, une couche interne, entodermique se sépare d'un seul coup d'une couche externe ectodermique et on arrive à deux vésicules closes emboitées l'une dans l'autre. Cependant il faut noter

que, dans la majorité des cas, le processus n'est pas aussi régulier que celui qu'a décrit FOL. Chez *Liriope mucronata*, par exemple, les cellules ne subissent pas toutes ensemble la délamination, et le stade à deux feuillets se trouve précédé d'un stade où les cellules entoblastiques sont disposées sans ordre (fig. 13). Elles s'agenceront secondairement pour faire l'ébauche diploblastique.

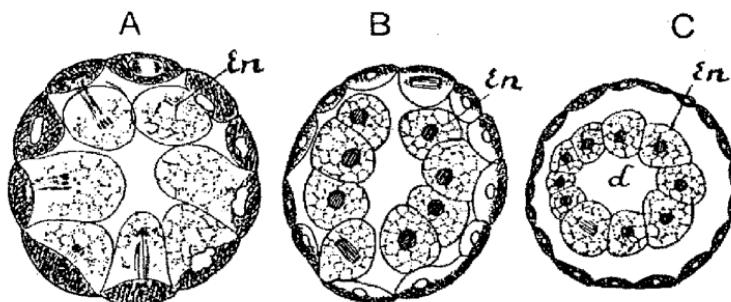


FIG. 13. — Trois stades de gastrulation (délamination cœloblastique) chez une Trachoméduse : *Liriope mucronata*, d'après METSCHNIKOFF.

Ec, ectoderme. — En, entoderme. — d, cavité gastrale.

3^e DÉLAMINATION MIXTE. — C'est le mode le plus typique chez les Hydrozoaires. Il représente la *combinaison de la prolifération multipolaire et de la délamination* (fig. 15, D-F).

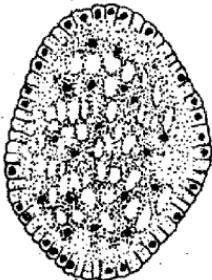
Ce mode mixte se rencontre par exemple chez *Hydra* où il est particulièrement typique ainsi que chez *Tubularia*, *Cordylophora*, *Hydractinia echinata*, etc. Chez *Hydractinia*, le processus débute dès le stade 16, tandis que, chez les Hydres, il ne commence qu'au stade 128. En définitive, on arrive toujours à un embryon dont le blastocôle se trouve complètement rempli par une masse compacte de cellules entodermiques.

4^e DÉLAMINATION SECONDAIRE OU MORULAIRE. — Le mode en question est surtout caractéristique des Campanularidæ à gonophores sessiles, des Sertularidæ, des Plumularidæ ainsi que de certains Æginidæ tels que *Polyxenia* et *Ægineta*. Les cas les plus typiques et les mieux connus se rencontrent chez *Myriothela* (BENOIT), *Clava squamata* (fig. 12, A, B), certains *Laomedea*, *Plumularia* et *Serlularella* (MULLER CALE).

5^e DÉLAMINATION SYNCYTIALE. — C'est le mode le plus curieux et il semble n'être pas aussi rare qu'on le croyait autrefois. Il se présente sous deux formes. Dans le premier cas, on part de la morule dont les cellules, riches en vitellus, se fusionnent, et l'embryon se trouve transformé en un syncytium. Cela s'observe chez *Turritopsis* (RITTENHOUSE), *Sphaerocarpus* et *Aglaophænia* (MULLER CALE). Alors, on voit, à la

péphérie du syncytium, se différencier une couche cellulaire, l'ébauche de l'ectoderme, qui finit par se détacher complètement d'une masse centrale qui reste syncytiale et qui représente l'entoderme (fig. 14). Ce n'est que beaucoup plus tard, et parfois même chez la larve seulement, que ce syncytium entodermique se transforme en une couche épithéliale.

B



B

Le second cas est beaucoup plus rare. On le rencontre là où il y eut segmentation intravitelline. Ainsi, chez *Eudendrium* et parfois chez *Tubularia* (BENOIT), les noyaux émigrant à la périphérie du syncytium, donnent naissance à une couche superficielle, toujours syncytiale et qui représente le futur ectoderme. La différenciation en assise cellulaire n'aura lieu que plus tard. La masse syncytiale centrale subit, elle aussi, une transformation sérieuse. La plupart des noyaux qui s'y trouvent, gagnent sa périphérie et forment, sous la couche externe (ectodermique), une seconde couche également syncytiale. Finalement, cette seconde couche recevra une organisation cellulaire et constituera l'entoderme. Mais il reste parfois (*Eudendrium*), à l'intérieur de la gastrule, dans le vitellus, une quantité de noyaux inutilisés. Ils représentent les vitelophages et jouent sans doute le même rôle que ceux des Arthropodes.

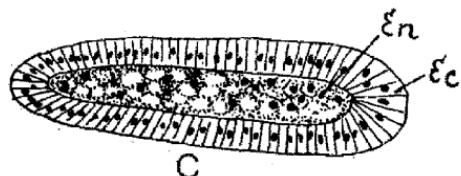
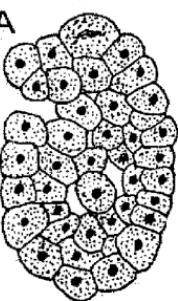


FIG. 14. — Morule (A) et deux stades (B, C) de délamination syncytiale chez *Turritopsis nutricola*, d'après BROOKS et RITTENHOUSE. C, parenchymule. — Ec, ectoderme. — En, entoderme.

Passons maintenant au TYPE POLAIRE de gastrulation chez les Hydrozoaires. Nous avons déjà dit qu'il ne se rencontrait que dans les cas où la cœloblastule était libre dans l'eau. On le trouve chez *Tiara*, *Ralkeea*, *Stomotoca* parmi les Anthoméduses ; *Æquorea*, *Glylia*, *Oclorchis*, *Milrocoma*, *Tima*, *Laodicea*, *Obelia*, parmi les Leptomeduses. C'est à CLAUS et surtout à METSCHNIKOFF que nous devons la description de ce processus qui se réduit à une prolifération énergique de cellules isolées de blastoderme et à leur migration à l'intérieur du blastocôle (fig. 15 B, C). Cette prolifération est toujours localisée au pôle postérieur (1), les autres portions de la larve ne prenant aucune part à la

1. Cela se prouve dans la suite de l'évolution. La larve se fixe par le pôle opposé à celui où a eu lieu la prolifération et ce pôle de fixation est toujours le même, chez tous les Hydrozoaires, c'est-à-dire au pôle postérieur de la larve.

formation de l'entoderme. Ainsi le point de prolifération peut être considéré comme le blastopore. Notons que, typiquement, les cellules entodermiques qui passent dans le blastocôle forment, au niveau du blastopore, une masse compacte (*fig. 15, C*) et ne se dispersent pas en éléments isolés. Au fur et à mesure qu'elle grandit, la masse ento-

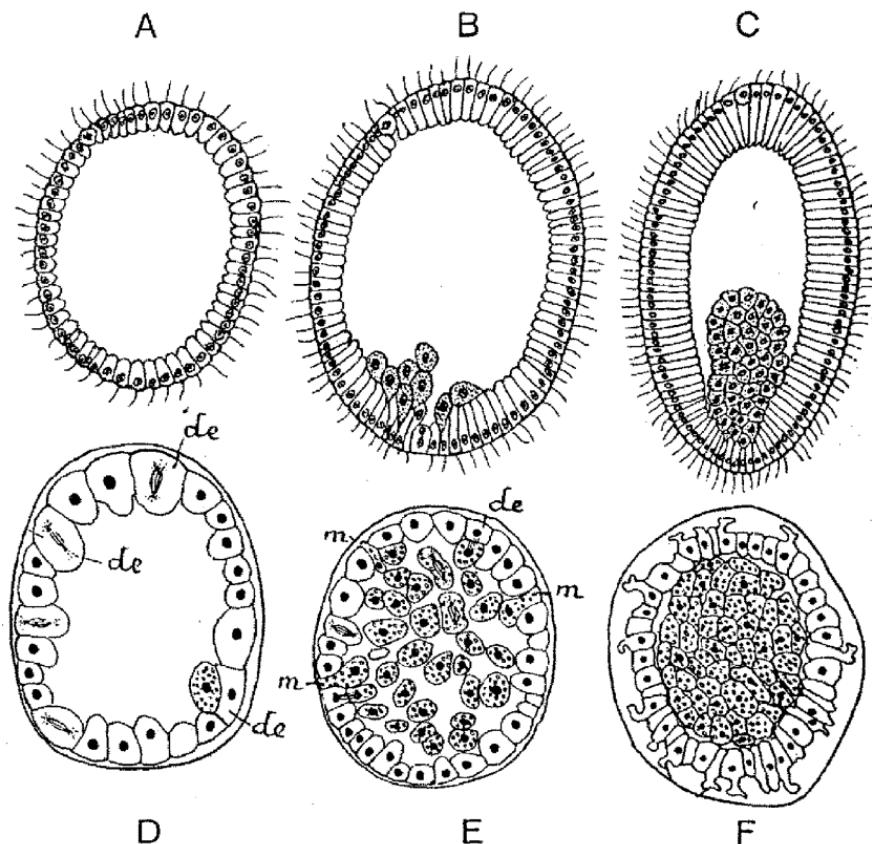


FIG. 15. — Coeloblastule (A) et deux stades de gastrulation (par prolifération polaire) (B, C) chez une Hydroméduse, *Clytia viridicans*, d'après METSCHNIKOFF (l'entoderme est en pointillé); gastrulation d'*Hydra* par délamination mixte, d'après TANNREUTHER (D-F).

de, points de délamination. — m, points d'immigration. — Au stade F, plusieurs cellules ectodermiques envoient des prolongements qui finissent par donner naissance à la seconde membrane.

dermique s'étend vers le pôle antérieur et finit par remplir tout le blastocôle.

Parenchymule. — En règle presque générale tous les modes de gastrulation conduisent à la formation d'un embryon diploblastique dont l'entoderme est représenté par une *masse compacte* (cellulaire ou syncytiale) remplissant parfaitement toute la cavité blastocœlienne (*fig. 12, B, D*).

Cette forme embryonnaire a été nommée par METSCHNIKOFF : la *parenchymule*.

L'ectoderme se sépare de l'entoderme par une membrane mésogéenne et, dans certains cas (*Hydra*), par une prolifération énergique, donne naissance à une couche peu serrée de petites *cellules interstitielles*.

Dans certains cas — les Hydres d'eau douce — l'ectoderme se recouvre des enveloppes et l'éclosion a lieu.

Jusqu'à la formation de la parenchymule, le développement de tous les Hydrozoaires suit le même schéma. Mais, à partir de ce stade, les faits ne sont plus les mêmes selon qu'on les étudie dans un groupe ou dans l'autre.

I. — DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE DES MÉDUSES MÉTAGÉNÉTIQUES

Larves

1^o Planule. — Dans la majorité des cas, l'embryon arrive au stade diploblastique — parenchymule — à l'intérieur de médusoïdes sessiles. Il en sort pour mener une vie libre sous forme d'une larve nageuse. Cette larve, découverte par LOVEN, a reçu, de DALYELL en 1847, le nom de *planula*. Elle est caractérisée par le revêtement ciliaire de son ectoderme, sa bipolarité et l'*absence de tout orifice reliant en communication son intérieur avec le milieu extérieur*. Intérieurement, elle montre une masse entodermique au centre de laquelle, par suite de la résorption des éléments centraux, apparaît une lumière qui grandit pour former une cavité gastrale. Les cellules de l'entoderme qui en constituent la paroi externe, d'abord placées sans ordre, en acquièrent un et se disposent en une couche épithéliale fort régulière. Il arrive quelquefois que certaines planules présentent déjà leur lumière gastrale au moment de leur éclosion (*Obelia*, *Clava*, etc.).

Les larves planules (fig. 16, 18, A) sont des organismes allongés ou ovales (*Plumularia*), parfois tout à fait vermiculaires (*Clava*), pointues à leur extrémité postérieure et élargies à leur antérieure (fig. 18, A). Leur ectoderme, parfaitement cilié, est fait de cellules hautes, cylindriques et très différenciées. On rencontre, au milieu des ciliées, des *cellules glandulaires* et des *nématocystes*. Dans la région du pôle antérieur, l'épithélium ectodermique est encore plus élevé et c'est là qu'on trouve toujours des *cellules sensorielles* (*Gonothyrea*, etc.) et même, mais alors sous l'ectoderme, des *cellules ganglionnaires*. Sous l'ectoderme existe souvent une couche de *cellules interstitielles* avec une *musculature longitudinale*, parfois bien développée et qui permet à l'animal des mouvements vermiculaires. L'ébauche entodermique est également polarisée. C'est dans sa partie antérieure que débute le plus souvent la

formation de la cavité gastrale et c'est là qu'elle est le mieux développée. C'est encore là qu'a commencé la disparition des particules vitellines si elles existaient chez la parenchymule.

Les planules nagent le pôle antérieur élargi tourné vers l'avant et gyrent autour de leur axe longitudinal. Ces mouvements sont dus, soit au battement des cils, soit aux contractions des muscles. Ce sont des contorsions vermiculaires en boucle ou en spirale, qui dénotent bien la grande intensité de ces contractions. Notons que, dans certains cas (*Plumularia echinulata*, *Sertularia cupressina*, *Aglaophænia Helleri*, *Sertularella polyzonias*), les planules, au lieu de nager, rampent à la façon de petites planaires (VAN BENEDEEN, 1867; HARM, 1903; KUHN, 1909; MULLER CALE et KRUGER, 1913).

2^e Larves cœloblastules. — Nous connaissons, parmi les Anthes et Leptomeduses, des formes qui possèdent deux larves différentes. Ainsi, chez les méduses qui pondent leurs œufs dans l'eau, la première forme larvaire qui sort de l'œuf est une cœloblastule. Nous avons déjà parlé de ces cœloblastules qui éclosent recouvertes de cils et mènent une vie libre. Ce n'est que plus tard que ces larves se transforment en parenchymule et puis en *planula*. C'est dans ces cas que nous avons affaire aux planules les mieux caractérisées, souvent hautement différencierées au point de vue histologique.

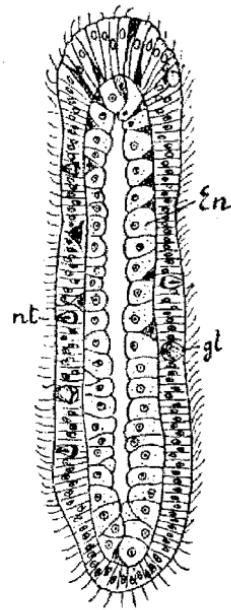


FIG. 16. — Larve planule de *Gonothrea Loveni*. Coupe longitudinale, d'après WULFERT.

En, entoderm. — nt, nématocystes. — gl, cellules glandulaires.

2^e Larve actinule. — On connaît des cas où la planule formée ne sort pas du gonophore et continue son développement à l'intérieur de ce dernier. Dans ces cas, elle se transforme en un organisme à tentacules, différent cependant du polype adulte et auquel ALLMANN a donné le nom d'*actinula*. L'éclosion a lieu au stade actinule et cette larve, pendant la période de vie libre, très courte d'ailleurs, qu'elle va mener, achève son développement.

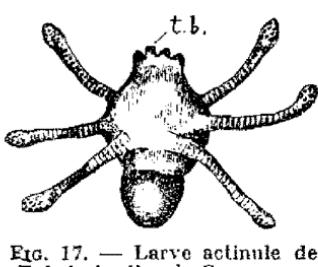


FIG. 17. — Larve actinule de *Tubularia*, d'après CIAMICIAN. t. b., tentacules buccaux.

Cette larve est surtout caractéristique des Tubularides tels que *Tubularia*, *Margelopsis*, mais on la rencontre aussi chez les Crynides (*Myriothela*, *Actinogonium*).

DÉVELOPPEMENT DES HYDROZOAires

L'actinule a une organisation fort compliquée. Elle possède déjà un hypostome, une bouche et deux cercles de tentacules : un aboral très bien développé et un oral en train de bourgeonner (fig. 17). Les tentacules possèdent des axes entodermiques bien développés. Un étranglement circulaire subdivise le corps de larve en une région orale et une aborale. Sur le pôle aboral, l'ectoderme s'épaissit et prend un caractère glandulaire. C'est l'ébauche du *disque adhésif*.

Une fois libre, l'actinule se meut, soit en nageant, soit en rampant, la bouche tournée vers le bas, au moyen de ses tentacules. En général, ces derniers sont au nombre de 4 ou 6 et dépassent rarement le nombre 8.

Somme toute, ainsi que le prouve encore toute son évolution ultérieure, l'actinule doit être considérée comme un véritable polype.

Transformation de la larve en polype

1^e Métamorphose de la planule. — Dans la règle, la vie libre des planules ne dure guère plus d'une journée, souvent même quelques heures ; après quoi, la larve tombe au fond et se fixe. Parfois (*Antennularia*) elle le fait immédiatement après son éclosion.

FIXATION. — Le mode de fixation est assez variable. Le plus souvent la planule se fixe *par son pôle antérieur élargi* (fig. 18, A, F). Or, nous savons que c'est l'extrémité postérieure qui correspond au blastopore (ce qu'on prouve par les cas de prolifération polaire). Nous pouvons donc conclure que : chez toutes les Antho- et Leptoméduses, *la fixation s'effectue par le pôle aboral diamétralement opposé au blastopore*.

Ce mode de fixation se voit parfois remplacé par quelque procédé sans doute cœnogénétique. Ainsi, chez certaines espèces de *Milrocoma*, *Tiara*, *Turritopsis*, *Stomoloca*, etc., la larve se fixe non plus par son pôle antérieur mais *par toute sa surface* (fig. 18, D, E).

FORMATION DU POLYPE PRIMAIRE. — Le procédé le plus simple de formation du polype se rencontre chez *Clava squamata*, *Cordylophora*, *Pennaria*, *Eudendrium*, etc. La planule, après s'être fixée, se transforme sans modifications importantes, par simple subdivision, en deux régions : l'*hydrante* et l'*hydrocaule*. La première reçoit l'orifice buccal et commence à se munir de tentacules nés par paires opposées. Ce n'est que plus tard que le lieu de fixation s'élargit pour donner un disque adhésif : l'ébauche de l'*hydrorhyze*.

Dans d'autres cas, la planule fixée se contracte fortement en un disque plat du centre duquel commence à s'élever une sorte de tube en cul-de-sac (fig. 18, G, H). Ce tube (qui correspond au pôle postérieur, c'est-à-dire à la région orale de la planule) représente l'ébauche de l'*hydrocaule* qui va former, dans sa région terminale, un hydrante. On peut donc dire que, dans ce cas, l'*hydrante* ne représente pas une portion de la planule mais une néoformation.

Chez la plupart des Plumularidæ et Sertularidæ, les choses sont encore plus compliquées. L'hydrocaule, qui bourgeonne sur le corps de la larve fixée par son pôle aboral, n'a plus de relation d'ordre topographique avec l'extrémité orale de la planule. Il convient de désigner avec KUHN un semblable hydrocaule par un nom spécial : un *axocaule*. Il peut même arriver (*Antennaria*) que le disque laryaire bourgeonne deux axocaudes au lieu d'un seul.

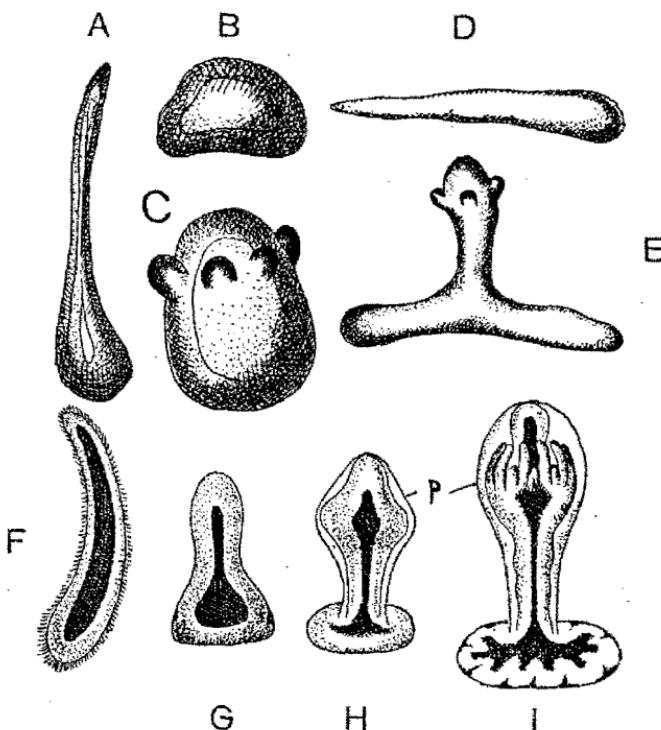


FIG. 18. — Fixation de la planule et formation du polype primaire fondateur de la colonie chez les Hydrozoaires ; chez *Clava squamata*, d'après HARM (A, C), chez *Turritopsis*, d'après BROOKS et RITTENHOUSE (D, E) et chez *Eudendrium*, d'après ALLMANN (F, I).

P, périsarcue.

C'est surtout dans les cas où la fixation de la planule a eu lieu par toute sa surface que nous rencontrons des axocaudes (*Turritopsis Stomoloca*). Tout le corps de la larve fixée se transforme alors en hydrorhize, et c'est dans la portion centrale de cette dernière que bourgeonne un axocaule qui s'accroît verticalement (fig. 18, E).

Tiara pileata nous offre un cas tout à fait curieux. La larve se fixe par toute sa surface et, une fois la fixation faite, l'extrémité orale de la larve s'élève et s'accroît dans le sens vertical, de telle sorte que son axe longitudinal fait maintenant un angle de 90° avec l'axe de l'extrémité

aborale qui reste couchée et fixée au substratum et devient l'hydro-rhyze.

Passons maintenant à la formation des hydrantes à l'extrémité des hydrocaules. Le processus, dans certains cas, est très compliqué. Dans les cas les plus typiques la portion terminale de l'hydrocaule (qui correspond, comme nous avons déjà dit, à la région blastoporaire de la larve) se renfle en massue (fig. 18, G) dont l'extrémité terminale s'allonge en *hypostome* au centre duquel l'archentéron se met en relations avec le dehors par une *bouche*. Cette dernière se forme par simple écartement des cellules entodermiques. Sur la périphérie de l'hydrante, à quelque distance de la bouche, poussent les tentacules disposés en cercles. Ils naissent de la façon suivante : Il apparaît d'abord, dans l'entoderme, un cercle de cellules cytologiquement distinctes des autres entodermiques. Dans ce cercle, d'abord continu et fait d'un assez petit nombre d'éléments, on voit bientôt se différencier des foyers de prolifération distincts et radiairement placés. C'est là que prendront naissance les axes entodermiques des tentacules. Les massifs cellulaires, qui se forment au niveau de ces foyers, refoulent l'ectoderme qui les recouvre et le jeune tentacule apparaît alors à la surface de l'hydrante comme un petit bourgeon. Ce bourgeon grandit et les cellules entodermiques s'y disposent en une file régulière.

Le disque adhésif donne des prolongements latéraux qui en assurent la fixation. Le polype, en voie de formation, se couvre d'un *périderme* sécrété par l'ectoderme, parfois presque aussitôt après la fixation de la planule.

2^e Métamorphose de l'actinule. — La transformation de l'actinule en hydraire adulte est assez compliquée. La portion aborale se fixe et devient l'hydrocaule, le disque adhésif se trouvant remplacé par un hydrorhyze. Les tentacules larvaires persistent chez la Tubulaire, mais chez *Myriothela* ils disparaissent et sont remplacés par d'autres, définitifs cette fois. Leur nombre s'accroît jusqu'au nombre normal de l'espèce. Ceux qui n'étaient pas encore parfaits achèvent leur développement. On voit les axes entodermiques des tentacules se réunir entre eux à l'intérieur de la larve par un cordon de tissu parenchymateux, d'origine également entodermique et qui, tout comme chez les Tubulariidés adultes, forme une ceinture équatoriale entre l'ectoderme et la cavité gastrovasculaire. La cavité gastrale elle-même subit des modifications très sérieuses et donne le système canaliculaire si complexe des Tubulaires adultes.

1. A partir des recherches de E. VAN BENEDEN (1847) et jusqu'à ces derniers temps (WOLTERECK, 1905, GOETTE, 1907) on a pu assister à des tentatives pour prouver l'homologie des Actinules et des Méduses. Mais nous ne pouvons reprendre ici toutes ces spéculations d'ordre morphologique et phylogénétique qui n'ont point de fondement embryologique sérieux et qui paraissent assez négligeables depuis le travail de SALEN SKY (1911).

II. — DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE DES MÉDUSES HYPOGÉNÉTIQUES

Les méduses hypogénétiques ne présentent pas d'alternance de génération sexuelle et de multiplication asexuée. Chez elles, l'œuf donne une larve qui se transforme directement en une méduse définitive.

1^o Trachyméduses

Notons tout d'abord que le développement de ces méduses est très condensé. Ainsi, la gastrule des Geryonidæ (fig. 19, C), formée par déla-

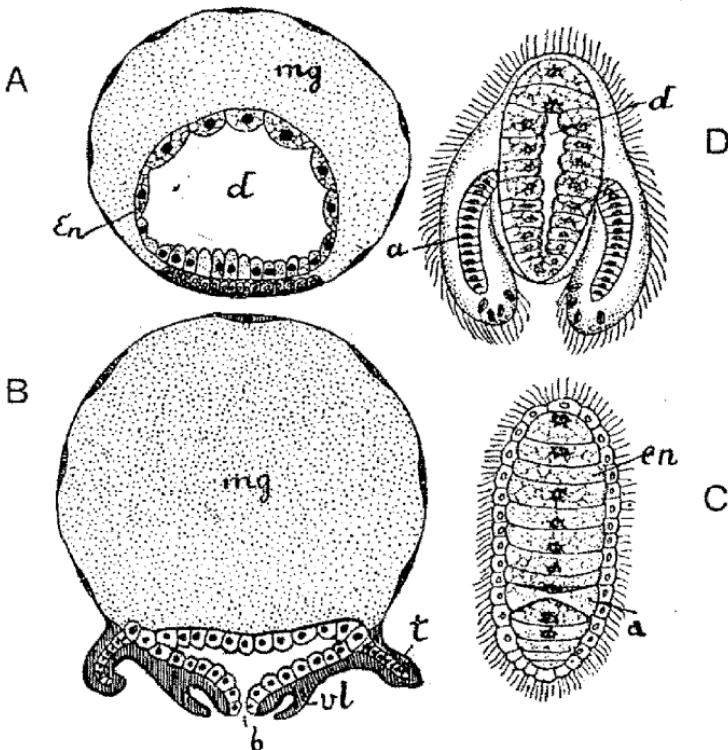


FIG. 19. — Développement de *Geryonia hastata* (A, B) et *Aglaura hemistoma* (C, D), d'après METSCHNIKOFF.

A, larve diploblastique de *Geryonia* ayant sécrété la mésoglée (mg) et montrant l'épaississement d'ectoderme dans la région du pôle oral. — B, évolution du disque ectodermique oral (hachuré) et de la vésicule entodermique qui s'y accolé. — C, larve planule d'*Aglaura* montrant l'entodermie se préparant (a) à pousser les axes tentaculaires. — D, actinule nageante d'*Aglaura*. — a, axes tentaculaires entodermiques. — b, bouche. — d, cavité gastrovasculaire. — En, entodermie. — mg, mésoglée. — t, tentacules. — vl, velum.

mination coeloblastique, se transforme en une sorte de ballon ectodermique rempli d'une substance gélatineuse transparente : la mésoglée et dans laquelle se trouve placée une toute petite vésicule entoder-

mique (fig. 19, A). Cette vésicule se rapproche de l'ectoderme et s'y accolé en un point qui marque le futur pôle oral. En ce point, la paroi ectodermique s'épaissit fortement et constitue une sorte de disque d'épithélium cubique ou cylindrique — tout le reste de la surface n'étant fait que d'un épithélium plat (fig. 19, A). Au centre de ce disque oral, sur lequel on remarque déjà une saillie conique — ébauche du *manubrium* — se perce la *bouche*. L'ébauche manubriale s'allonge en même temps qu'un repli circulaire, plein et uniquement fait d'ectoderme, apparaît à la périphérie du disque oral et constitue l'ébauche du *velum*. Le cercle de *tentacules* se différencie et ces organes présentent des axes entodermiques pleins (fig. 19, B).

La face orale de la jeune méduse se déprime de façon à donner la cavité de la cloche. En somme, nous avons maintenant à faire à quelque chose qui ressemble fort à une méduse définitive, mais qui diffère encore passablement de l'adulte, non seulement sous le rapport de la forme générale, mais encore sous ceux des tentacules et des statocystes. En ce qui concerne les premiers, notons que les tentacules larvaires sont appelés à disparaître pour être remplacés par d'autres définitifs. En somme, nous avons affaire ici à un développement presque direct.

Mais il n'en va pas de même chez d'autres Trachyméduses, *Aglaura* par exemple, où nous trouvons une métamorphose assez marquée. La larve est une planule avec quelques particularités curieuses. En effet, les grosses cellules entodermiques sont disposées à la façon de pièces de monnaie dans une pile (fig. 19, C). Cette larve, munie de longs cils sur toute la surface de son ectoderme, nage librement. A un moment donné, son entoderme se délamine de telle sorte qu'au centre apparaît une lumière, d'abord simple fissure, ébauche de la cavité gastrale qui va se mettre en relations avec le milieu extérieur par un orifice buccal. Deux tentacules massifs, ciliés et parfaitement symétriques, apparaissent dans la région orale. Ils sont pourvus d'un axe entodermique dont les initiales ont apparu dans l'entoderme de la planule avant même que l'ait fait la cavité archentérique (fig. 19, D). Apparaissent ensuite deux autres tentacules et les statocystes. La région orale s'allonge pour former un hypostome. En un mot, nous arrivons à une véritable actinule qui, tout en nageant, va se transformer directement en une méduse adulte.

2^e Narcoméduses

Dans les développements des Narcoméduses, le stade larvaire planule est parfaitement marqué (fig. 20, A). Il résulte de la transformation d'une gastrule formée par le procédé classique de migration multipolaire. La planule de *Solmundella*, parfaitement ciliée, a une forme allongée et est un peu plus renflée en son milieu qu'à ses pôles. Dans sa région moyenne, son entoderme est multistratifié, tandis qu'au niveau

de ses portions extrêmes, il n'est fait que d'une seule rangée de cellules.

L'évolution de cette planule est extrêmement remarquable. Sa région moyenne, déjà renflée, se renfle encore davantage et c'est à son niveau qu'apparaît la cavité gastrale. Les régions extrêmes de la planule se transforment en deux tentacules pleins qui conservent toujours leur entoderme axial fait de cellules empilées. La cavité gastrale, maintenant tapissée d'épithélium, s'ouvre à l'extérieur par un orifice buccal situé sur le pôle oral de la région gonflée. Nous avons affaire, à ce stade, à une sorte de petit polype à deux tentacules (fig. 20 B).

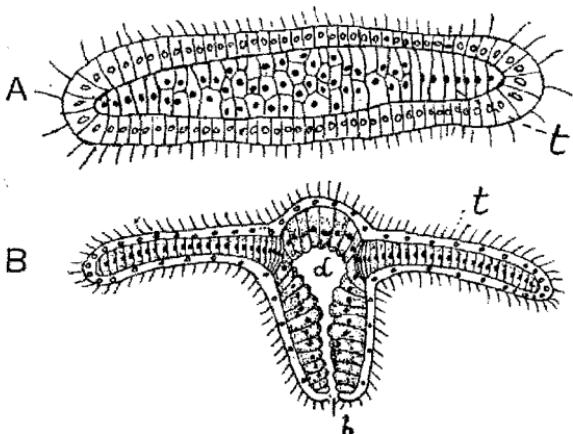


FIG. 20. — Deux stades du développement de *Solmundella mediterranea*, d'après METSCHNIKOFF.

A, larve planule allongée transversalement et montrant aux deux extrémités son entoderme effilé pour former les axes tentaculaires (t). — B, larve bitentaculée très jeune. — b, bouche. — d, cavité gastro-vasculaire.

Il importe à noter que sur le pôle aboral de la larve bitentaculée de *Solmundella mediterranea*, WOLTERECK (1905) a constaté l'existence d'une aire ciliée et qui représente sans doute l'équivalent morphologique de l'organe aboral sensitif, d'une structure très compliquée, qui existe chez une Narcoméduse remarquable, *Hydroclena Salenskii*, trouvée par l'auteur de ce livre à l'Archipel indo-australien (DAWYDOFF, 1903).

La larve bitentaculée est fort caractéristique pour le genre *Solmundella*, chez les autres Narcoméduses, une seconde paire de tentacules paraît en croix sur la première.

Une remarque importante est à faire à propos des axes larvaires des Narcoméduses. Ces axes ne coïncident pas avec ceux des autres Hydrozoaires. En effet, on sait que, typiquement, l'axe longitudinal d'une planule correspond à l'axe longitudinal d'un polype ou d'une méduse. Or, ici, l'axe longitudinal de la méduse et de la larve bitentaculée est perpendiculaire à l'axe longitudinal de la planule.

On pourrait croire que la larve bitentaculée des *Solmundella* représente une véritable actinule. Mais SALENSKY (1911) a montré que, dans la larve en question, existaient déjà de véritables caractères de méduse. Ainsi la cavité gastrale de la prétendue actinule nageante s'est disposée de façon à former quatre poches en deux paires symétriques par rapport à l'axe tentaculaire et réunies entre elles par des lames cellulaires unistratifiées — ébauches des plaques entodermiques de la méduse future. Cependant il est permis sans doute d'homologuer à l'actinule la larve jeune et non encore pourvue de ces caractères de méduse.

La métamorphose a lieu après une longue période de vie larvaire. Paraissent d'abord, sur la surface extérieure de la larve, quatre replis ectodermiques qui correspondent aux quatre poches de l'entoderme. Ces replis finissent par s'unir de façon à n'en plus former qu'un seul, circulaire : l'ébauche de la cloche. Les lignes de soudure des quatre replis primitifs restent reconnaissables et constituent les dites *péronies*. La cloche recouvre peu à peu la face orale qui pousse un manubrium. A l'intérieur, les quatre poches gastriques donnent naissance aux *canaux radiaires*. Somme toute, le développement des Narco- et Trachyméduses ne saurait les faire considérer comme de vraies méduses hypogénétiques, encore que la génération asexuée polypoïde n'y soit pas si nettement marquée que chez les Lepto- et Anthoméduses nageuses. En se basant sur l'existence chez elles (*Aglaura*, *Solmundella*) d'un stade polypoïde nageur, certains auteurs ont voulu même considérer ces méduses comme métagénétiques. Cette façon de voir fut combattue, en particulier par SALENSKY. Mais l'étude du développement des méduses parasites va nous convaincre qu'il n'existe pas de différence fondamentale entre le type métagénétique et le type hypogénétique.

3^e Développement des Narcoméduses parasites

Il existe un groupe de méduses : celui des Cuninides (*Cunina*, *Cunoctantha*) dont le développement présente une série de particularités extrêmement remarquables découvertes par METSCHNIKOFF et étudiées récemment par STCHELKANOVITZEFF (1906), WOLTERECK (1904), BIGELOW (1906), HANITSCH (1911), etc.

Dans le cas le plus simple, celui de *Cunoctantha octonaria*, la planule donne naissance à une larve bitentaculée qui rappelle celle de *Solmundella*. Cette larve va se fixer sur le bord ombrellaire d'une Leptoméduse: *Turritopsis*, puis émigre dans sa cavité sous-ombrellaire. Là, elle acquiert une seconde paire de tentacules en croix sur la première et s'installe définitivement sur le manubrium de son hôte. Elle insinue alors son propre manubrium, extraordinairement développé, dans la bouche de son hôte, aux dépens duquel elle doit vivre en ectoparasite. Alors commence la période de multiplication asexuée. La *Cunoctantha* développe

un stolon sur sa face aborale et c'est sur ce stolon que vont bourgeonner de nouvelles larves polypoïdes (au nombre de 6-7). Cela fait, la larve mère développe son ombrelle et se transforme en une méduse normale qui devient libre et passe à la *reproduction sexuelle*. Les larves filles se comportent de la même façon que leur mère et se reproduisent par voie sexuée.

La reproduction des autres Cuninides (*Cunoctantha parasitica*, *C. Kael-likeri*, *Cunina rhododactyla*, *C. proboscidea*) est beaucoup plus compliquée. La cellule génitale fécondée⁽¹⁾ de ces méduses se divise en deux cellules dont l'une seulement est destinée à donner l'embryon. L'autre a un sort des plus remarquables. Elle grossit considérablement et émet des pseudopodes grâce auxquels elle englobe complètement sa sœur embryonnaire. Mais, chose curieuse, cette espèce de phagocyte, au lieu de dévorer sa proie, la protège, la nourrit et la transporte (d'où le nom de *phagocyte*) à travers les tissus de la méduse, leur mère commune, jusqu'à l'endroit propice où doit se passer la suite du développement : un des canaux gastro-vasculaires.

Chez *C. parasitica*, la cellule germinale reste associée à la cellule amœboïde et l'embryon qui se développe, englobe son phagocyte et l'enferme dans sa cavité gastrale. Ce dernier pratique une fente dans la paroi de l'embryon et y fait passer ses pseudopodes grâce auxquels il peut promener tout l'ensemble. Il va sans dire que la fente en question n'a rien à voir avec un blastopore (fig. 21, A).

Transportée par ce singulier phagocyte, qui représente peut-être une sorte de follicule mobile, la cellule germinale subit une segmentation

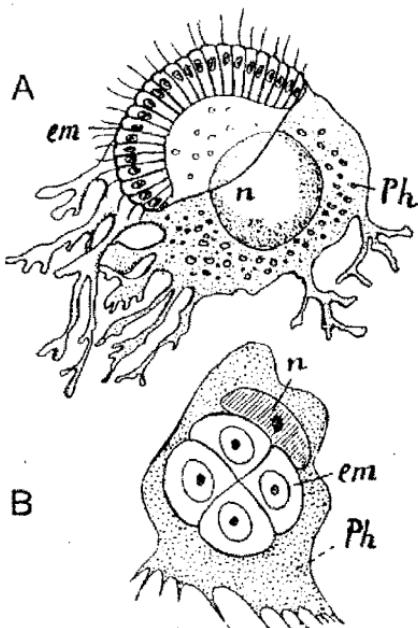


FIG. 21. — Deux embryons de Cuninides transportés par leur phagocyte, d'après METSCHNIKOFF.

A, embryon de *Cunina parasitica* au stade blastula installé sur son phagocyte porteur. — B, embryon de *C. proboscidea* au stade 4 contenant à l'intérieur du phagocyte. — em, embryon. — Ph, phagocyte. — n, son noyau.

1. METSCHNIKOFF croyait que l'embryon des Cuninides se développait non pas aux dépens d'un œuf mais à ceux d'une cellule non fécondée, non comparable à un œuf et ayant plutôt valeur de spore. Et c'est pourquoi les faits que nous allons décrire ont été longtemps connus sous le nom de faits de *sporogonie*. Mais STCHELKANOV TZEFF (1906) a prouvé que les prétendues spores n'étaient pas autre chose que de véritables œufs fécondés.

normale (fig. 21, B) et se trouve déjà au stade morule au moment où elle se voit fixée dans le canal gastro-vasculaire de la méduse mère. Une fois son rôle terminé, le phorocyte dégénère, l'embryon devient libre, se recouvre de cils, passe dans la cavité gastrique de sa mère et y continue son évolution en se transformant — si on a affaire à *G. proboscidea* — en une petite méduse à ombrelle et vélum réduits mais pourvue d'organes génitaux bien développés. Nous avons donc une première génération de méduses obtenue par voie sexuée. Ce sont les petites méduses parasites de leur mère. Mais elles vont en sortir et vivre libres. Pas pour longtemps, car elles vont pénétrer dans la cavité gastrique des Trachoméduses (*Geryonia*, *Carmarina*, *Liriope*). C'est là qu'elles vont pondre et que leurs œufs vont donner une deuxième génération — également sexuelle — de larves actinulaires qui se fixeront en quelque point de la paroi gastrale hospitalière. Ce sont ces larves fixées qui vont entrer en voie de multiplication asexuée. Sur leur pôle aboral, se formera un court *stolon* diploblastique sur lequel va bourgeonner une troisième série d'individus en forme d'actinules, qui donneront à leur tour les méduses définitives (METSCHNIKOFF, 1886 ; SCHELKANOVTEFF 1906).

En somme, on peut dire qu'on a, chez les Cuninides, une véritable méttagénèse — une alternance de deux — et même de trois générations dont deux sont de nature sexuelle et la troisième asexuée.

REPRODUCTION ASEXUÉE DES HYDROZOAires

L'organisme des Hydrozoaires est extrêmement plastique et ses facultés de dédifférenciation sont poussées au plus haut degré. Aussi les modes de multiplication asexuée qu'on y observe sont-ils des plus divers. En plus du bourgeonnement et de la division on y rencontre des processus fort curieux tels que la « frustulation » (scissiparation), la stolonisation, etc.

La multiplication asexuée joue un rôle des plus importants dans l'existence des Hydroméduses, principalement des métagénétiques. Chez ces dernières, nous le savons déjà, la génération sexuée résulte d'un bourgeonnement. De plus, dans certains cas, elles sont capables de se reproduire asexuellement.

I. — DIVISION

On peut la rencontrer déjà au cours des stades embryonnaires. Ainsi, par divisions répétées, la blastule d'*Oceania armata* donne naissance à toute une série de blastules filles (METSCHNIKOFF).

Le procédé par division est surtout répandu chez les Hydroïdes où la génération médusoïde n'existe pas. Ainsi chez les Hydres (*Hydra*),

tout le monde connaît les très intéressantes observations et expériences de TREMBLEY (1744) et RÖSEL VON ROSENHOF (1755) sur la division de l'hydre d'eau douce.

Bien qu'elle y soit importante, la division ne joue pas encore, dans l'existence des Hydres, un rôle aussi fondamental que fait le bourgeonnement. Pourtant les Hydres parasites (*Polypodium*, l'hôte bien connu des œufs de Sterlet — *Accipenser ruthenus* — de la Volga) présentent surtout des faits de division lors de leur existence libre (USSOFF, 1887; LIPIN, 1911).

On distingue la division transversale de la longitudinale.

1^o **Division transversale.** — C'est la plus caractéristique et la mieux étudiée (KÆLITZ, 1908, etc.). C'est aussi la plus fréquente. On l'observe aussi bien sur les adultes que sur les bourgeois. Un étranglement sépare l'hydre en deux portions superposées. La supérieure régénère un disque fixateur, l'autre : l'hypostome avec la bouche et des bras. Les deux individus se séparent ensuite. Tout cela n'a duré que 2-3 jours.

2^o **Division longitudinale.** — Bien qu'elle ait été considérée comme normale, elle n'est pas aussi fréquente que la transversale.

Étudiée par PARKE (1900), LEIBER (1909) et KÆLITZ (1910), elle fut récemment mise en doute (ISSAJEFF, 1923).

Chez *Hydra*, le processus débute dans la région de l'hypostome. Il marche fort lentement et demande parfois plusieurs semaines pour s'accomplir. Aussi trouve-t-on souvent des hydres doubles, encore unies par leurs régions pédieuses.

La division longitudinale n'est pas particulière aux seuls Hydropolypes. Elle se rencontre aussi chez les Méduses. On sait maintenant qu'elle n'est pas ici aussi rare qu'on l'avait cru, surtout chez les individus jeunes. KÆLLIKER (1853), M. DAVIDOFF (1881), LANG (1886) et A.-G. MAYER (1911) l'ont décrite chez des *Aequoridæ*, *Eucopidæ* tels que *Phialidium* et *Gastroblasta*. On l'a observée aussi chez les larves (*Cunina parasitica*, d'après WOLTERECK, 1904 et HANITSCH, 1911).

C'est ordinairement la division du manubrium qui précède celle du disque. Il arrive parfois qu'une première division n'est pas complètement achevée quand paraît une seconde. On a alors une petite colonie temporaire, faite de quatre individus incomplets dont chacun ne possède encore qu'un seul canal radiaire. Il arrive parfois que la division se complique de bourgeonnement et de régénération. C'est ce qui arrive chez *Phialidium*, *Gastroblasta*, *Niobia*. Ainsi le manubrium ne se divise pas et passe tout entier à un seul des deux individus. L'autre doit alors régénérer le sien.

II. — BOURGEONNEMENT

Il existe aussi bien au cours de la période sexuée du cycle évolutif qu'à celui de sa phase asexuée.

1^o Bourgeonnement des embryons

Il est très répandu chez les Hydrozoaires. Rappelons d'abord le cycle évolutif des Narcoméduses parasites telles que *Cunina* et *Cunoctanha* où la jeune larve bourgeonne de petites méduses sur un stolon formé par son pôle aboral. Étudions un peu le cas du *Polypodium hydriforme*. Nous allons y trouver un bourgeonnement embryonnaire des plus remarquables (LIPIN, 1909, 1911). Placé dans un œuf de Sterlet, l'embryon atteint le stade planule. Puis, il s'allonge en un long tube, forcé, pour se loger dans l'œuf, de s'enrouler en spirale et sur lequel naissent de nombreux bourgeons. Chose curieuse, dans ce tube, l'ordre des feuillets est inversé : l'entoderme étant au dehors et l'ectoderme en dedans. Il faut peut-être voir, dans cette orientation anormale, le résultat d'une adaptation à la vie parasite. On conçoit, en effet, que l'embryon trouve plus de facilités à se nourrir, mettant son entoderme digestif au contact direct des aliments contenus dans l'œuf hospitalier.

Naturellement, dans les bourgeons, l'ordre des feuillets sera le même que celui du tube et il en résultera que les tentacules, formés par les bourgeons, feront saillie à l'intérieur de ces derniers. Mais, dans la suite, les bourgeons s'invaginent à l'intérieur du tube. En face de chaque bourgeon, sur la paroi du tube opposée à leur insertion, se perce un orifice. Tous les orifices du tube s'unissent en une seule fente longitudinale par où pourront sortir au dehors tous les bourgeons avec leurs tentacules. Ainsi se récupère l'ordre normal de leurs feuillets. Tout l'ensemble quitte alors l'œuf du Sterlet et devient libre. Le stolon se fragmente de telle façon que chacune de ses portions devient un polype à douze tentacules.

2^o Bourgeonnement pendant la phase sexuée

a) **Hydres d'eau douce.** — Son importance est primordiale, surtout pendant l'été, et l'intensité de son activité dépend principalement des conditions alimentaires. Selon CHUN (1894), un seul polype peut, au cours d'une année, fournir 600 millions d'individus nouveaux (il donne, par mois, 20 bourgeons environ et la période d'activité dure 9-10 mois). Le plus souvent, les bourgeons se détachent de leur producteur et vont s'établir pour leur compte. Parfois, la séparation n'a pas lieu, de telle sorte qu'il s'établit une colonie de 15-20 polypes qui peuvent, eux-mêmes, bourgeonner à leur tour (TREMBLEY, 1744).

Ce bourgeonnement a retenu l'attention de nombreux observateurs. Aussi existe-t-il sur lui une bibliographie très abondante (STECHE, 1908 ; INISCHOLZ, 1909). Le processus semble très simple : un bourgeon n'étant qu'un diverticule latéral diploblastique du corps maternel. La bouche s'y perce apicalement. Autour de cette dernière, apparaissent des évaginations qui sont les tentacules et le nouveau polype n'a plus qu'à se détacher. Telle est, du moins, la description classique de BRAEM (1894) et de SEELIGER (1899). Cependant, il n'est pas impossible que les choses soient beaucoup plus compliquées. LANG (1892), puis HADZI (1909) mettent en relief le rôle de certaines cellules dites interstitielles, sous-épithéliales et non différenciées dans la formation du bourgeon. On observe, dans le voisinage de la région où ce dernier doit apparaître, une prolifération intense des dites cellules. Certaines d'entre elles passent dans l'ectoderme, les autres s'incorporent à l'entoderme après avoir traversé la membrane qui sépare les deux feuillets. Finalement, ces cellules se substituent aux éléments différenciés et constituent le bourgeon. Il est donc de toute particulière importance d'insister sur ce fait que le bourgeon ne résulte pas d'éléments ayant déjà subi la différenciation blastique mais de cellules indifférentes qui, subissant des divisions, fournissent des produits différenciés. N'y a-t-il pas là une véritable embryogénèse ? Pourtant nous croyons devoir noter, qu'en raison de leur importance même, les données de LANG et de HADZI méritent confirmation.

b) *Hydroïdes marins*. — Dans certains cas, les bourgeons de ces polypes, au lieu de se fixer immédiatement, se transforment en organismes larviformes semblables à des planules rampantes. A leur tour, ces planules vont bourgeonner des planules filles. Telles sont les observations faites sur *Haleremita* par SCHAUDINN (1894), sur *Microhydra* par POTTS (1906, 1908) et par GÖTTE (1909) et sur *Gonianemus* (qui n'est d'ailleurs qu'une larve de Trachyméduse), par GOTO (1903) et par PERKINS (1903).

c) *Méduses libres métagénétiques*. — Ce mode est assez répandu parmi les Anthoméduses. Citons : Margellidae ; *Rathkea*, *Lizzia*, *Bougainvillea*, *Podocoryne* ; parmi les Codonidae : *Sarsia*. Il existe aussi chez les Leptoméduses (*Ephenthesis*, *Eucheilola*, etc.).

Cette reproduction a été découverte par SARS en 1846 et surtout étudiée par CHUN (1894), TRINZI (1904) et MAYER (1910).

Les bourgeons apparaissent aux points les plus divers et on observe, à cet égard, des différences même entre des formes très proches parentes. Ils peuvent paraître sur le manubrium (Margellidae), aux bases des tentacules (Codonidae), sur la surface sous-ombrelleaire, au voisinage des canaux radiaires (Leptoméduses), etc. Le cas le plus classique est celui de *Sarsia gemmifera* qui possède un manubrium excessivement long et

sur lequel bourgeonnent de petites méduses. Sur les pédicules de ces dernières naissent des bourgeons de deuxième ordre. Mais le manubrium des petites méduses de premier ordre bourgeonne à son tour des méduses petites filles.

En général, les bourgeons apparaissent suivant un ordre défini de telle sorte qu'on peut parler — pour un groupe donné bien entendu — d'une loi de bourgeonnement. Remarquons aussi qu'à propos des méduses libres, toujours la multiplication asexuée devance la reproduction sexuelle, les produits génitaux ne se forment qu'après la fin de la période de bourgeonnement.

Dans la majorité des cas, deux feuillets prennent part à la constitution des bourgeons : l'ecto- et l'entoderme (NEKRASSOFF, 1911 ; MAYER, 1910). Mais il existe, à cela, des exceptions très remarquables, décrites

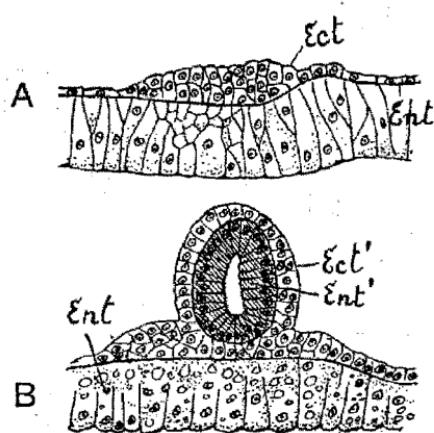


FIG. 22. — Formation du bourgeon médusoïde sur le manubrium de *Rathkea octopunctata*, d'après CHUN.

A, bourgeon constitué par une seule paroi ectodermique. — B, bourgeon devenu diploblastique présentant ecto et entoderme. — Ect, Ent, ecto et entoderme du manubrium maternel. — Ect', Ent', ecto et entoderme du bourgeon.

par CHUN chez les Margellides et confirmées par les auteurs précités. Alors la méduse fille ne se forme que d'ectoderme et l'entoderme maternel ne prend aucunement part à sa constitution. Au point où doit se former le bourgeon, l'ectoderme s'épaissit, devenant pluristratifié. Dans cet épaissement vont se différencier deux assises cellulaires. L'interne ne tarde pas à évoluer en une vésicule : l'ébauche de la cavité gastrale, tandis que l'autre représente l'ectoderme de la méduse future (fig. 22).

Il va sans dire que de semblables faits n'ont pas été sans commentaires. BRAEHM, tout en confirmant les observations de

CHUN, en a tenté une interprétation fort séduisante. Il s'agirait d'un phénomène rentrant dans le cadre des faits de parthénogénèse. Le soi-disant bourgeon ectodermique résulterait du développement d'une seule cellule totipotente, placée dans l'ectoderme. Cette cellule aurait, par conséquent, valeur d'ovule et son évolution serait une véritable embryogénie. On emploie quelquefois le mot *gonoblastie* pour qualifier ce phénomène. La question reste toujours pendante, la manière de voir de BRAEHM (1908) étant fort discutable.

Ordinairement les méduses bourgeonnent d'autres méduses. Il y a pourtant des exceptions. Brooks (1888) a décrit — et Mayer (1910) l'a confirmé — chez une méduse Eucopte américaine : *Epenthesis Mac-*

Gradii, des bourgeons formateurs de polypes, en ce sens qu'ils évoluent en blastostyles, c'est-à-dire en hydrantes différenciées porteurs d'individus médusiformes, de gonophores ou de méduses.

3^e Bourgeonnement pendant la phase asexuée

a) **Bourgeonnement des Hydropolypes solitaires.** — Il a été observé chez *Tiarella*, *Mærisia*, etc. Ce dernier genre est particulièrement intéressant. L'hydropolype solitaire de *Mærisia inkermanica* de la Mer Noire donne deux sortes de bourgeons. Les uns, volumineux, se transforment en polypes ; les autres, plus petits, fournissent des méduses. La multiplication est très intense, 22 polypes naissent à la fois en l'espace de 4 jours (OSTROUMOWA-PALTSHIKOVA, 1924).

C'est grâce au bourgeonnement que, pendant la phase asexuée, se constitue, chez les méduses métagénétiques, la colonie d'Hydroïdes. C'est aussi par le même procédé que les polypes donneront les individus sexués : *méduses*, *médusoïdes* ou *gonophores*.

b) **Formation de la colonie.** — Une fois formé, le jeune polype se met à bourgeonner. On voit à l'endroit où va se former le bourgeon — *blastozoïde* — une prolifération énergique des éléments de l'ecto- et de l'entoderme. Cela détermine une saillie extérieurement visible et qui comprend de l'ectoderme, de l'entoderme et généralement, une cavité gastrale, diverticule de celle du polype. Il est rare que cette dernière manque. Le bourgeon n'a plus qu'à s'allonger en un tube qui évoluera de la même façon que celui qui a donné naissance au polype génératrice (p. 40).

Ainsi donc le polype que nous avons vu se former par voie sexuée, se met à se multiplier asexuellement. Il en résulte une colonie d'Hydroïdes. En certains points des tiges de cette colonie apparaissent les éléments génitaux qui émigrent dans les individus porteurs et c'est là qu'ils subissent leur maturation et, comme nous l'avons vu, parfois une partie de leur évolution ultérieure.

c) **Formation des méduses.** — Les bourgeons qui doivent donner des méduses apparaissent soit sur des blastostyles soit, plus simplement, sur les axes mêmes de la colonie. Ils sont diploblastiques, faits d'ectoderme et d'entoderme et contiennent un diverticule de la cavité gastrique. En un mot, au début, ils ne diffèrent en rien de ceux qui ont donné naissance aux polypides, mais des différences ne tardent guère à apparaître. En effet, à l'apex distal du bourgeon, l'ectoderme épaisse devient pluristratifié. Il y a, à ce niveau, une zone de prolifération et le massif cellulaire résultant de son activité se détache de l'ectoderme. Il refoule sous lui la couche entodermique et leur ensemble fait hernie dans la cavité gastrale du bourgeon (fig. 23, B). Le massif cellulaire ainsi

proliféré est désigné sous le nom de *nodule médusaire* (« Glockenkern » des Allemands). D'abord plein, il ne tarde pas à se creuser d'une cavité qui n'est pas autre chose que la future cavité sous-ombrelleaire de la

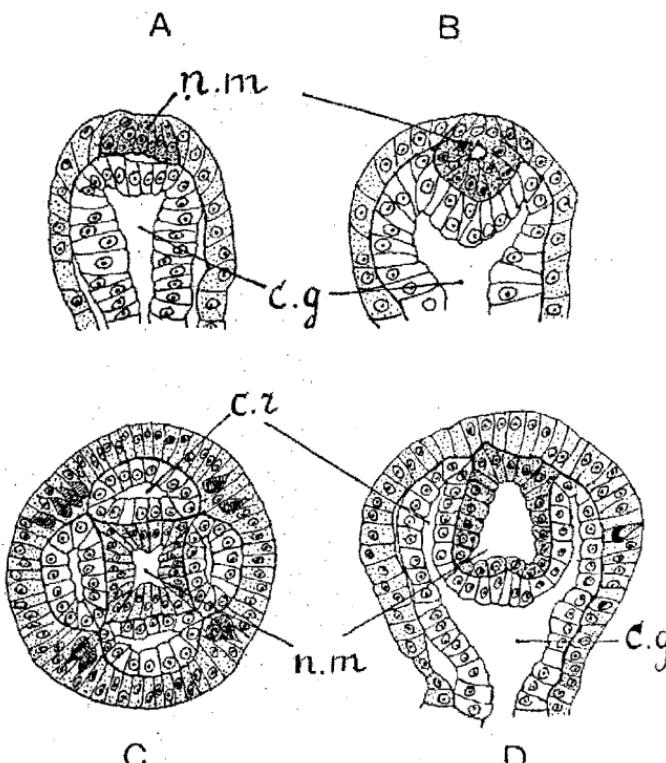


FIG. 23. — Trois stades de la formation de la méduse (*Syncoryne Sarsii*), par bourgeonnement, d'après KÜHN.

A-D, coupes longitudinales. — C, coupe transversale du bourgeon au stade D. — c. g., cavité gastrovasculaire. — c. r., canaux radiaires. — n. m., nodule médusaire.

méduse. Au fur et à mesure que cette vésicule sous-ombrelleaire s'accroît, la cavité gastrovasculaire du bourgeon se comprime. Cette cavité gastrale poussera, autour du sac sous-ombrelleaire, quatre prolongements : futurs canaux radiaires de la méduse (fig. 23 C, D). Entre eux se trouve tendue — par conséquent dans les espaces interradiaux — une membrane entodermique, unistratifiée, connue sous le nom de *membrane cathamnale*. Elle résulte de la soudure, dans le plan interradial, d'ailes latérales, unistratifiées, poussées par les canaux radiaires (1).

1. Les anciennes descriptions de la formation du sac gastral ne concordent pas avec celle qu'on vient de lire. Il fut un temps où tout le monde acceptait la manière de voir d'AGASSIZ selon laquelle la cavité gastrale entoure primitivement toute la surface libre du nodule médusaire.

Au niveau des quatre zones interradiales, le nodule médusaire comprime et

Puis les quatre canaux radiaires se soudent par leurs extrémités libres de telle façon que se trouve formé le futur *canal marginal* de la méduse adulte.

La suite du développement est facile à comprendre. Une perforation, née sur l'apex du bourgeon, fait s'ouvrir au dehors la cavité sous-ombrelle. C'est l'orifice du futur *vélum*.

Au centre de la sous-ombrelle apparaît une protubérance — l'ébauche du *manubrium* qui se perce d'une *bouche*. La *mésoglée* se développe dans tous les espaces libres, compris entre l'*ecto-* et l'*entoderme*. Les *tentacules* font leur apparition. Le pédicule proximal du bourgeon — maintenant méduse — persiste quelque temps puis finit par se rompre.

Telle est la formation de la méduse libre. Celle des médusoïdes sessiles suit exactement le même schéma. Cependant jamais la cavité sous-ombrelle ne s'ouvre à l'extérieur, bien qu'elle atteigne parfois un développement considérable (*Cladocoryne*, *Gonothyrea*, etc.). Le plus souvent, d'ailleurs, elle reste assez réduite (*Clava*). Parfois, le nodule médusaire reste massif (*Privotella*, *Cordylophora*). Enfin, dans quelques cas, il ne se forme même plus, le gonophore se trouvant réduit à un diverticule diploblastique porté sur la tige coloniale. C'est les cas des gonophores dits styloïdes des *Eudendrium simplex*, *Dicoryne conferla*, etc.

Il ne nous reste plus qu'à dire quelques mots des *cellules génitales* qu'on trouve, soit dans les gonophores, soit dans les méduses libres. Nous savons qu'elles tirent leur origine indifféremment de l'*ectoderme*, ou de l'*entoderme*. Souvent nées à distance des points où elles vont subir leur développement elles émigrent secondairement, par mouvements amiboides dans les bourgeons des futurs individus sexués (WEISMANN, 1880-83 ; DE VARENNE, 1881-82). Elles viennent alors se placer soit dans l'*ectoderme*, soit — c'est le cas de certains gonophores — dans la cavité sous-ombrelle qu'elles finissent par remplir.

réduit la cavité gastrale. Celle-ci ne persistera donc qu'en position radiale sous forme de quatre canaux. Primitivement, la membrane cathannale doit être faite de l'accolement de deux assises entodermiques. Secondairement, ces deux couches se réduisent à une seule.

Tablant sur cette description, donnée par AGASSIZ (1862), O. et R. HERTWIG (1878) et CLAUS ont édifié leur comparaison entre le polype et la méduse. Il était nécessaire de pouvoir homologuer le bord circulaire périostien du polype au bord, également circulaire, de la cloche des méduses. Pour cela, il fallait bien trouver le moyen de faire dériver d'une cavité gastrale continue — représentant celle du polype — la cavité discontinue des quatre canaux radiaires de la méduse. C'était facile en faisant intervenir les interprétations d'AGASSIZ.

Nous savons à présent que ces dernières ne sont pas tout à fait exactes (GÖETTE, 1907, confirmé par KUHN, 1910, et par GOTO, 1910). Cependant la comparaison des frères HERTWIG n'en reste pas moins valable. Nous connaissons certaines Tubulaires où les ébauches des canaux radiaires (du gonophore) sont de simples cordons pleins faits d'une seule file de cellules. Cette remarque nous autorise à ne pas tenir pour irréductible la difficulté qu'apporte à l'interprétation la présence d'une membrane cathannale unistratifiée chez la méduse.

III. — FRUSTULATION, STOLONISATION

Frustulation. — La colonie isole de petits fragments — qui sont, si l'on veut, des bourgeons *in statu nascendi* — qui s'individualisent à l'intérieur du périsarque et s'y dédifférencient. Ils prennent alors l'aspect de corps ovoïdes sans différenciations externes apparentes. Ce sont les *frustules* qui vont se redifférencier afin de pouvoir donner naissance à une nouvelle colonie d'Hydraires. Les cas les plus typiques de frustulation nous sont offerts par les *Obelia*, *Campanularia*, *Corymorpha*, etc. Le processus est connu depuis longtemps. Il a été surtout bien étudié par BILLARD (1904).

Stolonisation. — Elle est très répandue chez les Hydrozoaires. En n'importe lequel de ses points, la tige de la colonie d'Hydraires peut donner naissance à une branche latérale. Cette dernière se fixe, par son extrémité distale à un support quelconque, puis se détache de la colonie maternelle et différencie, par bourgeonnement, une colonie nouvelle.

Fragmentation basale. — On connaît des cas où l'hydraire solitaire (*Hippolytus*) se reproduit en séparant de petites portions de son corps prélevées au niveau de la région aborale restée libre. Cette région postérieure prend alors l'aspect d'une sorte de stolon en forme de chapelet. Les processus rappellent assez ceux de la division postabdominale des Ascidiés polyclinides. Les grains du chapelet se séparent et chacun d'eux donne naissance à un polype.

BIBLIOGRAPHIE

- AGASSIZ (A.), 1862, Contr. to the Nat. Hist. of U. S. A. — ALLMANN, 1871-72, Monograph. Ray. Soc. — BENNETT, 1925, Arch. Zool. Exp.; v. 64. (Myriothela, Tubularia). — BIGELOW, 1909. Mem. Mus. Harvard Coll., v. 37. — BILLARD (A.), 1901, C. R. Acad. Sc. Paris; v. 133; 1904. Ann. Sc. Nat.; (8), v. 20. — BRAUER, 1891, Zeit. Wiss. Zool. v. — BROOKS, 1886, Mem. Boston Soc. N. H. v. 3; 1888, Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Baltimore; v. 4. (Epenthesis). — BROOKS et RITTENHOUSE, 1907, Proc. Boston Soc. Nat. Hist.; v. 33. (Turriritopsis). — CHUN, 1894-1902, in : Bronn's Cl. u. Ord., Coelenterata; 1895. Atlantis, Bibl. Zool.; v. 7. — CLAUS, 1882, Zool. Anz.; v. 5; Arb. Zool. Inst. Wien; v. 4. — DALYELL, 1847, Rare a. remark. Animals of Scotland. London. — DAVIDOFF (M.), 1881. Zool. Anz.; v. 4. — FOL, 1873, Jen. Zeit.; v. 7. — GOETTE, 1907, Zeit. Wiss. Zool. — HANITSCH, 1911. Mitt. Z. Stat. Neapel, v. 20 (Cunina); 1912, Zeologica; Hft. 67. — HADZI, 1909, Arb. Zool. Inst. Wien; v. 18. (Hydra). — HARGITT (G.-T.), 1904, Arch. Entw. Mech.; v. 18. (Pennaria); Zool. Jahrb. (Anat.); v. 20. (Eudendrium); 1906. Biol. Bull.; v. 10. (Clava); 1909. Bull. Mus. Comp. Anat. Harvard Coll.; v. 53; 1911. Journ. Morph.; v. 22. — HERTWIG (O. et R.), 1878. Der Organismus der Medusen u. seine Stellung zur Keimblätter Theorie. Icna. — HARM, 1903. Zeit. Wiss. Zool.; v. 73. (Clava). — HERTWIG (R.), 1906. Biol. Centralb.; v. 26. (Hydra, bourgeonnement). — HICKSON, 1888, Phil. Tr. R. Soc. London. (Millepora); 1893. Q. J. Micr. Sc.; v. 35 (Distichopora). — KAEELITZ, 1908, Zool. Anz.; v. 33.

1910. ibid.; v. 35 (*Hydra*). — KUDELIN, 1909, Thèse. Odessa (en russe). (*Sertulariella*). — KUHN, 1909-10, Zool. Jahrb. (Anat.); vv. 28, 30; 1913. Erg. u. Fortschr. d. Zoologie; v. 4. — LANG, 1886, Jen. Zeit.; vv. 19, 20. (*Gastroblastea*). — LIPIN, 1911. Zool. Jahrb. (Anat.); v. 31; Zool. Anz.; v. 37. (*Polypodium*). — MAAS, 1892 Zool. Jahrb. (Anat.) v. 5 (*Cunina*); 1905, Zeit. Wiss. Zool.; v. 82. — MAYER (A.-G.), 1910. Medusæ of the World. Washington. — METSCHNIKOFF, 1874, Zeit. Wiss. Zool.; v. 24; 1882. ibid.; v. 36; 1886. Embryolog. Stud. an Medusen. Wien. (Hölder). — MOTZ-KOSSOWSKA, 1905-1911. Arch. Zool. Exp.; (4), vv. 3, 7; (5), v. 6. — MULLER-CALE, 1913, Zool. Jahrb.; v. 37. — MULLER-CALE et EVA KRÜGER, 1913. Mitt. Zool. Stat. Neapel; v. 21. — NEKRASSOFF (A.), 1911, Biol. Centralb.; v. 31. — PEREZ (Ch.), 1913, Bull. Sci. Fr. et Belg.; v. 44. (*Tubularia*). — RITTENHOUSE, 1910, Journ. Exp. Zool.; v. 9. (*Stomotoca*). — SALENKY (W.), 1911, Mem. Acad. Sc. St. Petersbourg; v. 30 (*Solmundella*, actinule). — STSCHELKANOVTSEFF, 1906, Mit. Zool. Stat. Neapel v. 17 (*Cunina*). — TANNREUTHER, 1908, Biol. Bull.; v. 14 (*Hydra*). — TICHOMIROFF, 1887, Tr. Soc. Nat. Moscou, v. 50 (en russe). — TRinci, 1903-04. Mitt. Zool. St. Neapel; v. 16. — WEISMANN, 1883, Entstehung d. Sexualzellen d. Hydromedusen. Jena. — WOLTERECK, 1905, Verh. D. Zool. Ges. Vers. 15 (*Narcoméduses*). — WULFERT, 1902, Zeit. wiss. Zool.; v. 71. (*Gonothyrea*). — ZOJA, 1895-96, Arch. Entw. Mech.; vv. 1, 2. (Exper.).

DÉVELOPPEMENT DES SIPHONOPHORES

Le développement des Siphonophores a commencé à être étudié par GEGENBAUER (1853) et par HÆCKEL (1869). Mais ce n'est qu'avec les recherches de METSCHNIKOFF que la question s'est trouvée posée sur un terrain solide. Le travail de METSCHNIKOFF, paru en 1874, est encore, à l'heure actuelle, classique. Parmi les recherches plus récentes, nous noterons surtout celles de CHUN (1882, 1888), de FEWKES (1885), de HÆCKEL (1888), de WOLTERECK (1905), de LOHMANN (1914) et de MÖSER (1921).

Les œufs des Siphonophores sont volumineux et riches en deutoplasme. On y distingue facilement une couche plasmatische périphérique assez mince et finement granuleuse, qui est l'ectoplasme et une masse centrale fortement vacuolisée, qui est l'endoplasme. Les œufs se forment dans des gonophores sessiles ou dans des individus médusoïdes qui, dans certains cas — par exemple chez les Chondrophoridæ — deviennent libres et se détachent de la colonie. De semblables médusoïdes étaient connus depuis longtemps et les anciens naturalistes, qui les considéraient d'ailleurs comme des Hydroméduses, leur avaient donné le nom de *Chrysomitra*.

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

Segmentation et feuillets. — La segmentation des Physophorides et des Calycophorides (les Chondrophorides n'ont pas été étudiés) est *totale* et *égale* et aboutit à la formation d'une véritable *morule*.

La gastrulation se fait toujours par *délamination secondaire*. Sur toute la surface de la morule, on voit se différencier, par réarrangement des blastomères, une couche de cellules périphériques qui représente

l'ectoderme. Au dedans, reste une masse cellulaire entodermique, faite d'éléments riches en granulations vitellines et fortement vacuolisés. Cette masse centrale compacte n'est cependant que l'*entoderme provisoire*, destiné à disparaître pour être remplacé par un *entoderme définitif* dont les ébauches sont incluses parmi les éléments du provisoire. Lors des stades plus avancés, ces éléments d'entoderme définitifs s'accumulent à la périphérie de la masse centrale sous forme de petits disques faits de petites cellules (fig. 24). Ces disques, concentrés tout d'abord sur le pôle antérieur de la larve, confluent en une lame cellulaire continue qui finit par recouvrir toute la masse provisoire, formant, à sa périphérie, une couche entodermique définitive.

La surface de l'ectoderme se recouvre de cils très fins et d'une façon uniforme, mais il arrive (*Agalma*, etc.) que les cils du pôle antérieur sont plus longs que les autres.

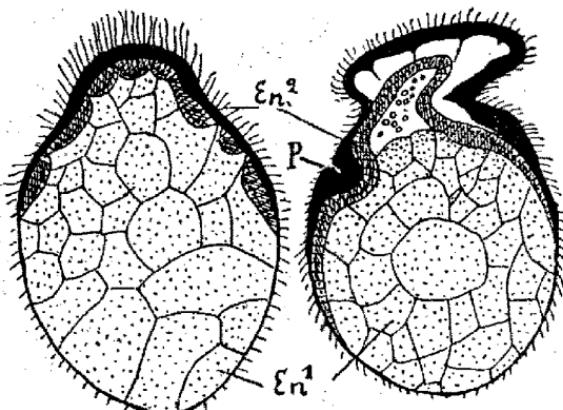


FIG. 24. — Deux stades du développement d'*Agalma*, d'après WOLTERECK.

A gauche, planula bipolaire ; à droite, une larve plus avancée montrant l'apparition de l'organe apical (bouclier primaire) et du pneumatophore.

En¹, entoderme primaire. — En², entoderme définitif. — p, pneumatophore.

Larve planule. — En un mot, on voit se former une véritable *planule* qui mène une vie libre. Cette larve s'allonge et devient nettement *bipolaire*. L'ectoderme du pôle aboral s'épaissit plus fortement que celui du pôle oral qui reste plus ou moins plat ; il arrive souvent que c'est le contraire, l'ectoderme étant plus épais au niveau du pôle postérieur (cas de *Epibulia aurantiaca*). La masse compacte d'entoderme provisoire se creuse d'une cavité gastrale. Dans certains cas, cette cavité apparaît d'abord sur le pôle aboral de la larve ou sur sa face qu'on peut déterminer comme ventrale (*Agalmidæ*). Au fur et à mesure que la cavité gastrale se développe, l'entoderme provisoire disparaît de telle sorte que, finalement, la cavité gastrale n'est plus tapissée que par l'entoderme définitif.

Le premier changement qu'on observe sur la larve planule des Siphonophores est l'apparition de l'*organe apical* chez les uns, du *pneumatophore* chez les autres (fig. 25 et 26).

1^o **Pneumatophore.** — Le mode de différenciation du pneumatophore présente un intérêt tout particulier. En effet, les recherches de WOLTERECK ont démontré que les processus de différenciation du pneumatophore présentaient de grandes analogies avec ceux qu'on observe lors de la différenciation d'une hydroméduse par bourgeonnement sur la tige d'une colonie d'Hydriantes.

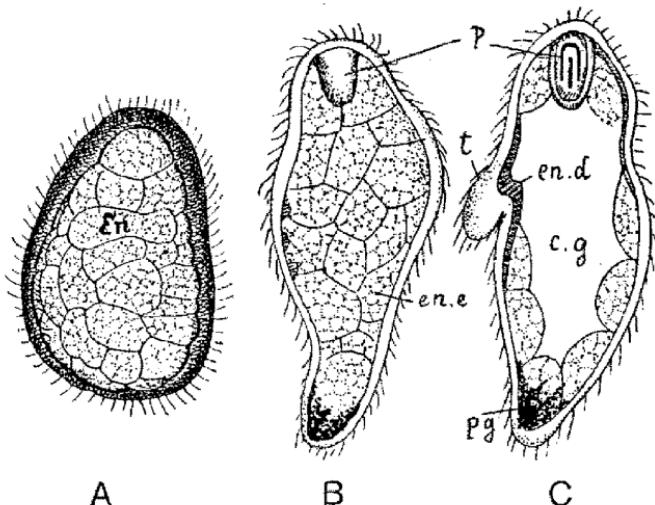


Fig. 25. — Trois stades successifs du développement de *Halistemma (Stephanomia) pictum*, d'après METSCHNIKOFF.

A, jeune planule (pôle aboral tourné en bas), B et C, larves plus avancées. — c. g, cavité gastro-vasculaire. — En et en. e, entoderme primaire. — en. d, entoderme définitif. — p, pneumatophore. — pg, zone pigmentée. — t, filament pêcheur.

Dans l'ectoderme épaisse du pôle aboral, on voit paraître une petite cavité ; en somme : un *nodule médusaire* qui va évoluer tout comme s'il s'agissait d'une Hydroméduse. La vésicule en question s'accroît. C'est là quelque chose de tout à fait homologue à la sous-ombrelle des Hydroméduses et qui donnera le sac aérien du pneumatophore. La paroi du fond de cette cavité forme un épaississement conique saillant à son intérieur et qu'on doit considérer comme l'*équivalent morphologique du manubrium*. Peu à peu ce manubrium remplit toute la cavité sous-ombrellaire qui se trouve alors tapissée d'une *couche culiculaire* sécrétée par lui. Alors ce dernier commence à régresser. La masse centrale de ses cellules se détruit et la production du gaz, qui remplit finalement la cavité du pneumatophore, résulte de cette destruction. Finalement, le manubrium se trouve réduit à un petit tubercule — dénommé *enton-*

noir — et qui, peut-être, joue le rôle de glande gazogène. En somme, la seule différence importante que nous puissions relever entre la méduse et le pneumatophore, en ce qui concerne leur mode de formation, réside dans l'absence d'ébauche entodermique à l'intérieur du manubrium.

2^e Organe apical. — C'est un organe qu'on voit apparaître chez les larves des Calycophorides et de plusieurs Physophorides : Agalmidæ, certains Halistemmidæ, etc. Il s'agit de la dite *cloche larvaire* des premiers, du *bouclier primaire* des autres. L'organe apical se forme sur le pôle aboral de la larve. C'est sans doute sa position primitive. Mais chez les planules des Calycophorides, l'organe en question se trouve reporté sur le côté ventral de la larve, grâce au déplacement secondaire de l'axe morphologique de la planule.

Chez les Calycophorides qui, à l'état adulte, sont dépourvus de pneumatophore, la planule ne développe pas cet organe qui se trouve rem-

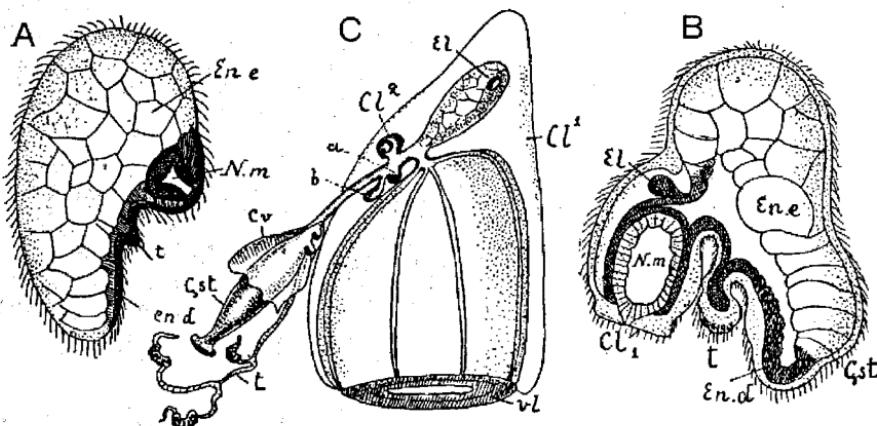


FIG. 26. — Trois stades du développement postembryonnaire d'*Epibulia aurantiaca*, d'après METSCHNIKOFF (A, B) et LOHMANN (C).

A, larve calyconule très jeune (vue du côté droit) montrant la première ébauche de l'organe apical. — B, larve plus avancée (vue du côté gauche). — C, larve âgée montrant la cloche primaire et le stolon. — a, zone du bourgeonnement des cormidies. — b, bourgeon cormidien. — Cl₁, cloche natale primaire (caducée). — Cl₂, bourgeon de la cloche permanente supérieure et du stolon de nectosome. — cv, bouclier. — En. e, entoderme primaire. — En. d, entoderme définitif. — El, olécyste. — Gst, gastrozoïde primaire. — Nm, nodule médusaire. — t, filament pêcheur.

placé par une formation spéciale et provisoire — une *cloche natale* — qui naît, en position non pas aborale, mais ventrale. Elle apparaît sur le côté un peu en dessus du filament pêcheur et représente, comme le pneumatophore, une méduse modifiée. D'ailleurs cette cloche natale ressemble beaucoup plus à une méduse que ne faisait le pneumatophore, non seulement sous le rapport de son mode de différenciation, mais encore sous celui de son aspect extérieur. Elle présente une cavité sous-ambulacraine très vaste et à très large orifice, un vélum, un canal

circulaire et quatre canaux radiaires qui y débouchent (*fig. 26 C, H*). Tout ce système gastro-vasculaire de la cloche natatoire se trouve en relations immédiates avec la cavité gastrique centrale de la larve. Notons un trait particulier à cet organe apical. Le canal qui met en rapports la cavité gastro-vasculaire de la cloche et celle de la larve, fournit un long diverticule en cul-de-sac, dirigé vers le pôle apical de la cloche nata-toire. Son extrémité dilatée contient une goutte d'huile colorée d'où le nom d'*oléocyste* qui lui a été donné (*fig. 26*).

Cette cloche nataoire, dont l'orifice ombrellaire est toujours dirigé vers le bas (et non pas vers le haut comme dans le cas d'un pneumatophore), a reçu le nom de *cloche primaire* ou *larvaire* parce qu'elle est une formation transitoire, caduque. Mais, chez la jeune larve, elle développe de la mésoglée, et grossit fortement.

Chez les Agalmidæ, l'organe apical apparaît avant le pneumatophore et disparaît une fois que ce dernier a pris son développement complet. On voit apparaître sur le pôle aboral de la planule un repli circulaire

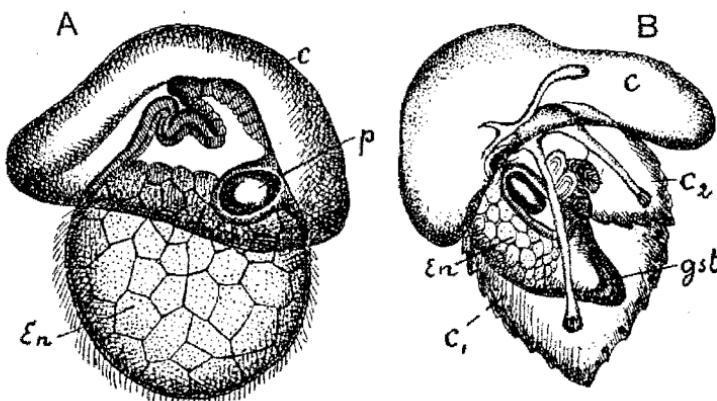


FIG. 27. — Deux stades du développement d'*Agalma Sarsi*, d'après METSCHNIKOFF.

A, larve avec l'organe apical (bouclier primaire) en forme de coiffe et le pneumatophore. — B, stade plus avancé avec les tentacules préhensiles et deux boucliers secondaires. — c, bouclier primaire. — c_1, c_2 , boucliers secondaires. — En, entoderm primaire. — gst, premier gastrozoïde. — p, pneumatophore.

de l'ectoderme qui s'accroît fortement et finit par donner une sorte de coiffe ou plutôt de capuchon qui recouvre presque tout le corps de la larve (*fig. 27*). C'est un bouclier — *bouclier primaire* — considéré par plusieurs auteurs (WOLTERECK, MOSER) comme l'équivalent morphologique de la cloche larvaire des Calycophorides. On lui attribue alors une valeur d'un véritable organe apical. La ressemblance de cette formation avec la cloche natatoire primaire de la larve des Calycophorides est vraiment considérable, l'*oléocyste* de cette dernière étant représenté dans le bouclier primaire des Agalmides par un diverticule digitiforme

Formes larvaires

1^o Larve siphonule des Hydrophoridæ. — Un étranglement circulaire divise la larve en deux régions superposées et tout à fait inégales sous tous rapports. La *supérieure* (aborale) passe entièrement dans le pneumatophore, l'*inférieure* (orale), la plus volumineuse chez la larve jeune, subit des transformations radicales et prend l'aspect de gastrozoïde adulte. Sa cavité gastrale s'ouvre au dehors par un large orifice buccal en forme d'entonnoir. Ce *gastrozoïde primaire* développe à sa base un petit bourgeon digitiforme qui s'accroît fortement et finit par donner, sur sa face dite ventrale, un très long filament tentaculiforme extrêmement contractile — le *filament pécheur larvaire (caduque)*.

Notons-le, encore que chez la larve jeune, cette région inférieure fasse suite au pneumatophore, on peut tout de même distinguer, entre elle et lui, une petite zone *moyenne* qui par la suite jouera un rôle de premier ordre. C'est en effet à son niveau que se formera une zone reproductrice, une sorte de stolon où bourgeonneront tous les membres de la colonie.

Nous sommes arrivés à une forme larvaire qui chez certains Hydrophorides (par exemple *Halistemma pictum*) est des plus typiques (fig. 25, C). On la nomme *Siphonule* (HÆCKEL). Toute sa surface est recouverte de cils et elle nage le pneumatophore en avant et en tournant autour de son axe longitudinal.

Chez les Agalmides (ainsi que chez certains Halistemmides), ce type larvaire est fortement modifié par adjonction de certains accessoires extérieurs. Il s'agit tout d'abord de l'organe aboral (bouclier primaire) qui recouvre presque tout le corps de la larve sous forme de capuchon. Mais ce n'est pas tout (fig. 27). Sur la même face ventrale de la larve, sous le capuchon, on voit paraître des diverticules ectodermiques très plats, et denticulés sur les bords, ayant ainsi tout à fait l'aspect de feuilles d'arbres. Ce sont les *boucliers secondaires*, provisoires aussi, qui jouent un rôle protecteur (fig. 27). Nous avons alors à faire à une larve fort bien défendue et par ses boucliers secondaires et par son capuchon. Mais, plus tard, tous ces organes de protection disparaissent et l'aspect redevient celui d'une siphonule typique.

2^o Larves conaria et rataria des Chondrophoridæ. — Malheureusement le développement embryonnaire des Chondrophoridæ reste toujours tout à fait inconnu. Nous ne connaissons que les larves de *Velella* qui ont été étudiées par CHUN, BEDOT et surtout par WOLTERECK (1904) et qui présentent un intérêt tout à fait considérable en ce qui concerne la morphologie des Siphonophores.

Les jeunes larves de *Velella* pêchées par WOLTERECK dans la zone abyssale près de Villefranche-sur-Mer ont reçu le nom de *conaria*.

La jeune larve *conaria* (1 millimètre de diamètre) a une forme presque

sphérique mais son corps ne tarde pas à s'allonger suivant l'axe vertical (sagittal) et devient ovoïde. On y distingue nettement deux régions — l'inférieure (et qui est morphologiquement supérieure) ou *orale* et la supérieure (*aborale*). — Cette dernière n'est représentée d'ailleurs extérieurement que par un tout petit disque opaque. Dans l'intérieur de la larve on voit par transparence un grand nucleus conique (de là le nom « *conaria* ») vivement pigmenté en rouge brillant. Ce pigment représente sans doute le reste de pigmentation de l'œuf, dont le vitellus est fortement coloré en pourpre.

La portion orale de la larve représente un gastrozoïde primaire possédant une cavité gastrale très spacieuse et ouverte par une bouche. La partie aborale de cette cavité s'isole sous forme d'un sac vertical. C'est lui qui forme le nucleus conique rouge si caractéristique des *conaria*.

Sur son pôle aboral la larve un peu plus âgée porte deux tentacules symétriques et pleins (ce qui lui donne une ressemblance extérieure avec la larve bitentaculée de *Solmundella*) et en son centre l'ectoderme épaisse donne naissance à une invagination médusaire — l'ébauche du futur flotteur (fig. 28).

Ainsi la région orale de la *conaria* représente un polype, tandis que son pôle aboral n'est autre chose qu'une méduse. Au point de vue morphologique cette larve est un polype qui a formé sur son pôle aboral un stolon (fort court d'ailleurs), lequel bourgeonne une méduse terminale. Ce bourgeon médusoïde, bien que mal différencié extérieurement, est représenté par une invagination médusaire et possède sa propre cavité gastrale (sac conique rouge). Cette dernière ne tarde pas à donner les diverticules, ébauches des huit canaux radiaires.

Les tentacules primitifs tombent et la larve reconstitue sa symétrie radiaire.

La larve *conaria* se transforme en une autre forme larvaire dite *rataria*. Chez celle-ci les deux tentacules primaires pleins de *conaria* sont remplacés par les *tentacules définiliis* creux et disposés en cercle. Le gastrozoïde garde encore son caractère embryonnaire, mais la région aborale de la larve manifeste déjà une différenciation très considérable. On y trouve le grand flotteur encore simple, c'est-à-dire dépourvu des loges, mais tapissé dans son intérieur par une lame chitineuse munie déjà d'une voile bilobée, d'un pore apical et de deux stigmes.

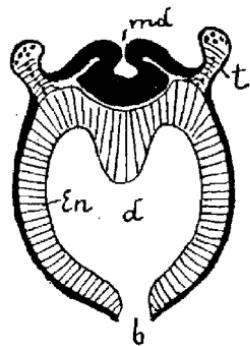


FIG. 28. — Larve *Conaria* de *Velella*. Schéma d'après WOLTERECK.

d, cavité gastro-vasculaire avec la bouche (b). — En, entoderme présentant dans la région aborale du sac gastral un gros épaissement qui fait saillie dans l'intérieur de la cavité gastro-vasculaire. C'est le sac conique rouge appelé à donner la vésicule gastrale aborale appartenant morphologiquement au bourgeon médusaire terminal (md). — t, tentacules pleins.

3^e Larve calyconula des Calycophorides. — La planule des Calycophorides prend une allure toute spéciale grâce à la formation sur son côté ventral de l'organe apical ou de la cloche larvaire. Cette dernière s'accroît énormément, de telle sorte que tout le reste de la larve finit par n'être plus qu'un petit appendice dorsal de la dite cloche. Il se transforme en une cormidie primaire, c'est-à-dire donne le gastrozoïde terminal qui porte à sa base un très long filament pêcheur muni des tentilles à bouton urticant. On arrive ainsi à une larve qui a reçu le nom de *Calyconula*, donné par HÆCKEL (fig. 26, B).

Le changement important qu'elle va subir est l'allongement de la région comprise entre la base du gastrozoïde et la cloche larvaire. On obtient alors une tige plus ou moins longue (et qui s'allonge toujours) représentant le stolon (fig. 26).

DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE

Le développement postembryonnaire des Physophorides a surtout été étudié par METSCHNIKOFF, HÆCKEL et WOLTERECK. Nous possérons une série de travaux de CHUN touchant les Calycophorides. Les recherches les plus récentes sont dues à LOHMAN et à FANNY MOSER.

La colonie de Siphonophores prend naissance soit de la siphonule, soit de la calyconule par *bourgeonnement*.

1^e Physophorides. — C'est chez eux que nous trouvons la forme la plus simple du bourgeonnement. Notons d'abord que, toujours, tous les bourgeons, soit de cloches natatoires, soit de cormidies, apparaissent du même côté de la larve; précisément celui où a pris naissance le filament pêcheur. Ce côté est considéré, par CLAUS, comme étant ventral.

Les processus de bourgeonnement se trouvent concentrés dans une région bien définie de la larve qui s'individualise sous forme de stolon (fig. 29, A). Nous avons vu que ce stolon résultait, chez la siphonule, de l'évolution de cette région génératrice intermédiaire entre le pneumatophore et le filament pêcheur. Cette zone, au début fort courte, s'allonge énormément, de telle sorte que la larve finit par ressembler à une longue tige dont l'extrémité aborale est occupée par le pneumatophore et l'extrémité orale par le gastrozoïde primaire (fig. 29, B). Tout le reste de la tige représente le stolon sur la face ventrale duquel on trouve *deux centres séparés de bourgeonnement*: l'un, supérieur, situé immédiatement en dessous du pneumatophore et qui est spécialisé dans la production des cloches natatoires, l'autre, inférieur, voisin du gastrozoïde primaire et qui va donner des cormidies (fig. 29, B). La marche du bourgeonnement est tout à fait indépendante dans chacun des deux centres et elle se fait toujours de haut en bas, de telle façon que les bourgeons les

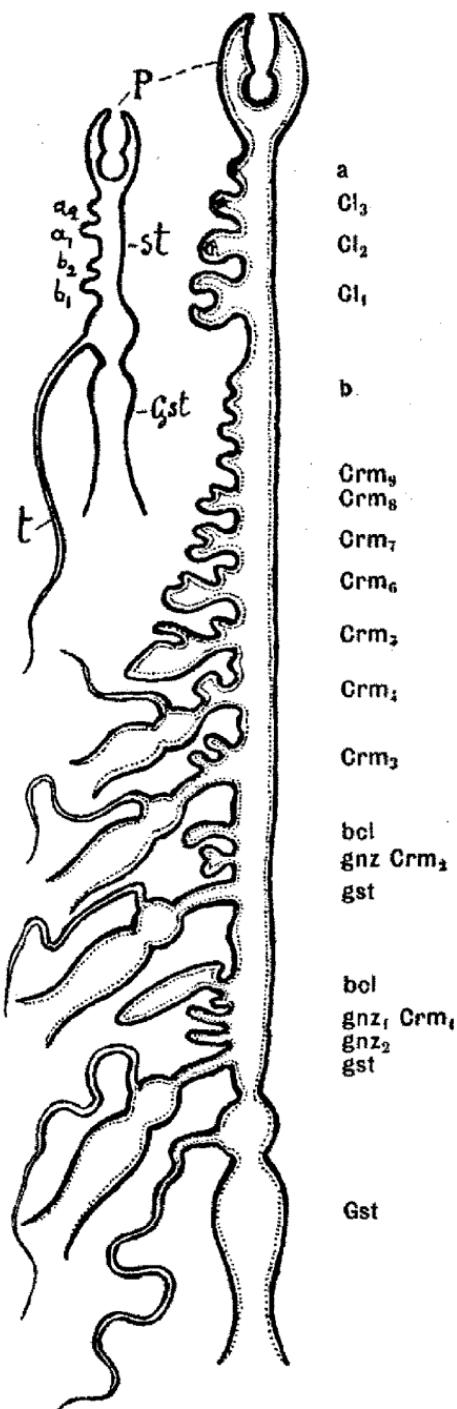


FIG. 29. — Larve siphonule montrant l'apparition du stolon avec deux zones distinctes de bourgeonnement. Schéma d'après DELAGE et HÉROUARD (modifié).

a_1 , a_2 , les premiers bourgeons des cloches natatoires. — b_1 , b_2 , bourgeons cormidiens. — B, colonie des Physophorides bourgeonnant les cormidiés (Crm_1 , Crm_2) et les cloches natatoires (Cl_1 , Cl_2) sur la face ventrale du stolon. — a, zone du bourgeonnement des cloches natatoires. — b, zone reproductive des cormidiés. — bcl , bouclier. — gnz , gonozoïde. — gnz_1 , gnz_2 , gonozoïdes mâle et femelle; gst , gastrozoïde. — Gst , gastrozoïde primaire (larvaire). — p, pneumatophore. — t, tentacule pêcheur.

plus inférieurs de l'une et de l'autre série sont toujours les plus âgés.

Chez certains Physophorides (*Halistemma aurita*, etc.), les cloches natatoires apparaissent très tôt et cela chez la larve, avant même que le pneumatophore se soit différencié sur la planule (METSCHNIKOFF). Elles se forment de la même manière que les méduses sur les colonies d'Hydriaires, c'est-à-dire par l'intermédiaire d'un nodule médusaire qui représente l'ébauche de la cavité sous-ombrellaire. Quant aux cormidies, — qui sont des complexes d'organismes polymorphes — gonozoïdes, gastrozoïdes, boucliers, filaments pêcheurs — chacune d'elles prend naissance aux dépens d'un seul bourgeon. Ce bourgeon s'accroît et se transforme d'abord en un gastrozoïde qui ne tarde pas à donner naissance au filament pêcheur. Puis, à la base du gastrozoïde, pousse un bourgeon secondaire qui va donner le bouclier et le gonozoïde. Ces derniers ne tardent pas à s'isoler du pédoncule du gastrozoïde et se déplacent sur le stolon principal, la tige du Siphonophore (fig. 29, B).

Il convient maintenant de noter que le schéma des processus qu'on vient de décrire n'est pas applicable à tous les Physophorides. Ainsi nous en connaissons où l'ébauche commune du bouclier et du gastrozoïde se forme indépendamment du gonozoïde (SCHNEIDER, 1897).

D'un autre côté, la règle de bourgeonnement, suivant laquelle existent deux centres de prolifération, ne peut être considérée comme absolue. En effet, on connaît des cas où les entre-nœuds qui séparent les cormidies du stolon contiennent des centres de bourgeonnement de second (et même de troisième) ordre.

Puisque le processus de bourgeonnement est concentré sur la face ventrale du stolon, toutes les cloches natatoires et toutes les cormidies doivent primitivement regarder du même côté. Mais, en réalité, il n'en est pas ainsi. La tige se tord autour de son axe longitudinal de telle façon que les divers constituants de la colonie regardent maintenant chacun d'un côté différent.

2^e Physalia. — C'est un cas tout à fait exceptionnel. En effet, bien que la larve soit une siphonule typique, le processus de bourgeonnement ne se concentre pas sur un stolon bien défini, formé au-dessous du pneumatophore, mais bien sur la surface de ce dernier. En effet cette région de la siphonule prend un développement exagéré et finit par constituer la partie la plus volumineuse du jeune Siphonophore. Les bourgeons sont donc obligés de se former sur la face ventrale du pneumatophore et la colonie nage, non plus en position verticale, mais en position horizontale, de telle sorte que l'axe physiologique d'une *Physalia* se trouve former un angle droit avec son axe morphologique.

3^e Calycephorides. — La calyconule commence à bourgeonner la colonie avant que la cloche primaire larvaire ait disparu. Le bourgeonnement des cormidies a lieu sur le pédoncule de la cormidie primaire, allongé

en un *stolon principal*. Des bourgeons y apparaissent qui se développent en direction centripète : le plus âgé étant le plus proche du pédoncule. Le bourgeonnement des cloches natatoires secondaires (définitives) se fait sur un *stolon accessoire*, né au côté dorsal du stolon principal en un point très voisin de l'insertion de la cloche larvaire. Le bourgeon initial de ce stolon accessoire finit par donner une première cloche permanente : la *cloche définitive supérieure* (*Oberglocke*) qui grandit rapidement de telle sorte que bientôt la jeune colonie possède deux cloches égales : la cloche larvaire pourvue de son gros olécyste et la cloche permanente supérieure. Lorsque cette dernière est complètement fermée, sur son pédoncule, d'ailleurs très court, apparaît un autre bourgeon, ébauche de la seconde cloche permanente (la *cloche inférieure*). Contrairement à ce qui se passe pour la cloche supérieure, cette dernière naît toujours en position ventrale (tout comme la cloche larvaire). A partir de ce stade, le pédoncule de la première cloche définitive se transforme en un stolon qui se recourbe vers le bas, devenant parallèle au stolon principal : c'est le *neclosome*. Il faut noter que, chez la larve des *Hippopodius*, la cloche larvaire n'apparaît pas. On observe alors une formation très précoce de la première cloche définitive — elle apparaît déjà chez les très jeunes larves au stade planule — devenant, chez l'adulte, la cloche supérieure.

Ainsi, chez les Calycophorides, les premières cloches inférieures se forment relativement tard par comparaison avec celles des Physophorides, parfois très précoces.

Les cloches secondaires naissent de la même façon que la cloche primaire et ont la même structure. Quand elles se forment, la cloche primaire disparaît, mais son olécyste subsiste. Il occupe, dans la colonie définitive, une position parfaitement terminale (aborale) et constitue un équivalent physiologique du pneumatophore.

BIBLIOGRAPHIE

- BEDOT, 1885, Arch. Sc. Phys. Nat. Genève (3), v. 13. — CHUN, 1882, Sitzb. Acad. Berlin, v. 52; 1885, *Ibid.*, v. 26; 1886, *Ibid.*, v. 38; 1887, Zool. Anz., v. 10; Bibl. Zool., v. 1; 1888, Sitzb. Acad. Berlin., v. 44; 1890-1902, Bronn's Klass. u. Ordn., v. 2. (Coelenterata); 1892, Abh. Senckenb. Nat. Ges. Frankfurt a. M., v. 17; 1897, Verh. D. Zool. Ges. 7 Vers.; Erg. Plankton Exped., v. 2; 1913, Ber. Mat. Phys. Klasse Kg. Sachs. Ges. Wiss. Leipzig, v. 65. — CLAUS, 1863, Zeit. Wiss. Zool., v. 12. — HÆCKEL, 1819, Natuurk. Verh. Prov. Utrechtsch Genootsch, 1888; Challenger Rep., v. 28. — LOHMANN, 1914, Zeit. Wiss. Zool., v. 108. — METSCHNIKOFF, 1874, Zeit. Wiss. Zool., v. 24. — MOSER (Fanny), 1911, Zool. Anz., v. 39; 1912, Verh. D. Zool. Ges. Ver. 21; 1924, Zoologica, v. 28; 1925, D. Südpol. Exped. Zool., v. 9; Kükenthal-Krumbach, Handbuch, d. Zool. — RICHTER, 1907, Zeit. Wiss. Zool., v. 86. — STECHE, 1907, *Ibid.*, v. 86. — WOLTERECK, 1904, Zool. Jahrb. Suppl., 7. — 1905, Verh. D. Zool. Ges.; Zeit. Wiss. Zool., v. 82.

II. — DÉVELOPPEMENT DES SCYPHOMÉDUSES

Les travaux fondamentaux sur le développement des Scyphoméduses appartiennent à KOWALEVSKY (1873, 1884), à CLAUS (1882, 1892), à METSCHNIKOFF (1886) et à GÖTTE (1887, 1900). Parmi les recherches plus récentes nous citerons principalement celles de SMITH (1891); de Miss HYDE (1894), de HEIN (1900, 1902), de FRIEDEMANN (1902) et de HARGITT (1910). Tous les travaux précités portent sur les Discoméduses. Le développement des Stauroméduses (Lucernaires) a été étudié pour la première fois par KOWALEVSKY (1884), puis par BERGH (1888) et enfin par WIETRZYKOWSKY (1912). Celui des Cuboméduses et des Péroméduses reste presque entièrement inconnu. Nous n'avons qu'un nom à citer ici : celui de CONANT (1897).

Le schéma général du développement des Scyphoméduses se réduit à l'édification d'une larve libre nageante qui se fixe pour se transformer en polype — le *scyphistome* — donnant, par voie asexuée, des méduses sexuées. Ce schéma se trouve compliqué de ce fait que le scyphistome est capable de donner naissance par voie asexuée à de nouveaux scyphistomes. D'ailleurs, le scyphistome ne fournit pas directement une méduse mais une forme polypoïde tout à fait différente de la méduse adulte et qui a reçu le nom d'*éphyrule* ou *éphyre*. C'est l'éphyre qui va subir une métamorphose pour se transformer en Scyphoméduse. En somme, nous avons ici un cycle analogue à celui des Hydroméduses, comprenant une *alternance de deux générations — sexuée et asexuée*.

Mais ce schéma n'est pas général. On connaît des Scyphoméduses qui ne présentent pas, au cours de leur ontogénèse, de phase de multiplication asexuée. Ce sont les Scyphoméduses hypogénétiques telles que *Pelagia*. D'autre part, les Lucernaires ne montrent pas de méduse nageuse. Les œufs donnent les scyphistomes qui se transforment directement en l'individu sexué qui reste fixé pendant toute sa vie.

En règle générale, les œufs sont émis directement dans l'eau, étant expulsés par la bouche de la cavité gastrique dans laquelle ils s'accumulent après avoir quitté les gonades. Ainsi, généralement, les premières phases du développement se passent hors de l'organisme maternel. Mais on connaît des cas où les œufs sont retenus pendant toute la période embryonnaire par les franges buccales, constituant des sortes de chambres incubatrices, fort primitives d'ailleurs (*Aurelia*, *Cassiopea*).

Chez les Cuboméduses (*Charybdea*, *Tripedalia*), l'œuf subit les premières phases de son développement dans la cavité gastrovasculaire maternelle qu'il ne quitte que sous forme de larve nageuse. Enfin, chez

parler ici d'une véritable viviparité. En effet, une fois formée dans l'ovaire, la blastule grandit énormément, se nourrissant aux dépens des sucs intérieurs de l'organisme maternel (TESSIER, 1925). Mais cette adaptation physiologique ne se traduit par aucune particularité morphologique. C'est sous forme de larve libre que l'embryon quitte la gonade et passe dans le milieu extérieur.

I. — PHASE DE GÉNÉRATION SEXUÉE

Segmentation. — La segmentation est toujours *totale, presque égale*. Les clivages se font en direction tantôt radiaire, tantôt oblique, et nous constatons, comme nous l'avons fait chez les Hydrozoaires, le même *manque de régularité* et de constance dans la disposition des blastomères. Cependant, nous ne trouvons pas ici des cas d'*irrégularité aussi accentuée* que chez les Hydroméduses. Nous n'avons rien de comparable à la segmentation « anarchique » des *Oceania*.

Notons l'apparition très précoce, dans certains cas, d'une cavité blastoccelienne. Chez *Aurelia*, HARGITT l'a déjà vue lors du stade 2.

Dans la majorité des cas, la segmentation aboutit à la formation d'une *cætoblastule* presque égale et munie d'un blastocèle assez bien développé. Ce n'est que chez les Lucernaires que nous trouvons une *sterothroblastule égale* sous sa forme typique (BERGH, 1888).

Formation des feuillets. — La question de la gastrulation des Scyphoméduses a provoqué de grandes discussions. KOWALEVSKY (1873), HÆCKEL (1881) et CLAUS (1883) ont décrit une véritable *invagination*, si bien que depuis eux tous les traités de zoologie donnaient l'exemple d'*Aurelia*, comme type de gastrule embolique. Mais, en 1887, paraît le mémoire de GÖTTE dans lequel sont combattues les vues des auteurs précités et se trouve démontré que, chez les Acaléphes, tout aussi bien que chez les Craspédotes, il n'existe pas d'*invagination*. La gastrulation se fait, selon GÖTTE, par prolifération multipolaire et aboutit à la formation d'une parenchymule. Puis, la masse entodermique compacte se creuse d'une cavité gastrale pouvant s'ouvrir, sur l'un des pôles, par un orifice qui d'ailleurs n'est que temporaire.

Le travail de GÖTTE avait relégué les observations de KOWALEVSKY, HÆCKEL et CLAUS que tout le monde déclarait erronées. Mais voici que des recherches récentes viennent apporter la preuve de l'existence de gastrules emboliques chez les Scyphozoaires et montrer que de semblables cas ne sont pas du tout rares. A l'heure actuelle, la gastrule embolique est connue chez une foule de Discoméduses : *Aurelia*, *Cyanea*, *Chrysaora*, *Pelagia*, *Colytorhyza*, *Nausithœ*, *Linucha*, *Masligias*, etc.

Il faut noter tout de même que, dans certains cas, le processus d'*invagination* se trouve compliqué. Ainsi chez *Aurelia* il est masqué par

la prolifération de cellules isolées qui naissent de toute la surface de la gastrule (*fig. 30, A*). Mais ces cellules, qu'on rencontre souvent dans le blastocôle, ne jouent aucun rôle dans l'organogénèse et ne tardent pas à disparaître (HARGITT). Il faut encore noter que le processus même de gastrulation peut varier considérablement, même chez une même espèce. Ainsi, chez *Aurelia flavidula* (Miss HYDE) et *Linucha* (CONKLIN, 1908) on observe tantôt une invagination faiblement accentuée et suivie d'une prolifération de cellules au fond de la dépression blastodermique (*fig. 30, A*), tantôt une invagination tout à fait typique (*fig. 30, B*). On prétend (HYDE) que l'habitat a une influence sur la marche des phénomènes, mais c'est une hypothèse qui reste encore à justifier.

Chez *Aurelia marginalis*, nous trouvons une véritable *délamination primaire* (*fig. 30, C*) semblable à celle des Geryonides et, chez *Cyanea capillata*, la *prolifération polaire* typique (HAMANN, 1890).

Chez les Lucernaires, où le point de départ de la gastrulation est une strobblastule compacte, il est probable que l'entoderme naît par délamination ou par *immigration polaire paucicellulaire* (WIETRZYKOWSKY chez *Halyclystus*), souvent suivie d'une légère dépression blastopora temporaire. Ici, la gastrulation commence très tôt, parfois au stade 30.

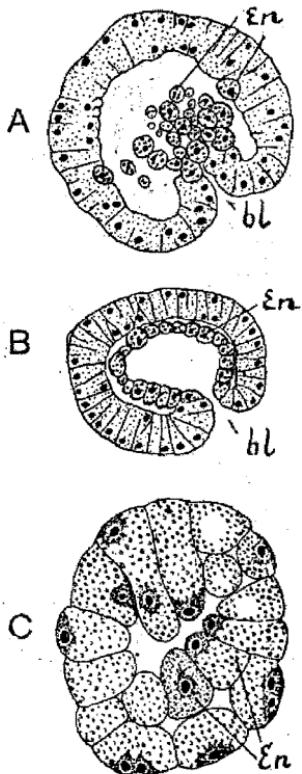


FIG. 30. — Gastrulation chez *Aurelia* : invagination chez *A. flavidula* (A, B) et délamination chez *A. marginalis* (C), d'après IDA HYDE.

bl, blastopore. — En, entoderme.

scyphistome fixé — on voit apparaître dans la masse mésoglénée qui remplit tous les espaces libres compris entre l'ectoderme et l'entoderme, des cellules isolées. C'est là une ébauche du *mésenchyme* dont la formation est fort tardive.

L'origine de mésenchyme est encore discutable. Selon toutes probabilités, il dérive de l'ectoderme. Cependant, certains auteurs prétendent que l'entoderme prend lui aussi part à sa formation. Les éléments mésenchymateux sont peu nombreux, mais ils persistent et, vraisemblablement, passent dans l'organisation de l'animal adulte.

Larve planule. — Le blastopore se ferme. La couche entodermique

s'applique contre l'ectoderme de telle sorte que disparaît toute trace de blastocèle. L'ectoderme se recouvre de longs cils vibratiles. Nous sommes alors en présence de la larve libre qui représente la *planule* (fig. 31, C). Elle fut découverte par SIEBOLD en 1836 (chez *Aurelia*).

Cette planule, d'abord ovoïde, s'élargit, par la suite, à l'un de ses pôles, l'antérieur, celui qui se trouve toujours en avant lors de la nage et qui est opposé au blastopore. Le pôle blastoporal est, lui, un peu pointu. C'est à son niveau que l'ectoderme développe de nombreux nématocystes. Sur le pôle antérieur, l'ectoderme s'épaissit parfois en une ébauche du futur *disque adhésif* grâce auquel pourra s'opérer la fixation de la larve.

Chez les Lucernaires nous trouvons une larve planule extrêmement curieuse (fig. 31, A). C'est un organisme vermiciforme dont l'ectoderme est complètement privé de cils et l'entoderme affecte une disposition tout à fait remarquable. Ses gros éléments fortement vacuolisés sont, en effet, rangés comme des pièces de monnaie dans une pile. Chez l'embryon, ils formaient un amas désordonné, mais au moment de l'éclosion ils ont déjà leur disposition en pile caractéristique de la larve. Leur nombre est constant (ou à peu près) et égal à 16 chez *Halyclitus*. L'ectoderme, très aplati, montre des nématocystes à l'une des extrémités.

La planule ainsi constituée est incapable de nager. Elle se contente de *ramper*, son extrémité élargie et privée de nématocystes en avant.

Scyphistome.

La planule, après avoir nagé quelque temps, tombe au fond et se fixe par son pôle antérieur élargi. Donc, ici, comme chez les Hydroméduses, la fixation s'effectue par l'extrémité antérieure opposée au blastopore. La même chose a lieu pour la planule rampante des Lucernaires.

Une fois fixée, la larve subit des changements très importants et se transforme en polype dénommé scyphistome. Sa partie inférieure

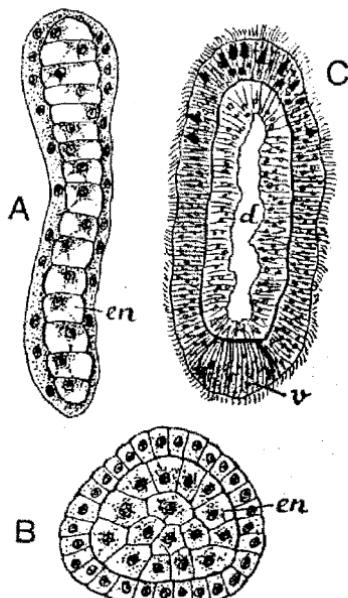


FIG. 31. — Larves planules des Scyphoméduses, d'après WIETRZYKOWSKY (A, B) et HARCITT (C).
A, planule rampante d'un Lucinaire *Halyclitus*. — B, la même planule après une fixation montrant la disposition de ses éléments entodermiques (en) en une masse compacte qui donnera un peu plus tard un sac gastral. — C, planule nageante d'*Aurelia* montrant son pôle postérieur muni de nombreux nématocystes (en noir). La zone v sur le pôle antérieur représente une sorte de disque adhésif. — d, cavité gastro-vasculaire.

devient un *pédoncule* à large base, tandis que la région distale, libre et renflée se façonne en *calice*. A l'apex morphologique de ce calice, *au point qui correspond à l'ancien blastopore*, se perce la *bouche* dont les bords se surélèvent en un tronc de cône, dénommé *hypostome*, presque quadrangulaire en section transversale. Une dépression circulaire, péri-buccale sépare cet hypostome du bord externe de la face supérieure du

corps du scyphistome. C'est sur ce bord externe du calice (*péristome*) qu'on voit apparaître les ébauches des *tentacules*, d'abord au nombre de 2, ce qui donne au scyphistome une *structure bilatérale*; la forme allongée de la bouche participe à cette symétrie. D'ailleurs cette phase bilatérale n'est pas de longue durée. Deux autres tentacules s'ajoutent aux premiers et le polype, possédant 4 tentacules disposés en croix, manifeste déjà une symétrie radiaire.

Dans la suite, le nombre de tentacules augmente. Ils possèdent leur axe entodermique caractéristique, plein et fait de cellules empilées.

Somme toute la planule se transforme en polype (fig. 32, 33), mais la nature et la valeur systématique de ce dernier sont restées longtemps fortement disputées. GÖTTE, qui le tenait pour véritable scyphopolype, lui en trouvait tous les caractères.

Selon lui, sa bouche naissait

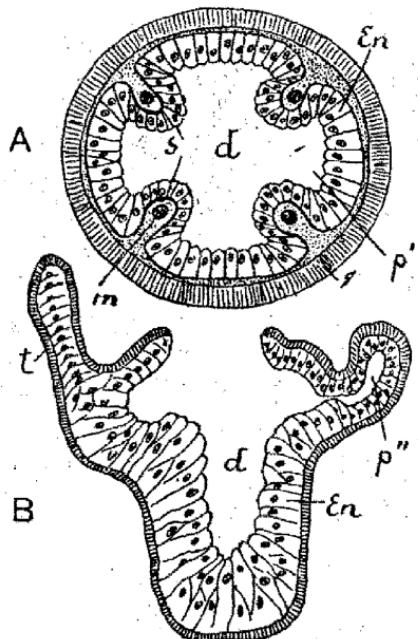


FIG. 32.—Organisation du Scyphistome. Schématisée.

A, coupe transversale au travers de la région inférieure du corps montrant quatre chambres gastriques incomplètes (p') et quatre ténioles (s). Ces dernières contiennent dans leur intérieur les cordons musculaires interseptaux (m) représentant les prolongements des entonnoirs péristomiaux — B, coupe longitudinale, montrant la poche gastrale (p''). — d, cavité gastro-vasculaire. — En, endoderme. — t, tentacule.

accompagnée d'une invagination ectodermique du pôle supérieur de la larve fixée. Cette invagination était, pour lui, fort importante. Selon ses données, c'était un vrai pharynx qui non seulement mettait en rapports avec l'extérieur le sac gastral, mais encore donnait naissance à une partie des poches gastriques.

La manière de voir de GÖTTE, selon laquelle les scyphistomes montrent les plus grandes affinités aux Anthozoaires a été acceptée dans tous les traités classiques (LANG, DELAGE et HÉROUARD). Mais, ces derniers temps, elle a été vivement combattue et doit, à l'heure actuelle, être complètement abandonnée. En effet, grâce aux recherches tout à

fait convaincantes de HEIN, de FRIEDEMANN, de HADZI, de HERIC, etc., il ne reste aucun doute que la bouche du scyphistome se forme par simple rupture de la paroi planulaire au niveau de la région blastoporelle ou, dans certains cas, par réouverture du blastopore qui ne s'était fermé que provisoirement (HEIN). En tous cas, le *pharynx ectodermique n'apparaît jamais*, de telle sorte que toute la cavité gastro-vasculaire du scyphistome est revêtue par le seul entoderme (*fig. 32*).

Le trait le plus caractéristique du scyphistome est la *subdivision de sa cavité gastrale en compartiments ou chambres radiales* qui restent en libre communication avec la cavité centrale (*fig. 32, 33*). En effet, dans la région du péristome, la cavité gastrique se trouve subdivisée en quatre poches indépendantes les unes des autres mais s'ouvrant largement dans la cavité gastro-vasculaire centrale dont elles ne représentent, somme toute, que des diverticules radiaires, séparés par des *sœptes interradiaux*.

Il va sans dire que toutes ces poches sont toujours d'origine entodermique (d'après GÖETTE, deux de ces poches proviendraient du pharynx ectodermique).

Les quatre poches gastriques, radiales, déterminent les quatre perradii du scyphistome. Les cloisons qui les séparent marquent les *sœptes interradiaux*.

Ces sœptes se prolongent vers le bas, jusqu'au fond de la cavité gastrique, sous forme de quatre bourrelets saillants et qui d'ailleurs ne sont autre chose que des replis longitudinaux de la couche entodermique (*fig. 32, A*). On leur donne le nom de *tænioles*. Naturellement la cavité gastro-vasculaire se trouve subdivisée en quatre compartiments par les dits tænioles.

Aux points qui correspondent à ces sœptes — c'est-à-dire en position interradiale — l'ectoderme de la gouttière circulaire péribuccale forme quatre invaginations sacciformes en entonnoir.

Ce sont les *entonnoirs péristomiaux* (*Sæptallrichler* de GÖETTE) qui s'implantent entre la double paroi des sœptes. Leur apex distal se continue par une simple bande cellulaire qui entre dans le tænione et y fournit le faisceau musculaire (*fig. 32, A, 34*)⁽¹⁾.

En plus de ces quatre muscles interradiaux provenant des entonnoirs péristomiaux et de nature ectodermique, le scyphistome comprend encore un système assez compliqué de fibres musculaires striées et qui naissent tantôt de l'ectoderme, tantôt de l'entoderme (?).

La *cavité gastrale* se prolonge sous forme d'un canal étroit dans le

1. D'après FRIEDEMANN, ses muscles interradiaux se forment indépendamment des entonnoirs péristomiaux. Ces derniers apparaissent après que les cordons musculaires intersœptaux se sont déjà différenciés. Mais le fait principal subsiste en ce sens que l'auteur décrit la formation des muscles en question par prolifération de cellules ectodermiques situées au fond des petites dépressions interradiales du péristome, qui sont appelées à donner les entonnoirs en question.

pédoncule du scyphostome (*fig. 32, B*), mais, dans la région tout à fait proximale du pédoncule, la lumière gastrale a disparu. Sur toute sa surface, l'épithélium entodermique possède le pouvoir de digestion non seulement intracellulaire mais encore extracellulaire (FRIEDEMANN).

Il est important de noter qu'entre la paroi externe et celle de la cavité gastrale du scyphistome, on voit apparaître — et cela très tôt — une substance gélatineuse : la *mésoglée* dans laquelle, lors du stade à huit tentacules, émigrent des cellules du mésenchyme.

Le scyphistome ainsi formé s'accroît et son organisation continue à se compliquer. Ainsi, le nombre de tentacules augmente (8, 16, 24) et l'organisme âgé en présente 24. Mais le nombre des poches gastriques reste toujours le même. Les tentacules sont armés de puissantes batteries de nématocystes disposés en cercle ou en spirale et sont très mobiles. Leur ectoderme est muni de fibres musculaires longitudinales striées et très puissantes. Leurs axes entodermiques pleins possèdent aussi une musculature circulaire mais beaucoup plus faible.

SCYPHISTOME DE NAUSITHOE. — Il importe de noter que les larves scyphistomes de cette Méduse sécrètent un périsarque autour de leur corps et vivent en parasites (ou commensales) dans l'intérieur de plusieurs Éponges (*Esperia*, *Myxilla*, *Reniera*, *Spongelia*, *Suberites*, etc.).

Le fait fut constaté, pour la première fois, en 1867, par KOWALEVSKY, à Trieste. L'auteur vit bien les dits scyphistomes en voie de strobilisation, mais n'en suivit pas le développement et ne put dire à quelle méduse ils appartenaient (KOWALEVSKY, 1873). ALLMANN (1874), se basant sur la présence du périsarque et sur l'aspect rameux, considérait ces scyphistomes comme étant de véritables Hydriaires et les nommait génériquement : *Stephanoscyphus*. Leur véritable nature, soupçonnée par METSCHNIKOFF (1886), ne fut définitivement reconnue que par P. MAYER et LO BIANCO en 1890.

II. — PHASE DE GÉNÉRATION ASEXUÉE

Avec la formation du scyphistome finit la phase de génération sexuée du cycle évolutif des Scyphoméduses. Commence maintenant la phase de multiplication asexuée. En effet, la phase scyphistome constitue bien une fraction importante du cycle évolutif des Scyphoméduses et peut, à bon droit, être comparée à la phase polype dans le cycle des Hydrozoaires.

Strobilation du scyphistome. — Les processus de reproduction asexuée du scyphistome sont variés, mais tous ces modes de multiplication (que nous allons décrire plus tard) quelque intéressants qu'ils soient en eux-mêmes, n'ont pas, dans l'histoire naturelle du scyphis-

tome, la même importance que celui dont nous allons traiter. C'est, en effet, par *strobilation* qu'on va passer du domaine asexué à celui du sexe.

En fait, la strobilation se réduit à la division transversale du scyphistome qui isole de tout le reste sa partie supérieure munie de son hypostome et de ses tentacules. Le phénomène s'ébauche par apparition d'une constriction circulaire et, en cet état, le scyphistome est dit *strobile* (fig. 33). Ce qui s'isole du strobile est l'*éphyrule*, forme larvaire nageante de la future méduse. Quant au strobile, il régénère son péristome avec ses bras ainsi que son hypostome avec sa bouche et recommence à se diviser pour donner une nouvelle éphyre nageante. Et ainsi de suite.

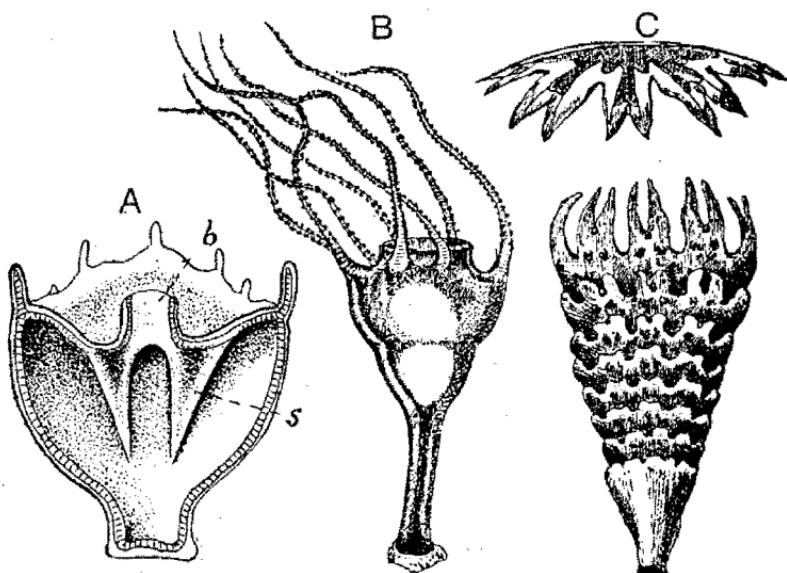


FIG. 33. — Scyphistome et sa strobilation, d'après DELAGE ET HÉROUARD (A), FRIEDEMANN (B), et CLAUS (C).

A, scyphistome coupé longitudinalement pour montrer les poches gastriques et les séptes. — B, scyphistome d'*Aurelia* (à 8 tentacules) au début de la strobilation (Strobile monodisque). — C, strobile polydisque et une éphyre devenue libre. — b, bouche. — s, séptes.

Le cas que nous venons d'envisager est celui d'un *strobile monodisque*, autrement dit d'un strobile qui ne donne qu'une seule éphyre à la fois et se repose entre deux périodes de division. Mais, plus souvent, on a affaire à un *strobile polydisque*, c'est-à-dire donnant plusieurs éphyres à la fois (fig. 33, C, 34). Alors on peut voir les ébauches de ces dernières empilées comme des soucoupes l'une au-dessus de l'autre, la plus âgée étant la plus supérieure (fig. 33, C) et se détachant la première du strobile. Ce dernier ne prend du repos que quand toutes ses éphyres l'ont quitté. Il redevient alors scyphistome et ce scyphistome se re-

mettra, au bout d'un certain temps, à redonner une nouvelle série d'éphyres. Et ainsi de suite.

Notons qu'il n'existe pas de différence fondamentale entre les deux types de strobiles, un même scyphistome pouvant se transformer en strobile monodisque puis en polydisque. Cela dépend souvent des circonstances extérieures, de la nourriture en particulier, car il est possible de transformer un strobile monodisque en strobile polydisque en le nourrissant plus abondamment.

Le scyphistome vit très longtemps. Même en aquarium on peut en garder vivants pendant plusieurs années et ils ne perdent pas non plus leur pouvoir de donner des éphyres (DELAP, 1906).

Éphyre. — Voyons d'abord comment le scyphistome forme les

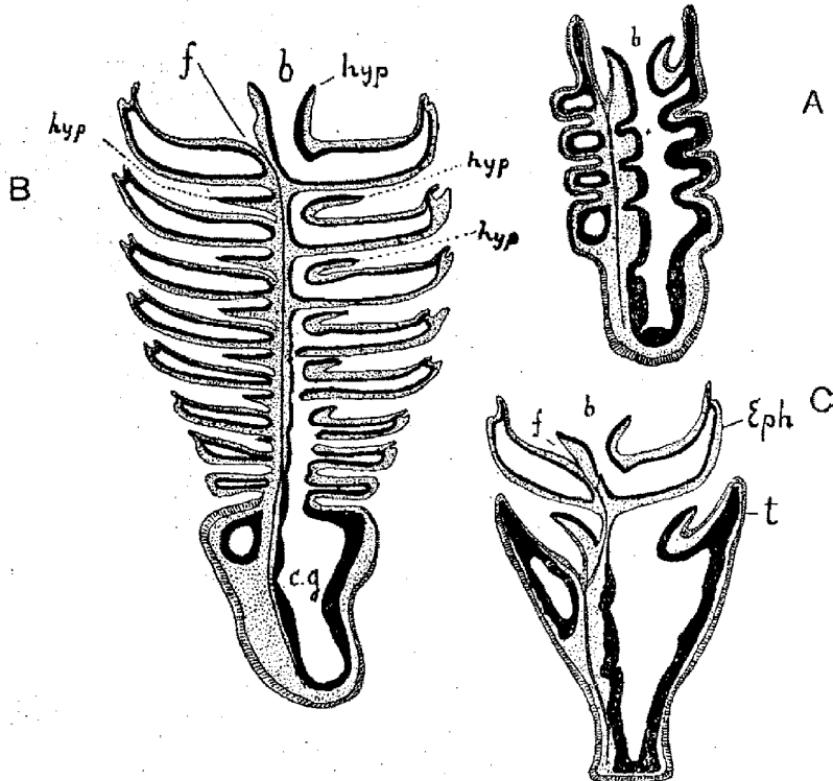


FIG. 34. — Strobilation d'*Aurelia*, d'après PERCIVAL.

A, commencement de la strobilation. — B, strobile polydisque très avancé. — C, toutes les éphyres sont séparées. Il n'en reste qu'une qui est en train de s'isoler (Eph). Le scyphistome reprend son organisation normale. — A remarquer la formation des ostioles et le mode de constitution du manubrium (hyp) dans les éphyres. — b, bouche. — f, entonnoir péristomial avec le cordon musculaire interseptal. Paroi entodermique en noir.

éphyres. Il va sans dire que la dépression périibuccale de sa face orale (supérieure) donne la sous-ombrelle de la méduse et que l'hypostomie

en fournit le manubrium (*fig. 34*). Mais les tentacules larvaires disparaissent après s'être fanés. Ils sont remplacés par 8 lobes — 4 radiaux et 4 interradiaux — formés au bord du péristome. À leur tour, ces lobes se subdivisent, chacun en deux, dénommés *lobes aliformes*. Entre eux, on voit paraître les *corpuscules sensitifs marginaux*.

Dans l'organisation intérieure on trouve aussi des modifications. Les sœptes interradiaux qui séparent les poches gastriques extérieurement par rapport aux entonnoirs péristomiaux se percent de larges orifices : les *ostioles* (*fig. 34, A*) mettant en communication directe les poches gastriques les unes avec les autres de telle sorte que, dans la région du péristome, on voit s'établir un large *canal circulaire*.

Au fur et à mesure que s'élargissent les ostioles, les sœptes se réduisent de plus en plus et finalement ne sont plus représentés que par les 4 *columelles interradiales* avec leurs entonnoirs péristomiens. Ainsi les quatre chambres péristomiques de la cavité gastrale, primitive-ment séparées, se transforment en un large espace coronaire dans lequel restent isolés, quatre piliers, c'est-à-dire les quatre entonnoirs tapissés par l'épithélium (entodermique, tout ce qui reste du sœp-tum) et qui semblent soutenir son plafond (*fig. 34, B, C*).

Dans chaque lobe extérieur péristomien, pénètre un diverticule en cul-de-sac du canal circulaire de telle sorte que, chez la jeune éphyrule, ce canal circulaire paraît 8-lobé. Les bords libres des ténioles s'épaississent et donnent naissance aux *filaments gastriques*. Tout d'abord, il n'y a qu'un seul filament par interradius ; mais, par la suite, leur nombre augmente en même temps qu'ils se groupent en faisceaux.

L'éphyre, ainsi formée (*fig. 35*), possédant ses 8 lobes, est un organisme de 3 à 5 millimètres de diamètre, fortement comprimé dorso-ventralement, de telles sortes que sa cavité sous-ombrelleaire est très peu profonde (ce qui le fait aisément distinguer de méduse adulte).

Transformation de l'éphyre en méduse. — L'organisation de l'éphyre n'est pas encore celle de l'adulte. Beaucoup de perfectionnements doivent apparaître portant principalement sur la cavité gastro-vasculaire encore très primitive chez l'éphyre. Tous ces perfectionnements seront graduels.

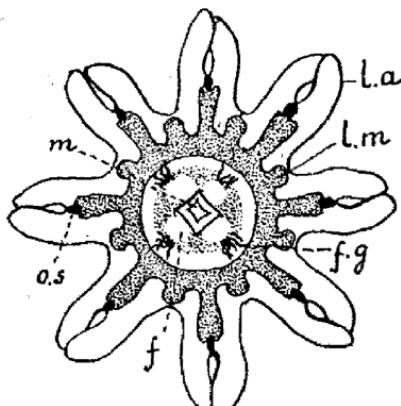


FIG. 35. — Éphyre d'*Aurelia*,
d'après FRIEDEMANN.

Le système gastro-vasculaire est pointillé. — f, entonnoirs péristomiaux. — fg, filaments gastriques. — L.a, lobes aliformes. — L.m, poches gastriques adradiales du canal radiaire gastro-vasculaire. — m, manubrium avec la bouche. — o.s, organes sensoriels.

Les columelles disparaissent et, corrélativement, le canal circulaire perd ce qui lui restait d'individualité. La cavité centrale, assez spacieuse autrefois, subit maintenant les modifications dues au rapprochement de son plafond et de son plancher, de chaque côté de chaque lobe. Dans ces 16 points (« Cathammen » des auteurs allemands), une soudure s'opère entre ce plafond et ce plancher. Nous voyons alors paraître, entre les diverticules radiaux et interradiaux, 8 nouvelles petites poches gastriques, dites *adradiales*.

Chez les Éphyridæ (*Cannostomeæ*), par exemple chez *Nausithœ*, l'éphyre n'a, pour se transformer en méduse, qu'à grandir, développer ses gonades et ses tentacules adraiaux. Ainsi, dans ce cas, la métamorphose n'est pas compliquée. Les 8 lobes péristomiens de l'éphyrule et ses 16 poches gastrales passent donc dans l'organisation de l'adulte.

Mais, chez les autres Discoméduses, c'est autre chose. La métamorphose n'est pas aussi simple. Prenons l'exemple d'*Aurelia*. Nous assistons d'abord à la disparition graduelle de la lobation larvaire du bord de l'éphyre, poursuite de l'accroissement prépondérant des régions adraiales du disque. Finalement les 8 lobes larvaires primaires ne forment plus que les petites *auricules ocellaires* annexées aux organes sensitifs. De son côté, le système gastro-vasculaire subit aussi des modifications très sérieuses. Au fur et à mesure que le disque grandit, les 16 poches de la cavité gastrique s'allongent et, se transformant en tubes orientés radiairement, se mettent en communication les unes avec les autres par de courts tubes commissuraux. L'ensemble de ces derniers figure d'abord une ligne sinuée qui, par la suite, se régularise et finit par donner un *canal circulaire*. Les gonades ne se montrent que chez les méduses adultes, mais nous devons signaler l'apparition plus précoce d'organes qui sont en relations avec l'appareil génital. Ce sont les quatre *sinus subgénitaux*, qui se forment dans les interradius comme autant d'invaginations sacciformes de l'ectoderme sous-ombrelle et dont le fond touchera la paroi des gonades. On croyait autrefois que c'étaient les restes des entonnoirs peristomiens, mais les recherches de FRIEDEMANN ont montré qu'il s'agissait bel et bien de formations nouvelles.

DÉVELOPPEMENT DES SCYPHOMÉDUSES HYPOGÉNÉTIQUES

On sait, depuis fort longtemps, depuis KROHN (1855), qu'il existe des Acalèphes hypogénétiques, c'est-à-dire qui ne présentent, dans leur cycle évolutif, ni strobilation ni même de stade scyphistome sessile. Le cas le plus connu est celui de *Pelagia noctiluca*. Ici, la cœloblastule donne une *gastrule embolique* qui se transforme directement en éphyre.

Dans la région du blastopore qui ne se ferme pas, les bords de l'ectoderme — cilié sur toute sa surface dès le stade blastule — s'élèvent en

un hypostome, ébauche du futur manubrium et déjà pourvu de la bouche. Autour de cet hypostome, la face orale de l'embryon se déprime suivant une gouttière circulaire : l'ébauche de la cavité sous-ombrelleaire de la méduse future (fig. 36). Les bords du péristome se subdivisent en leurs huit lobes caractéristiques portant les organes sensoriels. Dans ces lobes, la cavité gastrique, qui n'occupe que la moitié du volume total de la larve fort bien pourvue de mésoglée, envoie des diverticules : les poches gastriques, ébauches de canaux radiaires.

Les cils tombent et la larve se met à nager grâce aux contractions de son disque— dont la forme est plutôt celle d'un cône élevé (fig. 36, D). Mais, peu à peu, ce disque se déprime dorso-ventralement et l'éphyrule prend sa forme typique (fig. 36, E). Elle n'a plus qu'à subir la métamorphose habituelle pour se transformer en adulte.

Il importe de noter, à propos des processus qu'on vient de décrire, qu'on est bien loin de s'entendre sur ce qui touche à leur valeur morphologique. La description que nous avons donnée est conforme à l'esprit des recherches de KROHN (1855), de KOWALEVSKY (1873) et de METSCHNIKOFF (1886). Mais GÖLTE semble avoir démontré que la larve de *Pelagia*, avant de se transformer en éphyrule, présente un véritable stade *scyphistome modifié et nageur*. La question demande donc encore de nouvelles études. Cependant nous ne devons pas manquer de signaler l'intérêt que présente le cas des *Pelagia*: organisme hypogénétique ou en passe de la devenir et dont les caractères de ses ancêtres métagénétiques n'apparaissent qu'à l'état de souvenirs vagues. Peut-être n'est-il pas sans intérêt de noter qu'une méduse très voisine de *Pelagia*: *Chrysaora*, montre l'alternance primitive des générations (le fait était déjà connu de DALYELL) et qu'un autre genre, également voisin : *Dacrylometa*, possède, lui aussi, un scyphistome fixé.

Notons encore que, même chez les Discoméduses métagénétiques (*Aurelia*), on observe parfois (SCHNEIDER, HÄCKEL), en qualité de cas exceptionnels et dans des conditions anormales, une transformation directe de la totalité du scyphistome en éphyrule sans qu'ait paru le stade intermédiaire strobile.

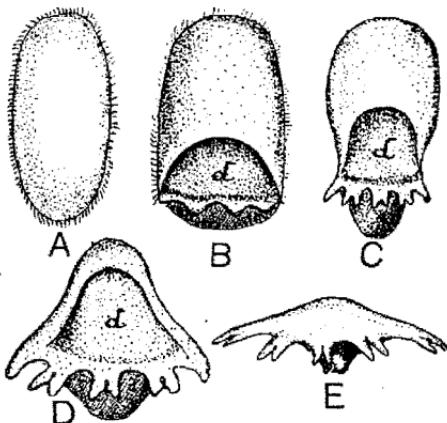


FIG. 36. — Métamorphose de *Pelagia*. Cinq stades successifs de la transformation graduelle de la planule (A) en éphyre (E), d'après DELAP (1906).

d, cavité gastro-vasculaire.

REPRODUCTION ASEXUÉE

La reproduction asexuée ne se rencontre que chez les embryons et dans la génération polypoïde, les Acalèphes adultes étant complètement incapables de se multiplier asexuellement. Quant au scyphistome ses facultés de reproduction asexuelle sont poussées au plus haut degré et les modes de cette dernière sont des plus divers. Nous connaissons déjà le rôle que joue la strobilation dans l'existence des Scyphoméduses métagénétiques. Mais souvent le scyphistome donne pendant longtemps de nouveaux scyphistomes fils avant de se mettre à donner des méduses.

1^o *Reproduction à l'état embryonnaire*

On peut la rencontrer au stade planule.

Les planules nageuses de certaines Discoméduses (*Chrysaora*) sont capables de donner naissance à d'autres planules par voie asexuée (bourgeonnement). Des faits analogues ont été décrits chez les planules des Lucernaires, mais, ici, le bourgeonnement ne s'effectue qu'après fixation de la larve.

2^o *Reproduction du scyphistome*

Nous aurons à distinguer les modes suivants de la reproduction asexuée de scyphistome : *bourgeonnement, formation des podocysts et strobilation*.

a) **Bourgeonnement.** — Les faits sont connus depuis très longtemps, car ils avaient retenu l'attention des premiers observateurs. Parmi les travaux nombreux qu'ils provoquèrent, nous citerons ceux récents de PÉREZ (1915).

On peut distinguer deux cas principaux dans le bourgeonnement des scyphistomes

1^o Le scyphistome donne naissance à des bourgeons formateurs de scyphistomes fils qui, une fois formés, se détachent de leur père et deviennent libres. Des complications surviennent souvent de ce fait que l'apparition des jeunes scyphistomes est précédée par celle d'une sorte de stolon — ordinairement porté par le pédoncule — sur lequel se localise le bourgeonnement. En tous cas les petits scyphistomes formés sur ce stolon finissent toujours par devenir libres et jamais l'état colonial ne subsiste longtemps.

2^o Le scyphistome donne naissance à un bourgeon qui, au lieu de continuer son évolution restant fixé à son lieu d'origine et se transformer en petit scyphistome ne tarde pas à se détacher de l'organisme maternel,

se revêt de cils vibratiles et donne naissance à une véritable planule qui nage librement et subit toute la série des transformations habituelles aux planules qui deviennent scyphistomes. Nous sommes, ici, en présence d'un cas tout à fait remarquable et dont nous rencontrons peut-être l'analogue à propos des sorites des Éponges.

Ce mode de reproduction a été observé chez *Colylorhiza*. Nous connaissons des faits identiques chez les Lucernaires dont la larve fixée devenue sphérique et à entoderme compact (fig. 31, B) donne naissance, par bourgeonnement, à des planules vermiformes tout à fait typiques (WIETRZYKOVSKY).

b) **Podocystes.** — La reproduction par podocystes a été découverte par HÉROUARD (1907) chez *Chrysaora*. Le podocyste est un bourgeon dormant, très particulier quant à son mode de formation, sa structure et son évolution. On le trouve dans la région pédieuse du pédoncule (d'où son nom).

Le premier indice de la formation du podocyste est le rassemblement dans la mésoglée de la région du disque adhésif de cellules mésenchymateuses. L'amas de ces cellules mésenchymateuses constitue le noyau du kyste qu'une enveloppe chitineuse ne tarde pas à recouvrir. Cette dernière est formée par des cellules ectodermiques emprisonnées dans le noyau du kyste. Finalement, tous ces éléments non mésenchymateux emprisonnés — une fois que ceux d'entre eux qui avaient à le faire ont joué leur rôle — se trouvent phagocytés par les cellules mésenchymateuses. Le podocyste en formation possède un orifice par où pénètrent des cellules chargées de granules de réserves (à ce niveau l'entoderme et l'ectoderme sont bourrés des granulations vitellines). Quand ces réserves sont constituées, l'orifice se ferme. Alors, les éléments cellulaires constituant le podocyste se rangent en une couche régulière et on a l'impression d'avoir à faire à une cœloblastule pourvue d'éléments blastodermiques très hauts et riches en grains de réserves. Une fois terminé le podocyste, le scyphistome se met en état d'en fabriquer un autre. Il en possède déjà l'ébauche quand il se retire du premier fait en rampant sur sa sole pédieuse. Alors l'ébauche, trouvant place libre, vient occuper, dans le pied, l'emplacement du podocyste précédent.

Le podocyste ainsi constitué peut rester dormant pendant une période très longue (plusieurs années). Le moment venu, il donnera un scyphistome (HÉROUARD, 1912).

HADZI (1912) a vu s'échapper du podocyste une larve ciliée, nageuse. Cela laisse penser qu'il s'agit de quelque mode de reproduction sexuée. Mais, selon HÉROUARD, les podocystes ne donnent jamais que de petits scyphistomes.

BIBLIOGRAPHIE

BERGH, 1888, Vid. Medd. Nat. For. i Kbhven (Lucernaria). — CLAUS, 1877, Denk. Acad. Wiss. Wien, v. 38; 1884, Arb. Z. Inst. Wien, v. 5 u. 7. — CHAS et HARGITT, 1910, Journ. Morph., v. 21. — CONKLIN, 1908, Carneg. Inst. Publ. Washington, v. 103 (Linucha). — CONNANT, 1897, John Hopk. Univ. Circ., n° 132; (Tripedalia), Mem. Johns Hopk. Univ. Biol. Lab., v. 4. — DELAGE et HÉROUARD, Zool. Concrète, v. 2. — FRIEDEMANN, 1902, Zeit. Wiss. Zool., v. 71. — GOTTE, 1887, Abh. Entwick. d. Tiere, v. 4. Hamburg et Leipzig; (Aurelia, Cotylorhiza); 1893, Zeit. Wiss. Zool. v. 55 (Pelagia). — HADZI, 1912, Biol. Centrb., v. 32. — HÄCKEL, 1881, Metagenesis v. Aurelia. Jenai. — HEIN, 1900, Zeit. Wiss. Zool., v. 67 (Aurelia). — HÉROUARD, 1912, Arch. Z. Exp. Gén. (5), v. 10. — HERRIC, 1909, Arb. Z. Inst. Wien, v. 17 (Chrysosora). — HYDE, 1894, Zeit. Wiss. Zool., v. 58. — KOWALEVSKY, 1873, Trav. Soc. Imp. Ethn. Anthropol. Moscou; 1884, Zool. Anz., v. 7 (Lucernaria). — KROHN, 1855, Moll. Arch. Anat. Phys. (Pelagia). — KRUMBACH, Kükenthal Handbuch, 1925. — MAYER (P.) et LOBIANCO, 1890, Zool. Anz., v. 13 (Nautilus). — MAYER (A.-G.), Medusæ of the World, Washington, v. 3. — METSCHNIKOFF, 1886, Embr. Stud. an Medusen. Wien. — PERCIVAL, 1923, Q. J. Micr. Sc., v. 67. — PEREZ, 1920, Bull. Biol. France Belg., v. 54. — SMITH, 1891, Bull. Mus. Comp. Z. Harv. Coll., v. 22 (Aurelia). — USHIDA, 1926, Journ. Fac. Sc. Tokyo. Zool., v. 1. (Mastigias). — WIETRZYKOVSKY, 1912, Arch. Z. Exp. Gén. (5), v. 10 (Lucernaires).

III. — DÉVELOPPEMENT DES ANTHOZOAIRES

Le développement des Anthozoaires a, depuis longtemps, attiré l'attention des auteurs. En effet, à peine la véritable nature des Coraux était-elle connue (PEYSSONNEL, 1727) que paraissait une tentative d'étude embryologique. Dès 1785, CAVOLINI donne la description des larves de plusieurs Anthozoaires. Mais c'est seulement un siècle plus tard que la question s'est trouvée solidement fondée par une série de beaux travaux de LACAZE DUTHIERS (1864, 1872, 1873), de KOWALEVSKY (1873) et surtout de KOWALEVSKY et MARION (1883). A partir de cette époque le développement des Anthozoaires a retenu l'attention des nombreux observateurs. Aussi existe-t-il sur lui une bibliographie assez riche.

Somme toute, nous pouvons dire que nous connaissons l'embryologie des Anthozoaires d'une façon suffisante, mais nous ne devons pas oublier non plus que nous ne savons rien (ou à peu près) du développement des Pennatulidæ, Anthipathidæ, Zoanthidæ et des Hexacoralliaires.

Les Anthozoaires sont hermaphrodites. Leurs œufs mûrissent dans les sœples mésentériques et prennent naissance aux dépens de l'*endoderme*.

La majorité des Anthozoaires sont *vivipares*. C'est la larve qui quitte le sœpte où elle s'est développée, passe dans la cavité gastrale et sort par la bouche de sa mère. Chez certaines Actinies arctiques et antarctiques (*Epiactis*, *Marsupifer*, etc.) Il existe une véritable *incubation* des embryons dans des poches spéciales de l'*ectoderme* (CARLGREN).

Les formes *ovipares* sont relativement rares. Nous citerons : certains

Alcyonnaires (*Alcyonium*, *Clavularia*, *Renilla*, etc.), des Zoanthaires (*Sagartia*, *Anemonia*).

PÉRIODE EMBRYONNAIRE

Segmentation. — Les œufs de tous les Anthozoaires sont généralement riches en vitellus et centrolécithes. Leur taille varie de 0mm,1 à 1mm,1.

La segmentation présente une série de particularités curieuses et qui se manifestent dès les premiers stades.

En général, la segmentation est tout à fait irrégulière et fertile en déviations individuelles. Même, chez *Sagartia parasitica*, FAUROT la qualifie d'anarchique. L'abondance du deutoplasme semble avoir une grande influence sur son cours. Ordinairement, elle est totale, mais il n'est pas rare de rencontrer des cas où se fait jour une tendance très nette à la segmentation partielle. C'est ce qu'on constate par exemple chez *Alcyonium*, *Gorgonia*, *Clavularia*, *Renilla*, *Urticina*, etc., où, lors des premiers stades, le noyau de l'œuf se divise seul sans que cytoplasme se fragmente. Cet état syncytial n'est, habituellement, que temporaire et fugace (il dure jusqu'au stade 16-32), car bientôt la segmentation de l'œuf devient totale. Cependant, on connaît des cas de segmentation partielle où un peu de vitellus reste indivis.

Feuilles germinatifs. — Le résultat de la segmentation diffère selon qu'on a affaire à un Zoanthaire ou à un Alcyonaire. Chez les premiers, c'est une *cæloblastule*; chez les autres, on a franchi un stade *morule* (fig. 37, B et 38, A). Remarquons que ce terme de morule n'est strictement applicable qu'à l'embryon tout jeune. Plus tard, sa masse interne, surchargée de vitellus, se trouve fort bien individualisée et on est alors en présence d'une véritable ébauche diploblastique. Cette différenciation de l'ectoderme et de l'entoderme au cours de la segmentation peut même, selon MATTEWS (1916), apparaître dès le stade 16.

En somme, chez les Alcyonnaires, la formation des feuilles se fait par *délamination morulaire* (fig. 37, B, C). La masse interne entodermique compacte subit des transformations qui vont en faire un épithélium : l'entoderme définitif, d'une part et, d'autre part, un résidu vitellin amorphe destiné à être utilisé par l'embryon. Au fur et à mesure que ce résidu se trouve digéré, une lumière apparaît qui représente la cavité gastrale.

Chez les Zoanthaires, il n'en est pas de même. Chez eux la segmentation aboutit à une cæloblastule, dont les caractères varient selon la teneur en deutoplasme. Ainsi, chez les Actinies, le blastocoèle est fort réduit parce que les cellules blastodermiques ont leur région interne surchargée de vitellus (fig. 38, A). Ces réserves vitellines se séparent des

cellules qui les contenaient par délamination si bien qu'on trouve, à l'intérieur du blastocôle, un amas vitellin qui sera digéré par l'embryon (fig. 38, B).

La gastrulation des Zoanthairés se fait habituellement soit par *immigration* (*Aclinia equina*), soit par *invagination*.

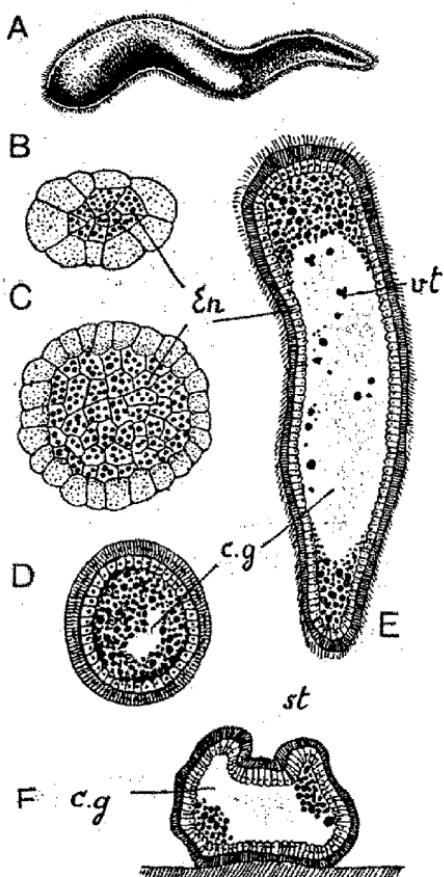


FIG. 37. — Développement des Alcyonaires.
Larve planule de *Corallium rubrum* (A),
d'après LACAZE-DUTHIERS. Morule (B),
gastrule (C) et planule libre (D, E) et
fixée (F) chez *Sympodium coralloides*,
d'après KOWALEVSKY et MARION.

c. g., cavité gastro-vasculaire. — en, entoderme. — st,
pharynx ectodermique. — vt, grains de vitellus.

La délamination a été décrite chez certaines Actinies (*Metridium*, *Actinoloba*) et chez un Madrépore (*Manicina*), mais on ne peut citer ces cas que sous réserves (¹).

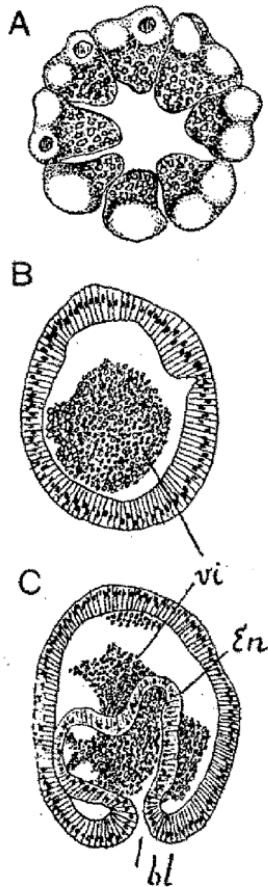


FIG. 38. — Blastule (A, B)
et gastrule (C) d'*Urticina crassicornis*, d'après
APPELLÖF.

bl, blastopore. — en, entoderme.
— vi, masse vitelline passant
du blastocoèle dans la cavité
archentérique.

L'invagination observée chez les Zoanthaires pour la première fois, par KOWALEVSKY, fut fort discutée. Mais les recherches d'APTELLÖF (1901) sur *Urticina*, de CARY (1910) sur *Aclinia bermudensis* et de GEMMILL (1921) sur *Bolocera* ne nous laissent plus aucun doute. Elle manifeste, d'ailleurs, parfois des particularités très curieuses. En effet, puisque le blastocœle de la blastule se trouve rempli par une masse vitelline, (fig. 38, B) l'archentéron, qui doit s'invaginer, rencontre, dans son mouvement, une résistance sérieuse. Alors tout se passe comme si la masse vitelline filtrait par pression à travers la paroi archentérique qui s'invagine et, finalement, les réserves vitellines, primitivement contenues dans le blastocœle, passent — en partie tout au moins — dans la cavité gastrale (fig. 38, C).

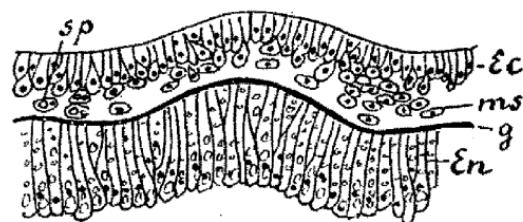


Fig. 39. — Une portion du corps de la larve fixée de *Sympodium corallotodes*, d'après KOWALEVSKY et MARION.

Ex. ectoderme donnant naissance au mésenchyme (ms). — En, entoderme. — g, mésoglyée. — sp, spicules squelettiques nés à l'intérieur des cellules mésenchymateuses.

Mésenchyme. — En plus de l'ectoderme et de l'entoderme, nous trouvons, chez les Alcyonaires, une véritable ébauche de mésoderme (sous forme de mésenchyme) mais dont la formation est très tardive. Elle n'apparaît, en effet, que chez la larve fixée et se forme (fig. 39) par prolifération des éléments de l'ectoderme. C'est une ébauche bien individualisée quoique assez lâche. Chez les Zoanthaires, jusqu'à présent, la formation du mésenchyme n'a pas été observée.

I. — DÉVELOPPEMENT POSTEMBR YONNAIRE DES ALCYONAIRES

Larve

Chez les Alcyonaires, nous allons trouver la larve la plus caractéristique des Cœlenterés : la planule (fig. 37, A, E). La planule des Alcyonaires est complètement ciliée. Ce qui la caractérise le mieux, c'est sa forme très allongée. [Chez certains Coraux, elle a tout à fait l'aspect vermiculaire (fig. 37 A)]. Habituellement, son extrémité antérieure est élargie tandis que son extrémité postérieure est un peu pointue. La taille de

nous venons de parler, a été prise erronément, par certains auteurs (MACMURRICH, etc.), pour une véritable gastrulation par délamination cœloblastique.

ces larves varie considérablement selon les espèces, mais, en général, elle est forte. La planule du Corail rouge, par exemple, mesure 3 à 4 millimètres de longueur. Les larves des Astreides sont encore plus grosses. Très souvent ces larves sont richement pigmentées en jaune orange ou rouge foncé (*Gorgia*, *Astræa*) ; mais cette coloration n'est pas en relations avec celle des adultes. Ainsi les larves du Corail rouge sont tout à fait incolores.

L'organisation interne de la planule ne présente rien de particulier (fig. 37, E). Deux couches de cellules, l'ectoderme et l'entoderme, sont parfois séparées par une substance gélatineuse mésogläenne. L'épithélium entodermique tapisse une vaste cavité gastrale dans laquelle on trouve souvent une certaine quantité de vitellus représentant le résidu de la masse vitelline non encore digérée par la larve. L'ectoderme présente des différenciations histologiques assez compliquées. Certaines de ces cellules sont transformées en cnidocystes. Parfois la larve possède des fibres musculaires d'origine ectodermique (KÜKENTHAL) et qui lui donnent une forte contractilité.

Les planules sont des organismes très actifs. Elles nagent en se courbant de toutes sortes de manières tout à fait à la façon de vermicules, mais leur pôle élargi reste toujours antérieur.

Métamorphose

Quand arrive le moment de sa métamorphose, la planule âgée — qui atteint parfois (*Astroïdes*) une longueur d'un centimètre ! — tombe sur le fond et s'y fixe par son pôle antérieur. Cela fait, son corps se contracte et, au bout de 30-40 minutes, notre planule vermiculaire n'est plus qu'une larve discoïde aplatie (fig. 37, F). Sur le pôle oral — supérieur — de ce disque, l'ectoderme s'enfonce à l'intérieur pour donner le pharynx ectodermique si caractéristique des Anthozoaires. Autour de la bouche, sur le bord du péristome, bourgeonnent simultanément huit tentacules sous forme d'autant d'évaginations ectodermiques creuses. Ces tentacules sont ciliés et deviennent rapidement pinnés.

Système gastro-vasculaire. — Son évolution est très simple chez les Octantides. Une fois le pharynx terminé, l'épithélium entodermique, qui tapisse la spacieuse cavité gastrale de la larve fixée, forme huit replis radiaires, les ébauches des cloisons, qui s'accroissent vers le centre et finissent par diviser la cavité gastrique en huit chambres. Il est à remarquer : 1^o que toutes les cloisons apparaissent simultanément et 2^o que leurs ébauches sont toutes égales entre elles et équidistantes. C'est là quelque chose de très caractéristique des Alcyonaires.

Squelette. — C'est à cette période que l'ectoderme prolifère de nombreuses cellules mésenchymateuses. (nous en avons déjà parlé)

émigrant dans la mésoglée, d'ailleurs assez peu abondante, mais qui envoie tout de même des prolongements dans les cloisons radiaires. C'est dans les cellules mésenchymateuses qu'on voit apparaître les premières ébauches du squelette (*fig. 39*). On observe, à l'intérieur des cellules, des grains calcaires, s'agglutinant entre eux pour former des *spicules* ou *sclérites* en forme de bâtonnets. Une fois formés, ces spicules se montrent dépourvus de leur cellule formatrice, cette dernière ayant disparu. Les sclérites restent soit isolés dans la mésoglée (*Alcyonium*), soit s'unissent pour former un squelette compact (*Corallium*, *Tubipora*, etc.). En somme le *squelette des Octanlides est intimement lié à leur mésenchyme*.

Quand il y a un cœnosarque, c'est-à-dire une portion commune à toute la colonie, le mésenchyme y prend un beau développement et corrélativement le squelette, qui se développe (par la soudure des spicules squelettiques) sans rapport avec la forme des individus. C'est ce qui a lieu chez le Corail. Au contraire, chez les Tubipores où le cœnosarque n'existe pas, le mésosquelette se borne à reproduire la forme des individus de la colonie et celle des canaux qui les unissent.

En plus du mésodermique, il existe, chez certains Alcyoniens, et notamment chez les Gorgoniens, un autre squelette dont l'origine est tout à fait différente. On sait que le squelette dendriforme des Gorgones ressemble assez à celui du Corail et on pourrait croire qu'il est de même nature. Il n'en est rien. Il s'agit d'une formation qui, depuis les recherches de KOCH, est considérée, par la plupart des auteurs, comme le produit de la sécrétion de l'ectoderme pédieux invaginé à l'intérieur du jeune polype. Il s'agit donc d'un *squelette ectodermique et morphologiquement extérieur à l'animal*. La première ébauche de ce squelette est une lame chitineuse placée entre le support et le disque pédieux. Au fur et à mesure que cette lame s'épaissit, devenant cône puis cylindre, elle refoule au devant d'elle la région centrale du disque pédieux, les portions marginales de ce dernier restant au contact du support. En somme le jeune polype coiffe son axe squelettique comme un bonnet de coton une tête (*fig. 40*).

La nature ectodermique du squelette des Gorgones a été, avons-nous dit, établie par KOCH et, récemment, s'est trouvée confirmée par KINOSHITA (1913). Cependant, ces temps derniers, cette manière de voir a été modifiée par KÜKENTHAL et par DANTAN (1920), mais les données à ce sujet doivent attendre éclaircissements. Dans l'état actuel de la question, il paraît bien qu'il faille admettre : 1^o que le squelette des

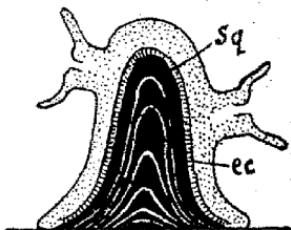


FIG. 40. — Jeune colonie de Gorgones produisant le squelette (*sq*) par sécrétion de la paroi pédieuse ectodermique (*ec*). Schéma.

Gorgones prend effectivement naissance — ainsi que l'a établi Koch — par invagination de l'ectoderme ; 2^e qu'à l'intérieur de l'animal et contre son squelette, existe une couche épithéliale qui joue un rôle dans la production de cet organe (KINOSHITA, 1910, MIGOT, 1916) ; 3^e mais que, de plus, — et c'est là le point obscur — *cel épithélium peut recevoir des éléments du mésenchyme épars dans la mésoglée* (Cf. KÜKENTHAL, 1925).

II. — DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE DES ZOANTHAIRES

Chez la plupart des Hexactinides et Hexacorallides, le développement est *presque direct*. Mais on trouve chez eux des formes dont la période postembryonnaire qui suit l'éclosion, mérite d'être considérée comme comportant une métamorphose. Les Cérianthides et Zoanthides ont la métamorphose très nette.

Larves

1^e Larves des Actinies. — C'est au stade gastrule que l'embryon passe déjà à l'état de larve libre. Il se garnit de cils et en porte parfois, à son pôle aboral élargi, une touffe de plus longs (*Sagartia*, *Melridium*). Mais la majorité des Zoanthaires incubent leur gastrule et c'est sous forme d'un véritable polype que la jeune larve sort de sa mère. En règle générale, cette larve n'est munie que de douze tentacules et la durée de sa vie larvaire peut être longue. Cependant on connaît pas mal des cas (*Actinoloba*, *Bunodes*, *Tealia*, *Heliaclis*, etc.) où la larve fraîchement éclosée ne diffère presque pas de l'adulte, possédant son appareil tentaculaire au complet (ou presque).

En général, on peut dire que la majorité des larves développent leurs tentacules lors des stades assez jeunes. Mais on trouve dans le plankton des larves d'Actinies dont l'origine est inconnue et qui possèdent déjà 24 cloisons, tout en manquant encore de tentacules (VAN BÉNEDEN, 1878)¹.

Les larves de certaines Actinies tropicales (*Minyadæ*) sont pourvues d'un appareil pneumatique spécial (qui n'est autre chose que l'ectoderme du pôle aboral invaginé en une sorte de sac). Ces larves sont très volumineuses ; elles atteignent quelques centimètres de hauteur.

On connaît aussi des larves qui passent la première partie de leur existence en qualité d'*ecloparesites* chez les Méduses craspédotes et

1. Notons l'apparition au pôle aboral de certaines larves d'une aire ectodermique modifiée qu'on peut peut-être considérer comme un *organe sensoriel* (Mc. MURRICH 1891; GÉTTE 1897, DUERDEN 1899, APPELLÖF 1900), d'autant plus que dans cette région chez les larves de *Rhodactis* et de *Lebrunia* Mc. MURRICH a pu faire constater l'existence de nerfs nerveux.

acraspèdes. Ce sont les larves des *Edwardsia*, des *Peachia* (*P. hastala*, *P. parasilica*) et des *Eloactis*.

2^e Larves des Cérianthides. — Les larves des Cérianthides sont remarquables sous plusieurs rapports. Nous sommes redevables de leur connaissance principalement à E. VAN BÉNÉDEN qui a mis en lumière toute leur importance au point de vue morphologique. Biologiquement, ces larves sont caractérisées par une période de vie libre extrêmement longue. On les rencontre dans toutes les mers (mais principalement dans les mers chaudes), tantôt en surface, tantôt dans les grandes profondeurs de la zone abyssale. Elles sont grosses. Il arrive souvent qu'on en trouve d'un ou deux centimètres de long. L'évolution de la plus grande partie d'entre elles n'a pas été suivie et on ne sait à quel genre de Cérianthaires elles appartiennent. C'est pour cette raison qu'on leur donne des noms génériques spéciaux. On connaît par exemple les *Arachnaclis*, *Solasternactis*, *Dactylactis*, *Epiactis*, *Calyanthula*, *Cerianthula*, etc.

Ces larves sont très variables en ce qui concerne leur aspect extérieur ; cependant on peut facilement les réduire à un type commun dénommé par E. VAN BÉNÉDEN : *Cerinula*. C'est une larve ovoïde ciliée sur toute sa surface et présentant une *symétrie parfaitement bilatérale*. Extérieurement, quatre tentacules la caractérisent. Intérieurement, elle présente six cloisons. Deux d'entre elles sont les directrices ventrales et les quatre autres sont placées symétriquement deux à deux de chaque côté du plan directeur. L'apparition de ces cloisons primaires s'est faite tout à fait selon le mode normal que nous allons décrire chez les Actinies ; mais, toutes les autres cloisons (*cloisons secondaires*) extrêmement nombreuses, naissent, non pas intercalées entre les primaires, ainsi que cela a lieu chez les Actinies, mais symétriquement dans l'espace ventral (dorsal selon l'orientation acceptée par CARLGREN) qui forme une loge de multiplication très spacieuse.

Il importe de remarquer que les larves de Cérianthaires portent souvent, sur leur pôle aboral, un *pore anal*, ou une dépression ectodermique, assez profonde.

3^e Larves des Zoanthides. — On ne sait rien du développement embryonnaire de ces animaux, mais leurs larves sont connues depuis longtemps et ont reçu le nom de *Larves de Semper* en l'honneur du naturaliste allemand qui les a découvertes aux Philippines (1867). Depuis, elles ont été observées plusieurs fois lors de pêches pélagiques effectuées dans les grands océans, principalement sous les tropiques (MAC MURRICH, 1891 ; E. VAN BÉNÉDEN, 1898-1920 ; SENNA, 1911 ; CARLGREN, 1903 ; HEATH, 1906). VAN BÉNÉDEN leur a donné des noms génériques provisoires tels que *Zoanthella*, *Zoanhina*.

Ce sont des organismes ovoïdes et dont l'aspect extérieur est très

remarquable. A l'intérieur, ils ne présentent rien de particulier. Tous ont leurs douze cloisons caractéristiques. Quant à l'appareil tentaculaire, *Zoanthina* présente ses tentacules au complet, tandis que *Zoantheslla* en est complètement dépourvue lors de ce stade. L'une et l'autre ont une bouche et *Zoantheslla* possède en plus un *pore aboral*.

Mais, ce qui est le plus remarquable, c'est que, chez les deux, existe un organe locomoteur très puissant représenté par une *bande ciliée*. Chez *Zoanthina*, cette bande est circulaire et forme une ceinture équatoriale placée au fond d'un profond sillon. Chez *Zoantheslla*, nous avons une bande de flagelles extrêmement puissants, longitudinale, située le long de la face ventrale du corps qui est allongé, cylindrique, presque vermiforme (fig. 41). Cette bande ciliée fait jouer la lumière et donne un très joli aspect à l'animal.

Ph.



A l'heure actuelle, on connaît quelques larves de Zoanthaires dits macrocnémiques (*Isozoanthus*, etc.). Ces larves se développent à l'intérieur de leur mère jusqu'au stade à seize cloisons. Elles ne possèdent aucun organe locomoteur et même sont complètement dépourvues de cils (CARLGREN).

Organogénèse

FIG. 41. — Larve *Zoantheslla* provenant des îles de Galapagos, d'après HEATH.
Ph, pharynx ectodermique.

Sous plusieurs rapports, l'organogénèse des Zoanthaires diffère fortement de celle des Aleyonaires, surtout en ce qui concerne l'évolution du système gastro-vasculaire, le développement des tentacules et du squelette.

Cloisons. — Nous avons vu, chez les Aleyonaires, toutes les cloisons se former simultanément. Chez les Zoanthaires, le processus est beaucoup plus compliqué. *Les cloisons apparaissent conséutivement, par paires* et leur développement suit une marche tout à fait définie. Les faits varient selon les espèces ; mais, le plus souvent, suivent le schéma que nous allons tracer.

En règle générale, n'apparaît tout d'abord qu'une seule paire de cloisons, chacune de ces cloisons étant symétrique de l'autre par rapport au plan longitudinal, indiqué par le sens d'allongement de l'orifice buccal. Ces deux premières cloisons subdivisent la cavité gastrique en deux portions inégales : une plus réduite que l'on est convenu d'appeler ventrale et une dorsale plus spacieuse. Les cloisons en question sont dites *ventro-latérales* (fig. 42). Apparaît ensuite la deuxième paire de cloisons : les cloisons *dorso-latérales*. A ce stade à quatre chambres gastriques, la larve reste quelque temps en repos. Après cette pause, naissent les cloisons de la troisième paire, très rapprochées l'une de l'autre et

occupant une position tout à fait ventrale. Ce sont les cloisons dites *ventrales*. Puis, du côté dorsal, apparaissent les cloisons de la quatrième paire, également très rapprochées l'une de l'autre (cloisons *dorsales*). Ces deux dernières paires de cloisons (ventrale et dorsale) ont une grande importance. On leur donne le nom de *cloisons directrices*. Ce sont elles qui, dans la suite du développement, vont marquer le plan de symétrie par rapport auquel apparaîtront les autres paires de cloisons. Ce sont elles qui limitent d'une manière définitive les deux *loges directrices*. Jamais une cloison nouvelle ne se formera entre les deux dorsales ou les deux ventrales.

Le schéma de la formation des cloisons (fig. 42), tel que nous le donnons ici, a été indiqué pour la première fois par KOWALEVSKY et par MAC MURRICH. C'est celui qui probablement se réalise le plus sou-

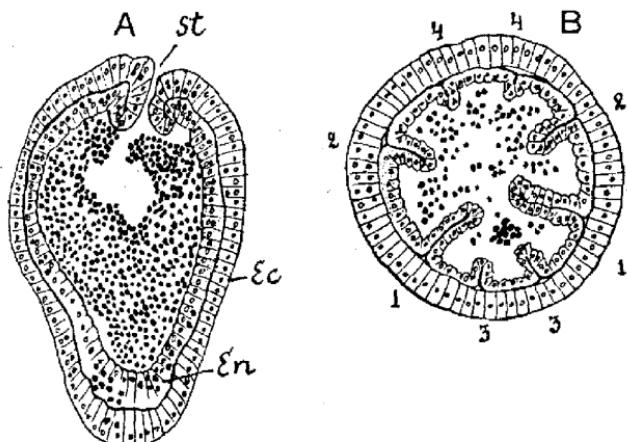


FIG. 42. — Deux stades de développement de *Bolocera*, d'après GEMMILL.

A, larve présentant un pharynx ectodermique au début de sa formation (st). La cavité gastro-vasculaire est bourrée des grains vitellins (en noir). Coupe longitudinale.

B, coupe transversale de la larve au stade Edwardsia, montrant huit cloisons. Les chiffres indiquent l'ordre de leur apparition. — 1, cloisons ventro-latérales. — 2, cloisons dorso-latérales. — 3 et 4, cloisons ventrales et dorsales.

vent. On l'observe par exemple chez *Aulactinia*, *Rhodactis*, *Halcampa* (FAUROT), *Manicina* (H. WILSON), *Adamsia* (HERTWIG), etc. Mais, chez quelques autres Actinies, LACAZE-DUTHIERS a indiqué un autre ordre d'apparition de cloisons. La première est alors la ventro-latérale, puis vient la dorsale, ensuite la ventrale et finalement la dorso-latérale. HADDON (1889) a confirmé ce schéma chez *Actinia*, *Bunodes*, *Cereus*, etc. (¹).

Quoi qu'il en soit, nous sommes maintenant à un stade à quatre paires

1. Chez *Urticina*, APPELÖF indique un ordre tout à fait différent. Ce sont les dorso-latérales qui se forment les premières et simultanément, ensuite, apparaissent, les trois autres paires.

de cloisons et ce stade, qui est encore marqué par une période de repos, présente une remarquable *symétrie bilatérale* (fig. 42). On le nomme *stade Edwardsia*, car il présente une grande ressemblance avec ce qu'on observe chez les adultes du genre en question. (Les *Edwardsia* ne possèdent jamais plus de huit cloisons).

Si maintenant nous comparons le petit Zoanthaire au stade *Edwardsia* avec le jeune Aleyonaire présentant le même nombre de cloisons, nous remarquons tout de suite une différence essentielle. En effet le premier manifeste déjà, en ce qui concerne la disposition des faces musculaires des cloisons, les caractères typiques des Zoanthaires adultes. Les muscles longitudinaux des cloisons directrices sont tournés en dehors, ceux qui sont portés par les cloisons dorsales, sont orientés ventralement et dorsalement s'il s'agit des ventrales.

La pause correspondant au stade *Edwardsia* étant franchie, deux nouvelles paires de cloisons vont apparaître consécutivement, mais pas toujours dans le même ordre : les cinquième et sixième paires (fig. 43). En règle générale, elles naissent symétriquement de part et d'autre du plan sagittal, la cinquième entre les cloisons de la première et de la deuxième paire, la sixième entre celles de la première et de la troisième. Mais il arrive parfois qu'une paire de cloisons apparaisse d'un même côté de l'embryon (entre 1 et 11) et que, de l'autre côté, leurs symétriques le fassent ensemble.

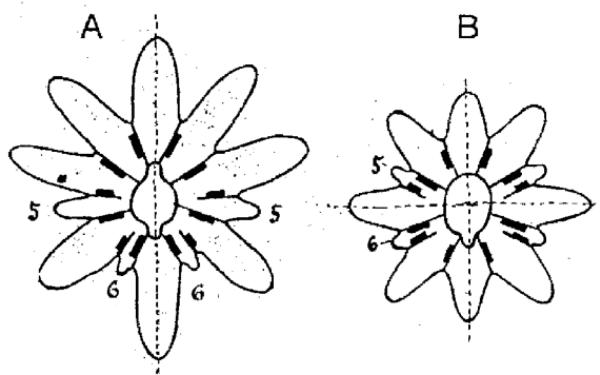


FIG. 43. — Stade Halcampula des Actinies (à douze cloisons). Deux types du développement des tentacules : chez *Cribrina* type bilatéral (A), chez *Peachia* type biradial (B). D'après CARLGREN.

Lorsque la formation de douze cloisons est accomplie, on arrive à un stade fort intéressant. C'est lors de ce stade que s'opère la *régularisation* des cloisons. On voit alors se former, en plus des loges directrices, qui existaient déjà lors du stade *Edwardsia*, quatre loges paires faites (dans le cas schématique que nous avons décrit) par les cloisons 2 et 5 et 1 et 6. Puisque, sur les cloisons des cinquième et sixième paires, les bandes

musculaires sont orientées dorsalement, le couplement aura pour résultat de grouper chacune de ces cloisons avec une partenaire dont les bandes musculaires seront orientées vers le bas. Chaque groupe ainsi constitué renferme *une loge*. Les six loges seront alors séparées par six *interloges*.

Le stade à douze cloisons ainsi modifié et devenu *biradial* (fig. 43) est connu sous le nom de stade *Halcampula* (MAC MURRICH). C'est à ce moment que l'animal présente ses caractères d'Actinie. Après le stade *Halcampula*, de nouvelles cloisons vont apparaître mais *exclusivement localisées dans les interloges*.

Les FILAMENTS MÉSENTÉRIQUES se montrent tout d'abord dans la région des cloisons ventro-latérales qui sont les plus anciennes. Toutes les autres cloisons posséderont de semblables filaments mais les développeront beaucoup plus tard. Leur origine est encore discutable ; cependant, il est assez probable qu'ils sont de nature ectodermique et dérivent de la paroi du pharynx (APPELLÖF, 1900 ; GARDINER, 1902).

Tentacules. — Les tentacules naissent comme de simples évaginations creuses de la paroi du corps et contiennent un prolongement de la cavité digestive. Leur ordre d'apparition n'est pas encore définitivement fixé. Selon LACAZE-DUTHIERS (1872), c'est le tentacule dorsal qui apparaît le premier, mais on admet généralement que les huit tentacules, caractéristiques du stade *Edwardsia*, naissent simultanément (FAUROT, DUERDEN, APPELLÖF, CARLGREN, etc.). Cependant, on ne peut s'empêcher de constater l'évidente tendance qu'a le tentacule dorsal à prendre un développement prépondérant.

En ce qui concerne l'apparition des autres tentacules, on note des singularités à partir du stade 8. On peut alors distinguer deux types de développement. Le *type bilatéral* (*Cribrella*, *Sagaria*, *Halcampa*, etc.) et le *type biradial* (*Peachia*, *Eloaclis*, *Edwardsia*, etc.). Nos deux schémas (fig. 43), empruntés à CARLGREN, donnent, mieux qu'une longue description, l'idée de ces deux types. Notons que, dans le biradial, quatre nouveaux tentacules apparaissent simultanément et que les tentacules primaires *endocætes* (ceux qui correspondent aux loges), sont moins grands que les *exocætes* (correspondant aux interloges). Au contraire, dans le type bilatéral, les deux paires de nouveaux tentacules apparaissent successivement.

Quand l'animal possède douze tentacules, ces derniers régularisent leur position et se disposent en deux cycles concentriques alternants. L'ordre d'apparition des nouveaux tentacules suit une loi tout à fait définie et fort compliquée, découverte par LACAZE-DUTHIERS. Le lecteur en trouvera l'exposé dans la Zoologie concrète de DELAGE et HÉROUARD.

Squelette. — Le squelette des Madréporaires est une *production*

ecodermique. Sa formation a été étudiée, pour la première fois, par LACAZE-DUTHIERS (1864).

La principale différence, en ce qui concerne la nature du squelette, entre les Octo- et les Hexacoralliaires, réside en ce fait que, chez les premiers, il se différencie à l'intérieur du polype, tandis qu'il naît à l'*extérieur* chez les derniers.

Chez le polype primaire de *Caryophyllia*, que nous prendrons pour type, dès le stade à douze tentacules, on voit l'ectoderme du disque pédieux sécréter six groupes indépendants et équidistants de concrétions calcaires très délicates. Ces concrétions sont produites par des cellules spéciales qui ont reçu le nom de *calicoblastes*. A l'intérieur de ces calicoblastes, la substance calcaire apparaît sous forme d'aiguilles minuscules. Finalement, la matière calcaire remplit toute la cellule dont le cytoplasme se réduit d'autant et dont le noyau s'atrophie. Il s'agit donc d'une transformation *in toto* de la cellule en produit élaboré et non pas d'une sécrétion normale ainsi que le croyait KOCH (1897). Ces faits ont été mis en évidence par HEIDER (1881) et par M^{lle} OGILVIE (1897).

Il est à noter que les dépôts calcaires, qui se forment sous le disque pédieux, ne correspondent pas à la disposition des cloisons en ce sens qu'ils ne sont pas *sceptaux* mais *intersæptaux*.

A partir de ce moment, le processus varie selon les cas.

Chez certains Madréporaires, par exemple chez les *Astroïdes*, les dépôts calcaires ainsi formés constituent des bâtonnets ou baguettes radiaires qui, périphériquement, se bifurquent. Ces bifurcations se rejoignent ; alors les baguettes se trouvent réunies par une bande distale (périphérique) : l'ébauche de la *muraille*. Chez d'autres (*Caryophyllia*), la muraille naît indépendamment des baguettes radiaires aux dépens de nodules spéciaux.

Au centre du disque pédieux du polype se forme un abondant dépôt calcaire, indépendant des extrémités centrales des baguettes radiaires. C'est l'ébauche de la *columelle*. Quand cette dernière est formée, elle forme avec l'ébauche du disque basal quelque chose qu'on peut comparer à une roue dont elle serait l'essieu et les baguettes radiaires les rayons. Cette roue se transforme en un disque plein qui est la sole définitive du polype.

En somme, la plaque squelettique se trouve formée en dehors du polype et reste en contact immédiat avec le support.

La suite n'est pas difficile à comprendre. Les baguettes radiaires forment les sceptes squelettiques qui sont placés, non pas dans les cloisons, mais entre elles. Au fur et à mesure qu'elles s'accroissent en s'élargissant, ces formations calcaires refoulent au-devant d'elles l'ectoderme du polype. Naturellement l'entoderme se trouve aussi refoulé. Ainsi se forme le squelette externe du polype, squelette dont toutes les parties sont tapissées d'une double couche cellulaire faite d'ectoderme et d'en-

toderme, ainsi que de mésoglée et qui est la paroi refoulée de la base du polype.

Quant à la muraille (*theca*), elle se forme par suite de l'accroissement en hauteur de la jante de la roue squelettique.

REPRODUCTION ASEXUÉE

Son rôle est très important dans la biologie des Anthozoaires ; il ne faut pas oublier, en effet, que la plupart de ces animaux vivent en colonies et que ces colonies résultent soit du bourgeonnement, soit de la division. Cependant, des formes solitaires, telles que les Actinies, présentent aussi des phénomènes de multiplication asexuée.

Métagénèse. — Il est à noter que chez plusieurs Anthozoaires, on observe des cas d'une véritable *métagénèse*, reproduction sexuée alternant avec une multiplication asexuée.

Il ne faudrait même pas croire que la métagénèse soit quelque chose d'exceptionnel chez les Anthozoaires. On l'observe sous une forme très typique chez certains Coraux. Tout le monde connaît les disques plats des *Fungia*. Les anciennes recherches de STUTSCHBURY (1833) ont prouvé que les disques en question de ce Madréporaire représentaient une génération sexuée formée par strobilisation. La larve du *Fungia* donne naissance à un polype pédonculé qui représente la génération asexuée de l'espèce et qui a reçu de BOURNE le nom d'*anthoblaste*. Puis, la portion distale de cet anthoblaste, fortement élargie et munie déjà d'un squelette, se détache du pédoncule porteur et développe les gonades. C'est alors le disque libre bien connu. Quant au pédoncule, il régénère un nouveau disque de *Fungia*. En somme, nous avons ici un véritable *strobile monodisque*, et nous nous accordons parfaitement avec SEMPER (1872) en admettant, chez les Anthozoaires, l'existence d'une véritable métagénèse.

1^e Division

Elle s'effectue selon deux modes : le *longitudinal* et le *transversal*.

a) **Division transversale.** — Elle est assez rare. On en connaît un cas classique chez *Gonactinia prolifera* (fig. 44), et il n'est pas sans intérêt de remarquer qu'ici, les processus rappellent assez ceux de la strobilisation des scyphistomes — l'animal fournit à la fois deux nouveaux individus (privés de gonades). Chose curieuse, les tentacules de ces nouveaux individus apparaissent tous



FIG. 44. — Strobilation chez *Gonactinia prolifera*. D'après CARLGREN.

d'un seul coup (contrairement à ce qui se passe au cours de l'ontogenèse). De plus, le polype formateur régénère son appareil tentaculaire avant même que se soient détachés les deux nouveaux individus.

b, Division longitudinale. — Elle est beaucoup plus répandue et on l'observe chez les formes solitaires aussi bien que chez les coloniales. Notons que CARLGREN (1903) l'a rencontrée même chez les larves (*Bunodes, Sagartia*).

Chez les Actinies, en règle générale, la division débute par le pôle oral. Le cas classique est celui de *Metridium marginalum*. On voit tout d'abord la fente buccale se diviser en deux orifices. Puis le péristome se divise à son tour, ensuite l'appareil tentaculaire, enfin le tronc. Tout cela se fait très lentement et peut durer plusieurs mois. Chez *Paranemonia, Anlea, etc.*, la division débute au pôle inférieur, aboral, de l'animal. C'est le disque adhésif qui se divise le premier et les deux produits restent quelque temps réunis par leurs extrémités supérieures. Mais, dans ces cas, les processus sont extrêmement rapides — une à deux heures selon les observations de BOHN sur *Anthea cereus*.

Notons qu'il peut arriver que, par division longitudinale, naissent simultanément plusieurs individus — trois et même six (CARLGREN, TORREY et MERY, 1904). Dans ces cas, les individus formés ne sont pas tous pareils. La division est, en quelque sorte, inégale et certains des produits sont défavorisés par rapport aux autres.

C'est chez les Coraux que la division longitudinale joue un rôle des plus importants. C'est en effet par ce mode — et non seulement par bourgeonnement — que la plupart d'entre eux augmentent le volume de leurs colonies. Deux cas sont à distinguer. Certains Coraux (*Cladocora, Madrepora, Porites*) se divisent totalement et tout à fait régulièrement, c'est-à-dire que l'individu produit est tout à fait semblable à l'individu producteur et pourvu de sœptes parfaitement développés. Mais il arrive souvent que la division ne s'achevant pas, reste imparfaite et, qu'il en résulte des individualités géantes, pourvues de plusieurs fentes buccales, pharynx et systèmes sœptaux. Quand la division aboutit à la séparation d'individus, ceux-ci restent défectueux. Jamais ils ne possèdent de sœptes directeurs. C'est ce qui se passe chez *Cæloria, Favia, Manicina, Meandrina, etc.* (CI. DUDEREN, 1902 ; STUDER, etc.).

2^e Bourgeonnement

Chez les Anthozoaires solitaires, les cas de bourgeonnement sont très peu nombreux. Nous citerons : *Actinoloba, Epiactis, Gonactinia, Polythoa*. Au contraire, chez les formes coloniales, le bourgeonnement joue un rôle important dans la formation des colonies. Sitôt fixé, le polype primaire commence à bourgeonner de nouveaux individus et même, chez les Pennatulides, ce phénomène débute alors que l'animal

mène encore une existence nageuse (*Renilla*, *Pennalula*). Ici, la formation de bourgeons est fort régulière, s'effectuant par paires symétriques. Aussi, les jeunes colonies ont-elles la symétrie bilatérale. Le polype primaire reste aussi fort longtemps reconnaissable et même, chez *Renilla*, on le voit toujours situé à l'extrémité distale de l'axe de la colonie. Mais, chez les autres Coraux (*Corallium rubrum*, par exemple), le polype primaire se déplace latéralement et, à partir du stade à quatre individus, il est devenu tout à fait semblable aux autres membres de la colonie (LACAZE-DUTHIERS, 1864).

Dans plusieurs cas, le bourgeonnement se complique du fait de l'apparition de *stolons*. C'est selon le mode particulier de leur stolonisation que les colonies d'Alcyonaires prennent tel ou tel aspect extérieur. Ainsi, chez *Tubipora*, où des stolons se forment à divers niveaux du corps du polype, la colonie sera faite naturellement de tubes groupés en étages superposés.

La reproduction par bourgeonnement est assez répandue chez les Zanthaires. Elle présente quelques particularités curieuses chez les Anthipathaires où le phénomène a été récemment étudié par DANTAN (1920).

3^e Lacération

Il nous reste à dire quelques mots sur ce mode de multiplication très curieux qui a reçu le nom de *lacération*. Il consiste en l'isolement d'une petite région de sole pédieuse d'Actinie, en l'individualisation de cette petite masse renfermant des portions de sœptes et en son organisation en une toute petite Actinie. Le détail des processus n'est pas suffisamment éclairci. Il se passe des *régulations*, fort compliquées parfois, portant non seulement sur la forme extérieure, mais encore sur tout l'ensemble de l'organisation interne. Les sœptes qui existent se mettent en place et ceux qui manquaient naissent comme de nouvelles formations. Le pharynx ectodermique apparaît dans la région supérieure et les tentacules se mettent à pousser.

Les faits de lacération ont été décrits pour la première fois en 1772, par l'abbé DIQUEMARE, et leur existence fut confirmée par une foule d'auteurs (Voir la bibliographie complète chez MIGOT, 1919); chez les Actinies appartenant à divers genres tels qu'*Actinia*, *Sagartia*, *Metridium*, *Heliactis*, *Bunodes*, etc.

BIBLIOGRAPHIE

- APPELLÖF, 1900, Berg. Mus. Aarb. — E. VAN BÉNÉDÉN, 1898, Erg. Plankton Exped., v. 2; 1924, Arch. Biol., v. 34. — CARLGREN, 1896, Fest. Lillieborg Upsala; 1897, ÖFV. Vet. Acad. Stockholm, v. 54; 1906, Nord. Plankton; 5 Lief. — CARY, 1904, Biol. Bull., v. 7; 1910, *ibid.*, v. 19. Carnegie Inst., 1912, v. 10. — DALYELL, 1839, Edinb. New. Phil. Journ., v. 27. — DANTAN, 1920, Arch. Anat. Micr., v. 17.

(Antipathides). — DUERDEN, 1899, Jour. Linn. Soc. London, v. 27 — FAUROT, 1903, Arch. Zool. Exp. (4), v. 1 ; 1907, *ibid.*, v. 6. — GEMMILL, 1920, Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B, v. 209 (Metridium, Adamsia). — GRAVIER, 1920, Res. Camp. Sc. Albert I. Monaco (larves d'Actinies). — HEATH, 1906, Zool. Anz., v. 30 (larves de Zoanthides). — KOCH, 1882, Morph. Jahrb., v. 8 ; Mitt. Zool. Stat. Neapel, v. 3 ; 1887, Fl. u. Fauna G. v. Neapel, v. 15 ; 1889, Morph. Jahrb., v. 15 (Pennatulides). — KOWALEVSKY, 1873, Trav. Soc. Imp. Ethn. Anthr. Moscou. — KOWALEVSKY et MARION, 1883, Ann. Mus. H. N. Marseille, v. 1. — KREMPF, 1921, Bull. Ins. Sc. Saïgon, v. 1. — LACAZE-DUTHIERS, 1864, H. N. du Corail, Paris ; 1872-3, Arch. Zool. Exp. vv. 1, 2 ; 1887, C. R. Acad. Sc., Paris, v. 104 (Pennatula). — MAC MURRICH, 1891, Journ. Morph., v. 4. — MATTEWS (A.), 1916, Q.-J. Micr. Sc., v. 62 (Aleyonium) — MENON (K.-R.), 1902, Proc. Cambridge Phil. Soc., v. 2 ; 1904, Rec. Ind. Mus. Calcutta, v. 10 (Zoanthella). — PROUHO, 1891, Arch. Zool. Exp. Gen. (2), v. 9. — SEMPER, 1867, Zeit. Wiss. Zool., v. 17 (larves Zoanthidæ). — SENNA (Angélo), 1907, « Liguria » (1903-1905) Firenze (larves d'Actinies). — WIETRZYKOVSKY, 1914, Bull. Acad. Sci. Cracovie (Edwardsia). — WILSON (E.-B.), 1884, Phil. Trans., v. 174 (Renilla) — WILSON (H.-V.), 1889, Journ. Morph., v. 2 (Manicina).

IV.— DÉVELOPPEMENT DES CTÉNOPHORES

Les premières tentatives d'étude du développement des Cténophores sont dues à PRICE (1848), à SEMPER (1858) et à ALLMANN (1862). Mais les premiers travaux importants sur la question sont ceux de KOWALEVSKY, parus en 1866 et 1873, dans lesquels se trouve, pour la première fois constatée chez ces animaux, la présence de feuillets germinalis et établi le plan général de l'embryogénése. Nous avons aussi des travaux importants, dus à FOL (1869), AGASSIZ (1874), CHUN (1880) et surtout à METSCHNIKOFF (1885).

Parmi les travaux récents, nous citerons ceux de ZIEGLER (1898) et les recherches expérimentales de DRIESCH et MORGAN (1896), de FISCHER (1898-1903) et de JATSU (1907-1913).

Citons enfin les recherches récentes et tout à fait importantes de MORTENSEN, sur *Tjalfiella* (1909), de KREMPF (1920), et surtout ceux de TAKU KOMAI (1920-1922), sur le développement de *Cæloplana*. Cet organisme énigmatique, depuis sa découverte par KOWALEVSKY, en 1881, n'avait cessé d'intriguer les chercheurs et avait pris une place considérable dans l'histoire de la Zoologie phylogénétique. On en faisait une sorte d'être intermédiaire entre les Cténophores et les Plathelminthes. Nous annoncerons tout de suite que l'embryologie ne nous apprend qu'une chose *Cæloplana* est un vrai Cténophage (KREMPF, KOMAI).

Les œufs se développent dans la paroi des canaux méridiens et naissent, sans doute, de l'entoderme. Ils sont très volumineux, étant entourés d'une couche fort épaisse de substance gélatineuse et transparente, limitée extérieurement par une membrane ovulaire.

L'œuf centrolécithe comprend deux régions : une périphérique — l'*ecloplasme* finement granuleux, et une centrale — l'*endoplasme*, fortement vacuolisé et riche en réserves vitellines. Lenoyau se trouve dans la

première et détermine sur l'œuf le futur pôle végétatif. C'est là qu'on trouvera, pendant la segmentation, les globules polaires. Ainsi l'œuf des Cténophores est nettement polarisé.

Or, les remarquables recherches expérimentales de DRIESCH, MORGAN, FISCHEL et YATSU ont montré, avec la plus entière évidence, des localisations germinales dans cet œuf. De plus, nous savons maintenant que ces localisations résident dans le cytoplasme et non pas dans le noyau. En effet, les fragments (nucléés) d'œuf subissent la segmentation, mais se développent en larves partielles dépourvues de certains organes. Ainsi elles sont privées de certaines bandes des palettes ciliées.

Presque tous les Cténophores sont *ovipares* (une forme sessile : *Tjallfiella tristoma*, du Groenland, est *vivipare* selon MORTENSEN, 1909). Les œufs sont pondus séparément ou bien réunis en cordons d'une dizaine environ (*Pleurobrachia, Bolina*).

Segmentation. — Elle est remarquable sous plusieurs rapports. Notons tout de suite qu'elle ne rappelle en rien celle des autres Cælenterés. Le processus est très original et même unique dans le règne animal ; il est biradial ou *bisymétrique*, autrement dit : dès le début de la segmentation, les deux axes de l'animal adulte et leur orientation se trouvent déjà déterminés (fig. 45, 46).

En général, la segmentation est *totale, fortement inégale* et parfaitement déterminée. Le premier sillon méridien passe par un plan médian dit *gastral*. Le second, également méridien et perpendiculaire au premier, par le plan transversal, dit *tentaculaire* (celui dans lequel se trouveront par la suite, placés les tentacules). Ainsi, les deux premiers sillons divisent l'œuf en quatre blastomères, dont chacun représente un quadrant du Cténophore adulte, avec tous les organes qui lui correspondent. Chaque blastomère contient, en effet, en puissance, deux rangées de palettes ciliées, deux canaux méridiens, etc. L'expérimentation permet facilement de s'en rendre compte (¹).

La troisième division est très spéciale. On la nomme *diagonale*, car chacun des blastomères se trouve coupé obliquement (sous un angle d'environ 45°), par le nouveau plan, en deux portions inégales : la végétative étant plus volumineuse que l'animale. Un coup d'œil jeté sur les schémas ci-inclus nous renseignera mieux qu'une longue description (fig. 45, B, C).

Les quatre blastomères nouvellement formés constituent deux groupes de deux, très éloignés l'un de l'autre et symétriques par rapport à l'axe tentaculaire. On les nomme, pour cette raison : *subtentaculaires*

1. Si on isole, lors des stades 4, les blastomères, chacun d'eux se développe en une ébauche qui ne possède que deux rangées de palettes ciliées et deux canaux radiaires. Dans la nature, on rencontre parfois, après les fortes tempêtes, de semblables Cténophores partiels. C'est apparemment l'agitation des vagues qui détermine la dissociation des blastomères.

DÉVELOPPEMENT DES CTÉNOPOHORES

(fig. 45, C, E). Les quatre autres, plus volumineux, indiquent l'axe médian du futur Cténophore. On les dit : *submédians* (*cellules terminales*).

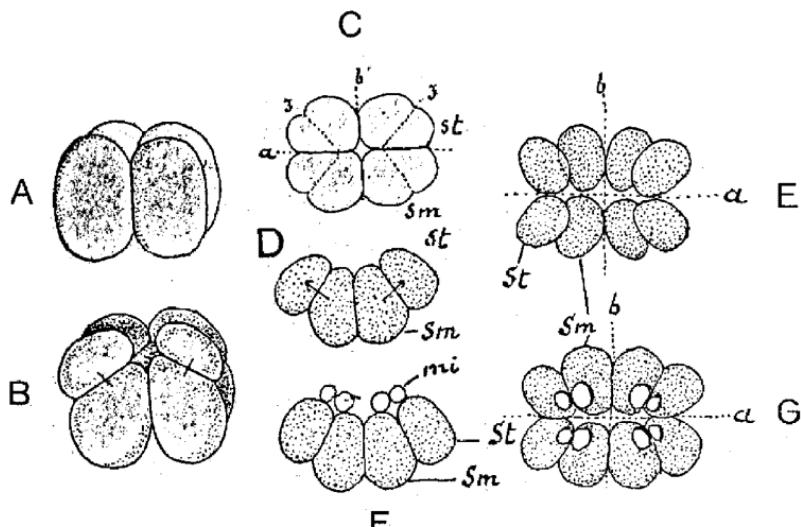


FIG. 45. — Segmentation bisymétrique des Cténophores. Schéma d'après ZIEGLER.

A, stade 4. — B, stade 8 (division diagonale) vu de côté. — C, passage du stade 4 au stade 8 (division diagonale) vu du pôle animal. — D, stade 8 (coupe sagittale, suivant l'axe tentaculaire). — E, stade 8 vu du pôle animal. — F, stade 16 en coupe sagittale. — G, stade 16 vu du pôle animal.

et cellules moyennes de YATSU). Ensuite, chaque blastomère sépare, du côté du pôle animal, une toute petite cellule : véritable micromère (fig. 45, F, G). Ainsi, lors du stade 16, l'ébauche est faite de huit macromères beaucoup plus gros que les huit micromères. De ces derniers, les fils des submédians sont un peu plus volumineux que leurs cousins subtentaculaires.

Passons au stade 32. Chaque macromère fournit, vers le pôle animal de l'ébauche, un élément (micromère) nouveau. Toujours les micromères surmontent les macromères et la symétrie du précédent stade ne se trouve pas modifiée (fig. 45, 46).

Entre les macromères paraît maintenant un espace libre : l'ébauche du

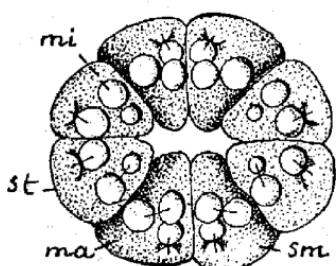


FIG. 46. — Segmentation de Beræ. Stade 32 (8 macromères plus 24 micromères). — D'après ZIEGLER.

ma, macromères. — mi, micromères. — sm, cellules submédianes. — st, cellules subtentaculaires (terminales).

blastocœle, qui reste largement ouvert à chacun des deux pôles de l'embryon. C'est une particularité caractéristique du développement

Gastrulation. — Dans sa marche ultérieure, la segmentation conserve ses caractères. Les macromères continuent à bourgeonner de nouveaux micromères, les anciens micromères continuent à se diviser. Cela nous conduit à une ébauche ainsi faite : autour de huit gros macromères, est un anneau régulier de toutes petites cellules (fig. 46) ; à l'intérieur, une cavité primaire, ouverte, comme nous l'avons dit, à chacun de ses bouts.

Mais, dans la suite, les macromères vont changer de position. Tout en continuant à séparer, toujours vers leur pôle animal, de nouveaux micromères, ils tournent autour de leurs axes transversaux, décrivant ainsi un arc de 180°. Le pôle de bourgeonnement du macromère reste fixe par rapport à ses axes (c'est toujours à son niveau qu'est placé le noyau). Par rapport à ceux de l'ébauche, ce pôle a donc tourné et, pendant ce mouvement, le macromère a donc pu disposer ses fils en courbes concentriques. Ainsi s'est étendue la calotte des micromères qui coiffe le pôle animal de l'ébauche. C'est là un mode d'*épibolie* très original : on voit les macromères se tapissant eux-mêmes de micromères.

Les micromères continuent toujours à se diviser, mais leur activité est surtout dirigée en vue de supprimer, sur le pôle animal, les espaces encore découverts et d'y fermer l'orifice aboral blastocœlien.

Pendant l'épibolie, les huit macromères n'ont donné que des micromères, et ce n'est que vers la fin de ce processus qu'ils commencent à se multiplier eux-mêmes. Ils se divisent et on a maintenant seize macromères. Alors et pour la dernière fois, chacun de ces seize macromères bourgeonne encore un micromère (fig. 47, D).

La différenciation des feuillets est maintenant effectuée. Nous sommes en présence d'une *gastrule épibolique*, faite de seize entoblastes couverts par une calotte ectoblastique. Insistons sur ce fait qu'à son pôle animal la gastrule montre toujours un orifice faisant communiquer l'espace blastocœlien avec le dehors. Même lorsque le blastopore se sera fermé, l'orifice en question persistera quelque temps sur le pôle animal (CHUN chez *Beroe*, KOMAI chez *Cæloplana*, etc.). Autrefois, on prenait erronément cet orifice pour le vrai blastopore, mais il convient de distinguer et de le nommer *pseudo-blastopore*. Lors des stades très avancés, il se ferme et disparaît sans laisser de traces.

L'épibolie terminée, les macromères dont les axes longitudinaux, après une rotation de 180°, étaient devenus de nouveau verticaux (mais renversés), n'en continuent pas moins leur rotation. Ils se tournent encore de 90° et leurs axes deviennent de nouveau horizontaux, mais leurs pôles nucléés bordent maintenant la cavité gastrale larvaire. Un coup d'œil jeté sur les figures données nous suffira pour comprendre comment le processus d'épibolie s'achève par une véritable invagination (fig. 47, D, E).

Mésenchyme: — Quand la gastrulation est terminée, on se trouve en présence d'un fait très remarquable et dont on ne saurait dire, à l'heure actuelle, qu'il est suffisamment connu. Selon METSCHNIKOFF, sur l'embryon de *Callianira*, les derniers seize micromères du lot — ceux que nous avons vu se former lors du stade à seize macromères — au lieu de rester superficiels, accompagnent ces derniers dans la seconde phase de

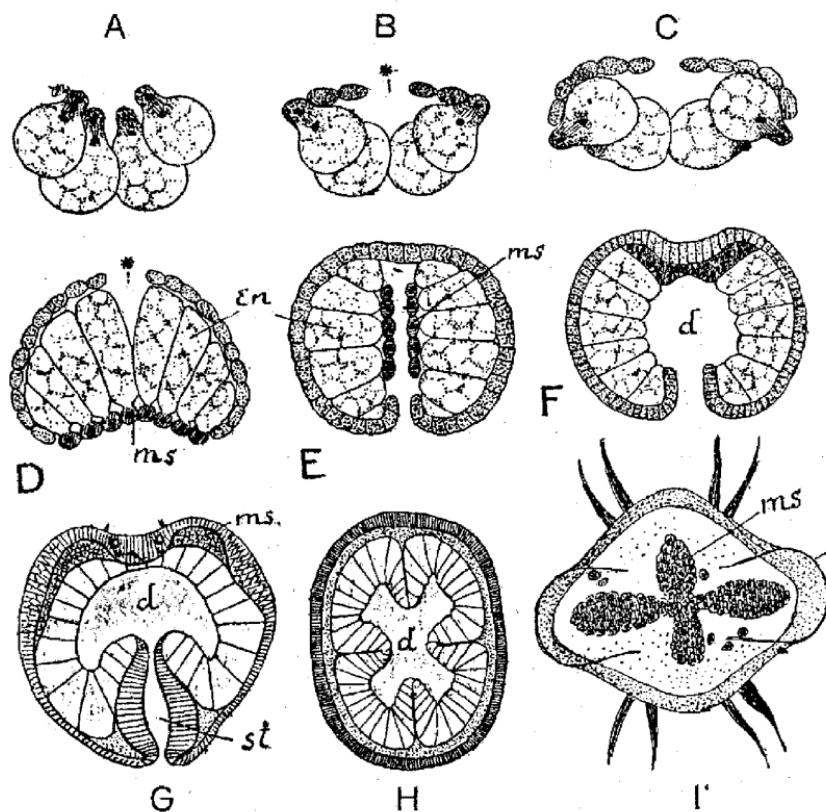


FIG. 47. — Développement des Cténophores. Schéma d'après LANG (modifié) (A-F); d'après CHUN (G-H); d'après METSCHNIKOFF (I).

A-F, segmentation et gastrulation. — G, embryon avancé (coupe sagittale suivant l'axe tentaculaire). — H, le même embryon en coupe transversale au niveau du sac gastrovasculaire entodermique. — I, coupe optique transversale de la larve au niveau des ébauches des tentacules et du mésenchyme. — ms, cavité gastrovasculaire. — En, entoderme. — ms, mésenchyme (hachuré). — st, stomodeum.

leur rotation. Il en résulte qu'à un moment donné la cavité gastrale est tapissée par une assise de micromères (fig. 47, E, F). Ceux-ci se concentreront plus tard en une sorte de plaque cellulaire, logée sous le pôle aboral : l'ébauche localisée du mésenchyme. Semblable ébauche localisée de mésenchyme fut signalée aussi par KOMAI sur une *Cæloplana* japonaise. Sa destinée est fort curieuse. Elle va former la plaque en croix

(fig. 47, I) et cette disposition radiale, sans doute très primitive, est fort bien caractérisée chez l'embryon des Cténophores⁽¹⁾.

En plus de l'ébauche *localisée* et *radiale* du mésenchyme, nous trouvons chez les Cténophores une ébauche *diffuse*, c'est-à-dire désordonnée. Lors de stades très avancés, on voit s'isoler, de la région orale, des cellules ectodermiques qui prolifèrent et émigrent dans la mésoglée. Les choses se passent ici comme chez les Scyphoméduses, lors du stade scyphystome ; mais, chez les Cténophores, les éléments mésogléens continuent à se former pendant toute la période postembryonnaire⁽²⁾.

Organogénèse

Généralement le blastopore ne se ferme pas et, au niveau de l'orifice blastoporique rétréci, l'ectoderme qui suit le mouvement des macromères entoblastiques s'enfonce pour donner le stomodéum (fig. 47, E, G). Mais chez les *Cœloplana*, le *blastopore se ferme*, après quoi, la portion d'ectoderme située à son niveau s'épaissit et s'invagine pour donner le stomodeum. En tout cas, au moment de la formation du stomodeum, le pseudoblastopore du pôle aboral est encore ouvert.

En règle générale, l'ectoderme reste non cilié, sauf chez l'embryon d'*Eucharis multicornis* où CHUN a vu un fin revêtement ciliaire sur toute sa surface.

Les entoblastes se disposent en une couche épithéliale faite d'un petit nombre de grosses cellules et fort épaisse, ce qui réduit d'autant la cavité gastrale qu'elle tapisse. Les seize initiales mésenchymateuses se disposent en une plaque cruciforme dont les branches sont placées dans les deux plans principaux de l'embryon : la plus longue étant dans le plan tentaculaire, la plus courte dans le plan médian (fig. 47, I). Les branches tentaculaires persistent, les médianes commencent ensuite à disperser leurs éléments qui, isolés, émigrent dans la mésoglée.

1. Cependant on est bien loin de s'entendre sur la valeur morphologique de cette formation. KORSCHELT et HEIDER, se basant sur des recherches (toujours inédites) de HATSCHK, pensent qu'il ne s'agit pas ici de mésenchyme, mais d'une portion de l'entoderme, appelée à former les canaux tentaculaires transverses. Malheureusement KOMAI n'a pas suivi l'évolution des 16 cellules mésodermiques qu'il a vues chez *Cœloplana*. Mais, selon nous, tant que le travail de HATSCHK ne sera pas publié, nous n'avons pas le droit de suivre une autre manière de voir que celle, fort claire et concluante, exposée par METSCHNIKOFF et, de plus, confirmée par les recherches de F.-H. RICHES (BOURNE et RAY LANKESTER, Treatise on Zoology Ctenophora, p. 10).

2. Revenons un peu sur la valeur morphologique de l'ébauche radiale du mésenchyme des Cténophores. On a l'habitude de la qualifier d'ento-mésoderme en se fondant sur ce fait qu'elle naît des macromères destinés à donner l'entoderme. Il nous semble qu'il y a là un abus de langage. Si on voulait rester logique avec soi-même, il faudrait aussi considérer comme entodermiques toutes les cellules qui forment l'ectoderme puisqu'elles naissent, elles aussi, des macromères. Pourquoi donc faire exception pour la dernière génération de micromères ? Selon nous, il vaut beaucoup mieux se contenter de dire que les macromères ne sont devenus entoblastiques qu'une fois qu'ils ont isolé tout leur matériel formateur de micromères ectoblastiques dont les derniers parus donnent naissance au mésenchyme.

L'embryon s'allonge en direction verticale et devient pyriforme, son pôle aboral étant plus élargi que son autre pôle.

Organe aboral. — Sur le pôle aboral, l'ectoderme s'épaissit et s'invagine légèrement pour donner l'ébauche de l'organe sensoriel. Dans les cellules de cette plaque invaginée, apparaissent des concréctions calcaires formant quatre groupes interradiaux. Le cytoplasme des cellules où naissent ces concréctions se réduit à une mince pellicule. Ce sont ces cellules qui deviennent le *stato-lithe* en se fusionnant en une seule masse sphérique qui ne cesse d'ailleurs de s'accroître pendant toute la période embryonnaire (et même pendant toute la vie du Cténophore).

Un cercle de longs cils s'est différencié sur le pourtour du futur organe. Ces cils ne tardent pas à s'agglutiner entre eux et à former la cloche membraneuse ainsi que les deux *ressorts* destinés à soutenir le statolithe.

Palettes natatoires. — Dans chaque interradius, on voit apparaître deux rangées méridiennes de cellules qui se recouvrent de longs cils. Ceux de chaque cellule finissent par s'agglutiner, donnant une lame qui est la palette ciliaire. Il y a donc, au total, quatre doubles rangées méridiennes de semblables palettes. Leur apparition débute très tôt, avant même que le pseudo-blastopore se soit fermé. Ces doubles rangées sont d'abord fort courtes et localisées au voisinage du pôle aboral, mais elles s'allongent de plus en plus en même temps que les deux de chaque groupe interradial s'écartent l'une de l'autre, de façon à devenir équidistantes.

CHUN considère les palettes natatoires comme les restes d'un revêtement ciliaire uniforme autrefois chez les ancêtres des Cténophores. Il en trouve la preuve dans l'embryon uniformément cilié des *Eucharis*. Mais nous ne devons pas oublier que c'est là un cas unique dans tout le groupe des Cténaires.

Tentacules. — En deux points opposés de l'axe tentaculaire de l'embryon, l'ectoderme s'épaissit pour donner naissance à deux saillies très volumineuses qui deviennent ensuite tubuliformes. Ce sont les ébauches des tentacules (*fig. 47, I, 48*). Une fois formés, les bases de ces derniers s'enfoncent dans l'embryon, constituant ainsi les *gaines* dans lesquelles les ébauches des tentacules disparaissent en entier. A l'intérieur de chaque tentacule pénètrent des éléments de la plaque mésenchymateuse et notamment de ses branches orientées suivant l'axe tentaculaire. Ils sont entièrement utilisés dans la formation des *cordons musculaires* compacts qui constituent la musculature tentaculaire longitudinale du Cténophore adulte (METSCHNIKOFF, 1885).

Système gastro-vasculaire. — Il se forme aux dépens et de l'ectoderme et de l'entoderme. Le stomodeum ectodermique s'allonge forte-

ment, se couvre de cils et se transforme en *pharynx* (fig. 47, F, G). Tout le reste du tube digestif dérive de l'entoderme. Le pharynx s'accroît et, s'enfonçant dans la cavité gastrale, refoule au-devant de lui le plancher de cette cavité et on voit, pendant quelque temps, un caniveau circulaire formé par la cavité gastrale autour de l'extrémité distale du pharynx (fig. 47, G). Cette cavité annulaire se trouve bientôt subdivisée par quatre plis radiaires en autant de compartiments ou *poches interradiales* (fig. 47, H), dont chacune correspond à chacun des quatre quadrants externes du Cténophore, c'est-à-dire à une double rangée de palettes ciliées.

Au fur et à mesure que la mésoglée, qui prend naissance dans la région du pharynx, se développe, elle force les poches gastriques (ou plutôt, les aide !) à s'individualiser en se séparant de plus en plus de la région centrale de la cavité gastrale. Finalement, ces quatre poches gastriques, primitivement si spacieuses, ne sont plus que quatre *canaux méridiens* — et secondairement huit canaux méridiens — étroits reliés à la cavité centrale par un canal transverse. Quant à la région centrale, elle donne naissance à cette formation connue sous le nom d'*enlonnoir* (ou *infundibulum*), pourvue de son cul-de-sac aboral.

Métamorphose

Chez les Cydippides, le développement est direct. Mais chez les Lobata, Cestides et Platycténides (*Cæloplana*), nous trouvons des faits de *mélamorphose*, surtout accentués dans ce dernier groupe dont les formes adultes — et c'est un fait bien connu — ne ressemblent en rien (*Cæloplana*, *Tjalfiella*) aux Cténophores typiques.

C'est à MAC GRADY (1867) que revient le mérite d'avoir montré que tous les Cténophores possédaient une *larve cydippoïde* typique. Son organisation est celle d'un véritable *Cydippe* jeune dont elle possède l'aspect extérieur. Cette larve est munie de ses deux tentacules ; ses canaux méridiens ne s'anastomosent pas restant terminés en cul-de-sac. Elle est dépourvue de ces lobes péristomiens, de ces auricules et de ces tentacules accessoires caractéristiques de l'adulte. Tout cela n'apparaîtra qu'au cours de la période post-larvaire.

La transformation en adulte de la larve cydippoïde se fait progressivement. Les *tentacules larvaires* disparaissent et l'appareil tentaculaire définitif se forme. L'apparition des lobes péristomiens et des auricules et leur développement modifient considérablement l'aspect extérieur de l'animal. Enfin, les canaux méridiens acquièrent les rapports et la configuration caractéristique des Lobifères.

Chez les Cestoïdes, nous trouvons des faits très comparables. Ainsi que l'a montré CHUN, la larve des *Cestus* est tout à fait cydippoïde, à part cette singularité : chaque bande natatoire n'est représentée que par une seule palette, voisine du pôle aboral. Au cours de la métamor-

phose, l'axe sagittal de la larve s'allonge de plus en plus et l'animal prend graduellement cette forme rubanée si caractéristique. Naturellement, pendant que s'opère ce changement de forme, les canaux méridiens subissent des modifications. Ils s'allongent, tandis que les para-transverses demeurent fort courts. Les bandes natatoires parasagittales augmentent le nombre de leurs palettes élémentaires. Ces dernières subissent, en même temps, des modifications curieuses de leur orientation. Elles étaient primitivement disposées les unes au-dessous des autres et leur grand axe était perpendiculaire sur celui du canal méridien sous-jacent. Finalement, elles se disposent en file, l'axe d'une quelconque étant dans le prolongement de celui de sa voisine, ainsi que cela s'observe chez le Ceste adulte.

Platycrépidites. — Nous avons maintenant quelques mots à dire sur la métamorphose des Platycrépidites. Grâce aux travaux récents de KREMER et de TAKU KOMAI, nous savons que l'embryon de la fameuse *Cæloplana* devient larve nageuse

et présente alors tous les caractères du type cydippoïde (fig. 48). Elle possède huit rangées de palettes natatoires parfaitement développées (leur taille est même exagérée par rapport à celle de la larve) et nage librement pendant quelques heures. A un moment donné, elle tombe au fond et se met à ramper, utilisant pour cela son pharynx dévaginé. Les cils des palettes tombent et, finalement, tout l'appareil locomoteur de la larve cydippoïde disparaît complètement. La larve n'a plus qu'à s'aplatis dorso-ventralement pour devenir *Cæloplana* typique. La portion dévaginée du pharynx

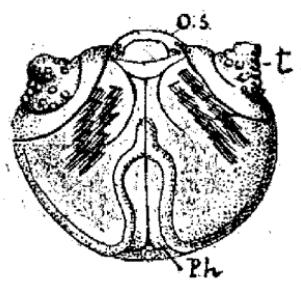


FIG. 48. — Larve cydippoïde de *Cæloplana*, d'après TAKU KOMAI.

O. s., organe aboral sensoriel. — Ph, pharynx ectodermique. — t., tentacules.

s'est élargie dans toutes les directions et s'est déprimée. C'est elle qui, chez l'adulte constitue le disque oral (KOMAI).

Il nous reste à ajouter quelques renseignements sur la métamorphose d'un Cténophore parasite *Gastrodes* découvert par KOROTNEFF et qu'on trouve à l'intérieur des Salpes. Nous savons maintenant qu'il s'agit d'un véritable Cténophore possédant l'organe aboral caractéristique et les rangées de palettes méridiennes. Mais le stade larvaire jeune de ce parasite offre des particularités très caractéristiques. KOMAI a démontré que le *Gastrodes* pénétrait dans la Salpe sous forme d'un organisme semblable à une *planule*, privé de statocyste et de palettes natatoires et pourvu de cils sur toute sa surface. A l'intérieur de cet organisme planuliforme, est une masse entodermique syncytiale dépourvue de cavité gastrale, mais dans laquelle on trouve déjà, bien reconnaissables, les cellules germinales.

Dissogonie

Chez certains Cténophores, CHUN a découvert un phénomène biologique très curieux, intimement lié à ceux de multiplication sexuée et auquel il donna le nom de *dissogonie*.

L'organisme présente deux périodes de maturité sexuelle séparées par une phase d'atrophie des gonades. Ainsi, chez *Eucharis multicornis*, *Bolina hydralina*, sans doute chez *Gastrodes* (d'après KOMAI), de l'œuf naît une larve qui se munit de produits génitaux et pond des œufs subissant un développement normal. Puis les gonades de la larve pondeuse disparaissent, tandis que cette dernière subit la métamorphose qui la conduit au stade adulte. Alors les gonades se reconstituent et leurs produits se développent par voie sexuée.

REPRODUCTION ASEXUÉE

Elle n'a été observée que chez des Cténophores très aberrants, tels que *Cæloplana*. Ainsi KREMPF (1920) a signalé qu'à toutes les époques de l'année, la Cæloplane d'Indo-Chine (*C. gonocrena*) se reproduit par *lacération*; une très petite portion du corps pouvant reconstituer l'animal entier. MORTENSEN (1921) a également observé la reproduction par voie asexuée chez une *Cæloplana* de l'Archipel Malais.

BIBLIOGRAPHIE

- AGASSIZ (A.), 1874, Mem. Amer. Acad. Arts and Sci., v. 10. — CHUN, 1880, Fl. u. Fauna G. Neapel, v. 1. — DRIESCH et MORGAN, 1895, Arch. Entw. Mech., v. 2. — FEWKES, 1883, Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., v. 9. — FISCHEL, 1897-8, Arch. Entw. Mech., vv. 6 et 7. — FOL, 1869, Med. Inaug. Diss., Berlin. — GARBE, 1901, Zeit. Wiss. Zool., v. 69. — KOMAI (T.), 1920, Ann. Zool. Japan, v. 9; — 1922, Stud. on two aberrants Cténophores, Kyoto, Japan. — KOWALEVSKY, 1866, Mem. Acad. Sc. St. Pétersbourg (VII), v. 10; 1873, Trav. Soc. Nat. Ethn. Anthrop. Moscou (en russe). — KREMPF, 1921, Bull. Biol. Fr. et Bel., v. 54. — METSCH-NIKOFF, 1885, Zeit. Wiss. Zool., v. 42. — MORTENSEN, 1912, Verh. D. Zool. Ges. Ver. 22 (Tjalfella). — YATSU, 1911, Annot. Zool. Japan, v. 7; 1912, Journ. Coll. Sc. Univ. Tokyo, v. 32. — ZIEGLER, 1898, Arch. Entw. Mech., v. 7.

RÉSUMÉ

Trois choses sont à noter au cours du développement des Cnidaires : 1^o l'absence complète d'invagination chez les Hydrozoaires, où jamais on n'a signalé de gastrulation par embolie, encore que ce stade s'y fasse souvent par mode polaire ; 2^o l'absence d'ébauche embryonnaire du mésenchyme — ce dernier n'apparaissant, là où c'est le cas, que très

tard et d'une façon plutôt désordonnée ; 3^e différenciation tardive des cellules génitales. Étant donnée l'organisation primitive des Cœlenterés, on pourrait s'attendre à rencontrer chez eux une séparation précoce et particulièrement nette des éléments somatiques et germinaux. Or, ce n'est pas du tout le cas. L'apparition précoce des cellules germinales ne se rencontre que chez les animaux d'organisation supérieure.

Le développement des Cténophores présente quelques particularités remarquables : 1^o le type bisymétrique de la segmentation (fait unique dans tout le règne animal) ; 2^o la gastrulation épibolique sous sa forme la plus parfaite ; 3^o l'apparition très précoce du mésenchyme, formé au cours de la gastrulation, ce qui ne se trouve point chez les Cnidaires ; 4^o le caractère parfaitement radiaire de cette ébauche méshymateuse.

Il y a d'ailleurs tout un ensemble de caractères tendant à faire considérer les Cténaires comme un groupe de Cœlenterés tout à fait spécial. Cependant, la proche parenté des Cténaires avec les Polyclades ne saurait plus être actuellement soutenue. En effet, l'ancienne manière de voir de LANG, pour qui *Cæloplana* et *Ctenoplana* formaient des intermédiaires, entre Cœlenterés et Plathelminthes, ne paraît plus soutenable depuis qu'on sait que le développement de ces animaux, jadis énigmatiques, présente la même allure que celui des autres Cténaires.
