

ARCHIVES
DE
ZOOLOGIE EXPERIMENTALE
ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT

ET

E.-G. RACOVITZA

PROFESSEUR-ADJOINT A LA SORBONNE

DOCTEUR ÈS-SCIENCES

DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

SOUS-DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

QUATRIÈME SÉRIE

TOME NEUVIÈME

PARIS
LIBRAIRIE ALBERT SCHULZ

3, PLACE DE LA SORBONNE, 3

Tous droits réservés

1908-1909

TABLE DES MATIÈRES
du tome neuvième de la quatrième série
(630 pages, xxxiv planches, 196 figures)

Notes et Revue

(4 numéros, LXXXIV pages, 20 figures)

Voir la Table spéciale des Matières à la page LXXXIV

Fascicule 1

(Paru le 30 Août 1908)

- A. DE ZULUETA. — Note préliminaire sur la famille des *Lamipidae*, Copépodes parasites des Alcyonnaires (avec 26 fig. dans le texte). 1

Fascicule 2

(Paru le 5 Septembre 1908)

- CH.-A. FRANÇOIS-FRANCK. — Études critiques et expérimentales sur la mécanique respiratoire comparée des Reptiles. — I. Chéloniens (Tortue grecque) (avec 126 fig. dans le texte et pl. I) 31

Fascicule 3

(Paru le 10 Septembre 1908)

- P. DE PEYERIMHOFF. — Palpigradi (1^{re} série). Biospéologica VIII (avec 2 fig. dans le texte). 189

Fascicule 4

(Paru le 5 Octobre 1908)

- L. BRUNTZ. — Les reins labiaux et les glandes céphaliques des Thysanoures (avec 5 fig. dans le texte et pl. II et III) 195

Fascicule 5

(Paru le 5 Novembre 1908)

- E.-G. RACOVITZA. — Isopodes terrestres (2^e série). Biospéologica IX (avec 17 fig. dans le texte et pl. IV à XXIII) 239

17996

TABLE DES MATIÈRES

Fascicule 6

(Paru le 5 Décembre 1908)

- H. LUPU. — Régénération de l'épithélium intestinal de *Cobitis fossilis* (avec pl. XXIV) 417

Fascicule 7

(Paru le 20 Janvier 1909)

- P. HALLEZ. — Biologie, organisation, histologie et embryologie d'un Rhabdocœle parasite du *Cardium edule* L., *Paravortex cardii* n. sp. (avec pl. XXV à XXXIV). 429
- INDEX ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES 545

BIOLOGIE

ORGANISATION, HISTOLOGIE ET EMBRYOLOGIE D'UN

RHABDOCÈLE PARASITE

DU CARDIUM EDULE L.

PARAVORTEX CARDII N. SP.

PAR

PAUL HALLEZ

Professeur à l'Université de Lille, Directeur du Laboratoire maritime du Portel.

TABLE DES MATIÈRES

I. DIAGNOSE ET DÉTERMINATION DU PARASITE.....	430
II. BIOLOGIE, RÉCOLTE DU MATÉRIEL ET TECHNIQUE.....	435
1. Pourcentage des Cardium edule parasités.....	435
2. Habitat	437
3. Ecllosion et cocons	438
4. Régime sexuel	441
5. Périodes de vie intestinale et de liberté	442
6. Accouplement	443
7. Le parasite une fois installé dans l'estomac de son hôte y achève sa vie sans émigrer de nouveau	444
8. Résumé	446
9. Récolte du matériel	446
10. Technique.. ..	447
III. ORGANISATION	448
1. Téguments et tissu conjonctif	448
2. Appareil digestif.	450
3. Rénovation du syncytium intestinal	453
4. Excrétion	456
5. Système nerveux et organes des sens.....	459
6. Organes reproducteurs.....	460
Atrium mâle.....	460
Canal atrial.	461
Atrium femelle.....	461

Oviductes	461
Vésicule séminale	462
Canaux déférents.....	462
Pénis.....	463
Comparaison de l'organe copulateur avec celui des <i>Greffille</i>	465
Testicules	467
Histologie des testicules.....	467
Lécithogènes	472
Cellules lécithofères.....	473
Ovaires	474
Formation des cocons	476
IV. EMBRYOGÉNIE	478
1. Historique	478
2. Ectolécithe	480
3. Maturation de l'œuf et fécondation.....	487
4. Cytodiérèse	494
5. Comparaison de la maturation et de la mitose chez les Rhabdocœles et les groupes les plus voisins	498
6. Segmentation de l'œuf.	501
7. Formation des balles vitellines, de l'épiderme primaire et du syncytium intestinal primaire	506
8. Les balles vitellines chez les autres Rhabdocœles.....	510
9. La première forme embryonnaire.....	511
10. Formation du cerveau et des yeux.....	513
11. Formation du pharynx et de l'œsophage.....	515
12. Formation de l'épiderme définitif.	521
13. L'embryon au moment de l'éclosion.....	523
14. L'embryon dans l'intestin du <i>Cardium</i>	526
Formation de l'intestin définitif.....	526
Formation de tissu conjonctif.....	528
Formation des organes génitaux.....	529
Organes copulateurs.....	529
Testicules, ovaires et lécithogènes	531
V. REMARQUE	534
VI. Mémoires cités.....	536
VII. Explication des planches.....	539

I. DIAGNOSE ET DÉTERMINATION DU PARASITE

Le *Cardium edule* L., qui se trouve en abondance dans le sable d'une partie du port en eau profonde de Boulogne-sur-Mer, tout proche du laboratoire maritime de Le Portel, a un parasite qui m'a fait penser de suite, lorsque je le découvris, au *Provortex tellinæ* Graff.

Ce parasite du *Cardium* peut être caractérisé de la façon suivante :

Vorticide pourvu de deux ovaires, de deux glandes lécithogènes

*réticulées et anastomosées et de deux testicules globuleux ; dépourvu de bourse séminale. Orifice génital ventral situé près du pharynx en arrière, à l'extrémité du premier quart du corps. Organe copulateur mâle musculueux, dépourvu de pièces chitineuses et portant deux lobes papillifères. Pharynx doliiforme. Bouche ventrale vers l'extrémité antérieure du corps. Corps cylindrique, à extrémité antérieure plus amincie que le reste du corps, uniformément cilié, blanc légèrement jaunâtre, transparent, dépourvu de rhabdites, très contractile, ordinairement courbé en arc et tournant sur place en décrivant un cercle. Deux yeux noirs réniformes au niveau du pharynx. Longueur maxima, 1 mm. ; largeur, 0,3 à 0,4 mm. Vivipare. Nombreuses coques molles (jusqu'à 40) renfermant chacune un à quatre embryons et disséminées dans le tissu conjonctif. Les coques vides et recroquevillées restent dans le corps de la mère. Vit dans l'estomac du *Cardium edule*.*

Le mode de locomotion du parasite m'a paru très particulier. Lorsqu'on l'extrait de l'estomac du *Cardium*, l'animal, courbé en arc (fig. 3) et couché sur le flanc droit ou le flanc gauche, tourne rapidement en cercle sur lui-même, en se présentant toujours de profil et restant à la même place. Parfois pourtant il nage à la manière des Rhabdocales libres (fig. 4), mais ces déplacements ne durent jamais longtemps ; l'animal reprend bien vite son mode habituel de rotation autour d'un axe fictif. Les jeunes présentent moins ce mouvement de valse caractéristique ; ils sont agiles et nagent vigoureusement dans tous les sens. La rotation des adultes est sans doute le résultat d'une habitude prise dans l'estomac de leur hôte où ils ne peuvent guère se mouvoir autrement.

Les Vorticides parasites actuellement connus appartiennent aux genres *Anoplodium*, *Didymorchis*, *Collastoma*, *Syndesmis*, *Fecampia*, *Graffilla* et *Paravortex*.

J'ajoute le genre *Fecampia* à la liste des Vorticides parasites car je n'admets pas la famille des Fecampidæ établie par CAULLERY et MESNIL (1903) et adoptée par GRAFF (1903). Cette

famille ne se distingue de celle des Vorticidæ que par la présence de deux glandes hermaphrodites produisant à la fois les ovules et les spermatozoïdes. Nous verrons plus loin, au paragraphe consacré à l'histologie des testicules, quelles sont les raisons qui me portent à croire que ces glandes n'existent pas et que *Fecampia* est pourvu de deux testicules et de deux ovaires distincts.

Le tableau suivant, résumant les principaux caractères des genres de Vorticides parasites actuellement connus, nous permettra de classer de suite le parasite du *Cardium*.

TABLEAU DES GENRES DES VORTICIDES PARASITES

1. Un seul ovaire. Corps plus ou moins aplati.	(2)
Ovaires et lécithogènes pairs.....	(3)
2. Ovaire grand, irrégulièrement lobé. Orifice génital postérieur.....	<i>Anoplodium</i>
Ovaire petit. Orifice génital au commencement du dernier quart du corps.....	<i>Didymorchis.</i>
3. Lécithogènes non ramifiés.....	<i>Collastoma.</i>
Lécithogènes ramifiés ou réticulés.....	(4)
4. Orifice génital postérieur.....	(5)
Orifice génital ventral dans la première moitié du corps.....	(6)
5. Intestin lobé. Un pharynx.....	<i>Syndesmis.</i>
Intestin droit. Pas de pharynx chez l'adulte.	<i>Fecampia.</i>
6. Une bourse séminale.....	<i>Graffilla.</i>
Pas de bourse séminale.....	<i>Paravortex.</i>

On voit par ce tableau que c'est au genre *Paravortex* que doit être rattaché le parasite du *Cardium edule*. Ce genre a été établi par WAHL (1906) pour le Turbellarié parasite des *Scrobicularia tenuis* F. et H. et *Scrobic piperita* Gm., qui fut d'abord trouvé par VILLOT (1879) et que GRAFF désigna sous

le nom de *Macrostomum scrobiculariæ*. WAHL a identifié au *Paravortex scrobiculariæ* le *Provortex tellinæ* Graff qui, malgré les observations de LEUCKART (1878), de VILLOT (1879) et de KUNSTLER (1888) était si peu connu que GRAFF (1903, écrit à la page 30 de son mémoire : « Falls sich die von mir oben motivierte Zuweisung dieser Spezies zu Provortex als richtig herausstellen sollte... », indiquant par cette phrase combien les vagues données anatomiques que l'on a sur *Provortex tellinæ* sont insuffisantes, même pour déterminer avec quelque certitude le genre dans lequel il convient de le ranger.

Les genres *Graffilla* et *Paravortex* ont entre eux des affinités très étroites. La seule différence vraiment importante qui existe entre ces deux genres c'est l'absence chez *Paravortex* de la bourse séminale qui se rencontre dans toutes les espèces de *Graffilla*. GRAFF (1903) considère les *Graffilla* comme dérivant du genre *Vortex* et WAHL (1906) dit, à propos du *Paravortex*, qu'il est proche parent de *Provortex* par les léci-thogènes ramifiés, reconnaissant toutefois qu'il s'en éloigne par la position de l'orifice génital placé en avant du milieu du corps.

Je crois, pour ma part, que ces deux genres *Graffilla* et *Paravortex* présentent des affinités bien plus grandes avec le genre *Derostoma* qu'avec le genre *Vortex*. Comme les *Derostoma* ils ont un organe copulateur mâle entièrement mou, un orifice génital situé à peu de distance en arrière du pharynx et une glande léci-thogène réticulée, tandis que les *Vortex* possèdent toujours un appareil copulateur mâle chitineux, des léci-thogènes non ramifiés et un orifice génital situé vers la partie postérieure du corps.

Aussi eût-il été préférable que, s'inspirant de l'heureuse création faite par GRAFF (1882) des genres *Provortex* et *Promesostoma* pour y ranger les espèces des genres *Vortex* et *Mesosstoma* qui sont pourvues de deux ovaires au lieu d'un, WAHL désigna son espèce sous le nom de *Proderostoma scrobiculariæ*. Par ses caractères, en effet, elle est au genre *Derostoma* ce que

les genres *Provortex* et *Promesostoma* sont aux genres *Vortex* et *Mesostoma*.

C'est sous le nom de *Proderostoma cardii* que j'ai désigné, dans mes deux premières notes préliminaires insérées dans les Comptes rendus de l'Académie (1908), le parasite du *Cardium*, car je n'ai eu connaissance du travail de WAHL que par la lecture du n° du *Zoologischer Anzeiger* du 21 juillet 1908.

Recherchons maintenant s'il existe des caractères spécifiques distinctifs entre le parasite du *Scrobicularia* et celui du *Cardium*. Notons d'abord que l'espèce de WAHL a une teinte rougeâtre et une forme du corps stable. Ces caractères extérieurs ne sont pas ceux de l'espèce du *Cardium*.

Au point de vue anatomique, je trouve des différences entre les deux types dans la structure du pénis qui porte, dans l'espèce du *Cardium*, deux lobes papillifères susceptibles de s'invaginer et de se dévagner, lobes qui ne sont pas signalés dans l'espèce du *Scrobicularia*. J'en trouve encore dans les canaux déférents qui sont très longs dans l'espèce de WAHL et extrêmement courts dans la mienne, dans la disposition de l'atrium nettement séparé en deux parties par un étroit canal chez l'espèce du *Cardium*, canal atrial non existant dans l'autre, dans l'atrium mâle très grand d'un côté, très petit de l'autre, dans la structure de cet atrium qui est garni chez *Parav. cardii* de longues papilles cellulaires absentes chez *Parav. scrobiculariæ*, dans la forme des ovaires qui s'étendent en avant chez celui-ci et sont corniculés dans celui-là, dans la structure de l'œsophage que WAHL désigne sous le nom de gésier dans son espèce, et dans plusieurs autres caractères histologiques.

Au point de vue anatomique, ces caractères me paraissent suffisants pour justifier la séparation des deux parasites en question en deux espèces distinctes.

Il y a aussi des considérations biologiques qui militent dans le même sens. *Parav. scrobiculariæ* vit dans l'intestin du mollusque où il atteint l'âge adulte. *Parav. cardii* vit dans l'estomac

de son hôte ; seuls les jeunes nouvellement éclos traversent l'intestin pour se répandre au dehors. Tandis que chez *Parav. cardii* les petits quittent leur mère à mesure qu'ils éclosent, abandonnant dans le tissu conjonctif leur coque protectrice, chez *Parav. scrobiculariæ* l'éclosion simultanée de tous les embryons semble entraîner la mort de la mère. Enfin si *Parav. scrobiculariæ* se rencontre dans les *Scrobicularia* et les *Tapes*, par contre *Parav. cardii* est absolument fidèle à son hôte et ne se rencontre dans aucun autre lamellibranche, au moins dans les points où je l'ai trouvé. C'est en vain, en effet, que je l'ai cherché dans les mollusques qui vivent dans les mêmes bancs de sable que le *Cardium edule*. J'ai notamment disséqué un grand nombre de *Tellina balthica* et *fabula*, de *Tapes pullastra*, de *Donax vittatus* et de *Thracia phaseolina*, sans jamais y rencontrer un seul Turbellarié parasite. C'est en vain également que j'ai ouvert une cinquantaine de *Solen ensis* vivant à peu près dans les mêmes conditions que les *Cardium* parasités mais dans un banc situé un peu plus bas que le banc à *Cardium* ; ils ne m'ont fourni aucun parasite.

Je crois que l'espèce des *Tellina* et des *Solen* doit aussi être considérée comme distincte des deux autres espèces. Sa taille notamment est double de celle des deux autres types. Remarquons en outre que le pore génital occupe des positions différentes chez les trois parasites. Chez *Parav. scrobiculariæ* il est situé un peu en avant du milieu du corps, chez *Parav. tellinæ* il se trouve à l'extrémité du deuxième cinquième du corps, et chez *Parav. cardii* à l'extrémité du premier quart du corps. Sous ce rapport c'est cette dernière espèce qui se rapproche le plus des *Derostoma* où le pore génital est placé à une faible distance en arrière du pharynx.

II. BIOLOGIE, RÉCOLTE DU MATÉRIEL ET TECHNIQUE

1. POURCENTAGE DES *CARDIUM EDULE* PARASITÉS. — Pendant les mois d'août, septembre, octobre et novembre, j'ai

examiné à Le Portel 300 *Cardium* dont 141 étaient parasités par *Parav. cardii*, soit 47 %.

Sur ces 141 individus parasités,

61 n'avaient qu'un seul *Paravortex*, soit 43 % ;

35 en avaient 2, soit 24,8 % ;

37 en avaient 3 à 6 soit 26, 24 % ;

5 en avaient de 7 à 20, soit 3,54 % ;

3 avaient à la fois des *Rhabdocœles* et des sporocystes.

En moyenne il y a donc deux *Paravortex* par *Cardium* parasité.

Dans le courant du mois de décembre, le pourcentage n'est pas sensiblement modifié. Sur 125 *Cardium* examinés, 54 étaient parasités, soit un peu plus de 43 %, et ces 54 *Cardium* ont fourni 130 *Paravortex*, soit en moyenne 2 à 3 parasites par *Cardium*.

Dans le courant de février, après les grandes gelées de janvier, j'ai encore examiné 87 *Cardium* dont 40 étaient parasités, soit 46 %. Sur ces 40 *Cardium* il s'en est trouvé 21 avec un seul *Paravortex*, soit 52,5 %. L'hiver n'a donc pas d'influence sur le pourcentage qui reste très sensiblement le même que pendant l'été et l'automne.

Enfin en mars, avril et mai, c'est-à-dire au printemps, j'ai obtenu encore des résultats tout à fait analogues.

Par conséquent, à Le Portel, le nombre des *Cardium* parasités est en moyenne de 44 %. Le pourcentage est encore plus élevé à Dannes-Camiers : il s'élève à 67 % et, sur 100 *Cardium* parasités, 45 n'ont qu'un seul parasite dans l'estomac. La proportion des *Paravortex* solitaires est donc sensiblement la même à Dannes-Camiers qu'à Le Portel.

WAHL, à Trieste, a trouvé 55 % de *Scrobicularia* parasités et, à Naples, 72 % ; le nombre des parasites étant en moyenne de 4 à 5 par *Scrobicularia* ou *Tapes*.

Comme en toutes saisons, les individus recueillis par moi portent des cocons, on voit que la ponte dure toute l'année. Il en est d'ailleurs ainsi chez la plupart des *Rhabdocœles* marins, tandis que chez beaucoup d'espèces d'eau douce tous

les individus arrivent à peu près en même temps à la fin de leur cycle et meurent ; de sorte que pendant une partie de l'automne ou de l'hiver l'espèce n'est plus représentée que par les cocons ou par des jeunes qui ne sont pas encore arrivés à maturité sexuelle.

Il est à noter que le nombre des *Cardium* qui n'hébergent qu'un seul individu est très élevé (43 à 52 %) et qu'il est relativement rare de trouver plus de quatre parasites dans le même estomac.

Quand deux *Rhabdocœles* se rencontrent dans un même hôte, ils sont presque toujours de même taille, et quand ils sont au nombre de quatre, ils constituent en général deux paires de taille différente. C'est un fait sur lequel je reviendrai plus loin.

On peut d'ailleurs rencontrer des *Parav. cardii* de tout âge dans un même *Cardium*. Toutefois les jeunes individus encore dépourvus d'embryons sont infiniment moins nombreux que les adultes ; ils sont rares. Ce fait démontre qu'aussitôt arrivés dans l'estomac de leur hôte, les jeunes ne tardent pas à produire des œufs.

2. HABITAT. — Les coupes de *Cardium edule* montrent que les parasites adultes se trouvent toujours dans l'estomac de leur hôte. On les observe dans la partie de l'estomac qui est opposée au stylet cristallin, c'est-à-dire dans la partie où aboutissent l'œsophage et l'intestin (fig. 1). Je n'en ai pas trouvé dans le long cœcum pylorique qui loge la base du stylet cristallin.

Dans l'intestin du *Cardium* on observe aussi des *Parav. cardii*, mais ceux-ci sont toujours jeunes. On les observe entre l'épithélium intestinal et la masse qui remplit la lumière de l'intestin et est formée de grains de sable, de spicules, de foraminifères, de diatomées, de fragments de Bryozoaires et d'une foule de petits débris de toute sorte cimentés par une substance brunâtre (fig. 2).

Nous verrons plus loin (Récolte du matériel) que la traversée de l'intestin par les jeunes nouvellement éclos dure plusieurs jours. Elle doit être, d'après mes observations, de trois ou quatre jours ; c'est d'ailleurs le temps nécessaire pour que l'intestin se vide chez les *Cardium* privés de nourriture.

Les jeunes *Paravortex* sortent par le siphon anal.

Il n'est pas impossible que l'habitat intestinal des espèces qui vivent dans les *Tellina* et les *Scrobicularia* ne corresponde qu'à une phase de leur vie, d'autant plus que WAHL fait remarquer que, quand il a trouvé des parasites nombreux vivant ensemble dans le même hôte, c'était en grande partie de très jeunes individus. Toutefois la présence de ces parasites dans l'estomac n'est pas signalée. Nous verrons plus loin qu'exceptionnellement la formation des cocons, chez *Parav. cardii*, peut commencer dans l'intestin du *Cardium*.

3. ECLOSION ET COCONS. — MAUPAS (1900) et CONTE (1902), dans leurs belles études sur les Nématodes, ont établi expérimentalement que *Rhabditis teres*, *Rh. monohystera* et *Diplogaster longicauda* sont ovipares ou vivipares suivant qu'ils reçoivent une alimentation riche et abondante ou une alimentation insuffisante. Si les conditions de l'oviparité et de la viviparité sont les mêmes pour les autres groupes animaux, on doit s'attendre à rencontrer l'oviparité chez les formes parasites chez lesquelles l'alimentation est en général copieuse, et c'est en vérité la règle. Cependant *Parav. cardii* est vivipare et, si les larves ne dévorent pas les tissus maternels, on les rencontre cependant dans ceux-ci parfois en assez grand nombre. Il est pourtant possible que *Parav. cardii* ne constitue qu'une exception apparente car si, comme je le crois, il se nourrit du mucus stomacal et de la flèche tricuspide du *Cardium*, il peut se faire que cette alimentation, quoique ne faisant jamais défaut, soit cependant peu substantielle.

Les cocons sont contenus dans le tissu conjonctif qu'ils peuvent envahir presque complètement, au point que ce der-

nier se trouve réduit, chez certains individus, à l'état de très minces trabécules entre les divers cocons.

L'éclosion a lieu dans le corps maternel. Les embryons, dès qu'ils sont couverts de cils vibratiles, tournoient avec activité à l'intérieur de la coque qui contient évidemment un liquide mais dont on ne trouve d'autre trace dans les coupes que le vide existant entre la coque et les embryons. Mis en liberté par rupture de la coque, on les voit se déplacer dans les vacuoles du réticulum conjonctif de la mère. Ils arrivent dans l'estomac du *Cardium* en perforant les téguments maternels qui se cicatrisent très rapidement. Comme les cocons les plus anciens sont les plus postérieurs, c'est par l'extrémité postérieure du corps maternel que se fait normalement la sortie des embryons. C'est d'ailleurs en ce point, où il n'y a plus d'organes, que les embryons éprouvent le minimum de résistance pour sortir du corps de leur mère.

Parfois pourtant ils semblent se tromper de chemin. On trouve souvent en effet dans la lumière intestinale, surtout chez les individus chargés de cocons, des embryons nouvellement sortis de leur coque. Sur le vivant on les voit circuler dans toute la longueur de l'intestin sans qu'ils paraissent nullement incommodés. Sur les coupes, j'ai observé fréquemment ces embryons ciliés libres dans la lumière intestinale et même des embryons encore engagés dans la paroi de l'intestin, avec la déchirure de ces parois produite pour leur passage (fig. 15).

Après l'éclosion, la coque se recroqueville progressivement jusqu'à ne plus occuper que le moindre volume possible et reste dans le corps entourée par le tissu conjonctif. Cette condensation des vieilles coques en un paquet relativement très réduit n'est pas due à l'élasticité des coques. En effet on peut constater, dans les coupes des cocons, que la coque qui reste adhérente au tissu conjonctif ambiant présente une section circulaire sans aucun retrait, et cela malgré la déshydratation qui a réduit le contenu du cocon. C'est le tissu conjonctif qui joue ici le principal rôle. Ce tissu est essentiellement élastique et se régénère

avec la plus grande facilité, il enserme toujours plus étroitement la vieille coque et finit par la réduire à sa plus simple expression.

J'ai cherché à savoir si les coques vides ne sont pas phagocytées et j'ai la conviction qu'elles ne le sont pas. Les cellules amœboïdes du tissu conjonctif, qui paraissent surtout propres à jouer le rôle de phagocytes, ne se rencontrent pas en plus grand nombre autour des vieilles coques que partout ailleurs et, quand on en observe dans leur voisinage, on ne voit à leur intérieur rien qui ressemble à des débris de la coque. D'ailleurs les vieilles coques sont d'autant plus nombreuses que l'animal paraît plus âgé, plus épuisé, plus prêt d'avoir terminé son cycle.

Grâce à la présence des coques recroquevillées dans le corps maternel, on peut se rendre compte approximativement du nombre des cocons qu'un individu est susceptible de produire. Chez certains exemplaires, j'ai compté 12 à 15 cocons et autant de coques vides, ce qui représente 60 à 70 embryons, car les cocons renfermant trois et quatre embryons ne sont pas rares. Mais si ces exemplaires sont ceux qu'on rencontre le plus ordinairement, il en est d'autres qui m'ont donné des chiffres beaucoup plus élevés. C'est ainsi que l'individu dont j'ai donné une coupe (fig. 23) porte 28 cocons disposés sur sept rangs longitudinaux et 39 coques vides, la plupart accumulées vers l'extrémité postérieure du corps. En comptant seulement deux embryons par cocon, cela donne un total de 134 embryons produits par cet individu qui semble être encore en pleine production de cocons. Mais ce chiffre est certainement bien inférieur à la réalité, car certains individus, chez lesquels je n'ai malheureusement pas noté le nombre des coques vides, portaient 40 cocons dont plusieurs à quatre et trois embryons.

Les cocons sont d'abord situés sur la face ventrale où, au début au moins, ils forment deux rangées longitudinales, l'une droite, l'autre gauche. Les embryons les plus avancés sont les plus postérieurs ; cela donne l'explication de l'accumulation

des coques vides dans cette partie du corps. Nous verrons la cause de cette disposition en étudiant la formation des cocons.

Quand les cocons deviennent trop nombreux, ils se logent où ils peuvent. On les observe sur la face ventrale et sur les côtés du corps, disposés sur trois, quatre, cinq et sept rangs longitudinaux (fig. 23), depuis le niveau des oviductes jusqu'à la partie postérieure du corps. Quand il n'y a plus de place en arrière, ils sont refoulés en avant de la région des oviductes, de sorte qu'on peut en observer jusqu'à la région de la vésicule séminale. Il n'est pas rare de voir des coques vides dans la mince cloison qui sépare cette vésicule des testicules.

Ces sont probablement les jeunes sortis de ces cocons antérieurs qui, gênés par l'obstacle que présentent les organes génitaux et se mouvant toujours dans la direction de la moindre résistance, arrivent dans la cavité intestinale, d'où ils peuvent gagner facilement l'extrémité postérieure du corps et traverser les téguments de la mère.

Il semble que la production presque à jet continu des cocons subit parfois un temps d'arrêt. J'ai observé en effet un individu long de 0,57 mm. qui portait une douzaine de coques vides et un seul cocon ne contenant, fait assez rare, qu'un seul embryon au stade de la formation de l'épiderme. Cet individu étant loin d'avoir atteint sa taille définitive, ne peut pas être considéré comme ayant achevé ses pontes, d'autant plus que le tissu conjonctif et tous les organes ne présentent aucune trace de dégénérescence ; seuls les ovaires n'ont pas d'éléments à maturité. Cette observation me paraît indiquer que les ovaires peuvent éprouver des périodes de repos.

4. RÉGIME SEXUEL. — *Parav. cardii* est, selon la règle hermaphrodite, protérandre. Toutefois les organes mâles ne s'atrophient pas à mesure que les organes femelles entrent en fonction, comme JAMESON (1897) et GRAFF (1903) l'ont montré chez *Graffilla buccinicola*. En effet les testicules ne cessent pas

de produire des spermatozoïdes pendant toute la vie, même quand le corps contient un grand nombre de cocons.

5. PÉRIODES DE VIE INTESTINALE ET DE LIBERTÉ. — Nous avons vu qu'aussitôt après l'éclosion les embryons, encore chargés de balles vitellines, arrivent dans l'intestin du *Cardium* où ils séjournent plusieurs jours, puis gagnent le siphon anal.

Au moment de l'éclosion, les embryons mesurent 0,088 à 0,100 mm. Leur intestin n'est pas entièrement constitué et les ébauches génitales ne consistent qu'en amas de noyaux embryonnaires indifférenciés. A leur sortie de l'intestin, ils mesurent ordinairement 0,350 à 0,400 mm. ; tous les organes sont définitivement développés et les organes mâles sont en plein fonctionnement. Absolument transparents et blanchâtres, ces jeunes ont la forme d'une petite olive atténuée aux deux extrémités mais davantage en avant qu'en arrière ; ils rampent lentement sur le fond des cuvettes et vivent bien dans l'eau de mer pendant quelques jours.

Les jeunes ont donc une période de liberté. N'aurai-je pas observé celle-ci directement qu'elle devrait être déduite des deux considérations suivantes. La première, c'est que le nombre des *Paravortex* hébergés par un *Cardium* est toujours restreint puisqu'il est en moyenne de deux ou trois et qu'il ne dépasse que rarement six, tandis que le nombre des embryons produits par un *Parav. cardii* dépasse certainement deux cents. Ce fait explique le grand nombre de *Cardium* parasités dans une même localité et la présence d'yeux chez l'endoparasite. La seconde considération c'est que les jeunes sont fort agiles et nagent très activement pendant plusieurs jours dans les cuvettes, tandis que les exemplaires chargés d'embryons et placés dans les mêmes conditions que les premiers meurent généralement le deuxième jour, parfois même au bout de quelques heures.

La période de vie libre doit être courte. Ce qui me le fait croire c'est que j'ai trouvé dans l'estomac du *Cardium* des

exemplaires qui n'avaient pas encore formé de cocons et qui étaient au même stade qu'à la sortie de l'intestin. En outre les jeunes libres sont toujours très rares dans les cuvettes où l'on conserve même une grande quantité de *Cardium*. Malgré une active surveillance, je n'ai réussi à recueillir qu'un très petit nombre de *Paravortex* sortis spontanément de l'intestin et libres dans les cuvettes, et jamais je n'ai pu en trouver dans la mer.

Il est donc probable qu'aussitôt libres, les jeunes individus se hâtent de pénétrer dans l'estomac d'un *Cardium*.

6. ACCOUPLEMENT. — L'accouplement se fait normalement dans l'intestin de l'hôte. En effet les jeunes sortis spontanément de l'intestin et dont j'ai étudié les coupes ont ordinairement des spermatozoïdes dans l'atrium femelle qui joue le rôle de réceptacle séminal. Quelques-uns même présentent déjà un commencement de formation de cocons.

Cependant les coupes de certains autres individus dont la vésicule séminale est pourtant pleine de spermatozoïdes présentent un atrium femelle en état de vacuité. Il est donc possible que les jeunes ne trouvent pas toujours à s'accoupler dans l'intestin, bien qu'ils puissent probablement y prolonger leur séjour.

Quoique je n'aie pas pu voir l'accouplement, je suis donc porté à croire qu'il se fait dans l'intestin et peut-être exceptionnellement pendant la période de vie libre. En tout cas tous les jeunes individus trouvés dans l'estomac ont des spermatozoïdes dans l'atrium femelle.

Je crois qu'aussitôt après l'accouplement les deux conjoints se hâtent de pénétrer dans un autre *Cardium* et qu'assez souvent c'est le même hôte qui les reçoit. Je rappelle ici le fait cité plus haut que, 19 fois sur 20, lorsqu'un estomac de *Cardium* est habité par deux *Paravortex*, ceux-ci sont de même taille et que, lorsqu'on trouve quatre parasites dans un même estomac, ils constituent souvent deux couples de taille diffé-

rente. Si l'on admet que les individus de même taille sont de même âge, on est amené à croire que ces individus de même taille ont dû pénétrer en même temps dans le même hôte, et en effet il y a des chances pour que deux individus quittant leur hôte après s'être accouplés et se trouvant dans le voisinage d'un même Cardium, pénètrent en même temps dans celui-ci. Je dois cependant faire ici une réserve car, pendant la période de repos des ovaires dont j'ai parlé plus haut, le tissu conjonctif très élastique, se trouvant alors dépourvu ou à peu près de cocons, subit un retrait qui doit avoir un retentissement sur la taille de l'individu.

Sur la question de savoir s'il se produit des accouplements successifs à l'intérieur de l'estomac de l'hôte, je ne sais rien. Ce que j'ai constaté, c'est que toujours la vésicule séminale renferme des spermatozoïdes même chez les individus dont le corps est rempli de cocons et de coques vides. S'il n'y a qu'un seul accouplement, et la chose me paraît certaine au moins pour les individus solitaires, c'est-à-dire dans 43 à 52 % des cas, il ne serait pas impossible qu'il y eut des autofécondations succédant à un accouplement croisé, mais je n'en ai pas la preuve. Tout ce que je puis dire c'est que l'anatomie montre qu'il n'y a aucune impossibilité à ce que les spermatozoïdes passent de la vésicule séminale dans l'atrium femelle.

7. LE PARASITE UNE FOIS INSTALLÉ DANS L'ESTOMAC DE SON HÔTE Y ACHÈVE SA VIE SANS ÉMIGRER DE NOUVEAU. — En posant sur la coquille d'un Cardium un jeune sorti spontanément par le siphon anal depuis 24 heures, je l'ai vu s'y promener d'abord en tous sens, puis pénétrer dans la cavité palléale par la fente pédieuse. Je crois néanmoins que dans la mer sa pénétration doit se faire par le siphon branchial, attendu que la fente pédieuse est enfouie dans le sable et que les *Paravortex* ne manifestent aucune velléité à s'enfoncer dans le sable.

J'ai cherché à faire pénétrer des *Paravortex*, extraits de l'es-

tomac, dans l'orifice branchial du lamelibranche. Placés sur le siphon, ces *Paravortex* circulent parmi les tentacules sans être entraînés par le courant d'eau et sans chercher à pénétrer par l'orifice béant ; ils ne tardent pas à s'éloigner. Placés sur le bord de la coquille, en regard de la fente pédieuse, les *Paravortex* semblent vouloir s'y attarder ; ils rampent lentement, mais ne font aucun essai sérieux pour pénétrer dans la cavité palléale ; ils ne tardent pas à s'éloigner comme dans le premier cas. J'ai répété ces expériences à plusieurs reprises, les parasites stomacaux ont toujours obstinément refusé de pénétrer dans le Cardium.

On peut conclure de ces observations qu'une fois installés dans l'estomac de leur hôte, les parasites y achèvent leur vie sans émigrer de nouveau. S'il en était autrement, on ne s'expliquerait pas leur indifférence vis-à-vis d'un Cardium bien vivant et largement épanoui. Nous avons vu d'ailleurs qu'ils ne peuvent vivre que peu de temps hors de l'estomac.

J'ai voulu opérer avec des jeunes extraits du corps de leur mère. On s'en procure facilement en incisant des *Parav. cardii* bourrés d'embryons dont quelques-uns éclos sont mis en liberté et nagent activement. On les voit bien à la loupe et on peut les prendre avec une pipette, mais dès qu'ils sont posés sur la coquille ou sur le siphon branchial d'un Cardium, il devient impossible de les suivre. D'autre part les colorations sur le vivant, soit au bleu de méthylène, soit au vert de méthyle, ne réussissent pas. Les animaux se colorent mal et sont promptement intoxiqués. Je crois d'ailleurs que ces tentatives ne peuvent pas réussir, car le parasite doit accomplir aveuglément son cycle, et ce cycle comprend, entre l'éclosion et l'émigration dans un Cardium, outre le développement des organes génitaux, un acte important, l'accouplement. C'est seulement après l'accouplement que doit se développer chez lui l'instinct qui le pousse à s'abriter lui et sa progéniture.

Ce qui est certain c'est qu'en plaçant sur un Cardium des jeunes intestinaux d'une longueur de 0,400 mm. environ,

c'est-à-dire des jeunes sexués, ils disparaissent rapidement sans qu'il soit possible de les retrouver dans le fond du verre, d'où je conclus qu'ils ont dû pénétrer dans le lamelibranche.

8. RÉSUMÉ. — *Parav. cardii* est en reproduction pendant toute l'année. Il est hermaphrodite protérandre, mais les organes mâles continuent à fonctionner pendant toute la vie du parasite. Il est vivipare. Le nombre des cocons, toujours à coque molle, produit par un individu dépasse certainement quatre-vingt. Les coques vides restent dans le corps maternel où elles sont réduites à un tout petit volume dans les mailles du tissu conjonctif ; elles ne sont pas phagocytées. Les embryons perforent les téguments de la mère à la partie postérieure du corps, arrivent dans l'estomac, puis dans l'intestin de leur hôte où ils achèvent leur développement en quelques jours et sortent par le siphon anal. L'accouplement a lieu normalement dans l'intestin, mais se fait peut-être aussi pendant la période de vie libre. Aussitôt après l'accouplement a lieu la migration dans l'estomac d'un *Cardium* où le parasite achève sa vie.

Tous les *Cardium* parasités ne présentent aucune atrophie des organes reproducteurs.

9. RÉCOLTE DU MATÉRIEL. — On se procure facilement les parasites adultes en ouvrant, dans un verre de Bohême sous l'eau de mer, l'estomac du *Cardium* préalablement débarrassé de son manteau et de ses branchies. Les parasites sortent presque aussitôt. On facilite d'ailleurs leur sortie en lavant avec quelques gouttes d'eau de mer l'estomac ouvert. Pour éviter toute confusion entre les individus de l'estomac et ceux de l'intestin, il importe de ne pas faire de lésion à ce dernier organe.

Les jeunes qui traversent le tube intestinal du *Cardium* ne sont pas au même stade dans toute la longueur de l'intestin. Je les ai étudiés d'abord en fixant en entier le paquet intes-

tinal des *Cardium* reconnus parasités et en en faisant des coupes sériées. Mais je n'ai pas tardé à employer une autre méthode plus pratique qui consiste à disséquer les intestins des *Cardium* parasités et à les mettre en observation dans des cuvettes. Les jeunes *Paravortex* sortent plus ou moins tôt suivant sans doute le chemin qui leur reste à parcourir. Dans mes observations je n'ai plus constaté de sorties après le troisième jour, si l'intestin du *Cardium* a été conservé entier. Mais si l'on a pris soin de le diviser en tronçons, les petits sortent au bout de peu de temps et sont naturellement plus ou moins avancés dans leur développement, ce qui permet des études d'organogénie.

Pour être certain d'avoir des jeunes au stade auxquels ils sont normalement au moment où ils quittent spontanément l'intestin de leur hôte, il faut élever des *Cardium* dans des cuvettes et examiner souvent le fond de celles-ci sur lequel nagent les jeunes individus mis en liberté.

Le nombre des jeunes intestinaux est toujours plus élevé que celui des adultes contenus dans l'estomac. La taille des individus qui n'ont pas encore produit de cocons peut atteindre jusqu'à 0,435 mm. Exceptionnellement j'ai retrouvé dans l'estomac d'un *Cardium* un exemplaire long de 0,605 mm. (fig. 20) qui n'avait pas encore de cocon mais dont la vésicule séminale, les deux atriums et les oviductes contenaient des spermatozoïdes. La taille des parasites intestinaux pourvus de cocons varie de 0,350 mm. à 0,510 mm. Ces longueurs du corps ont été prises sur des individus cocaïnés et fixés, c'est-à-dire en état de plus grande extension.

10. TECHNIQUE. — Afin d'empêcher les *Paravortex* de se contracter au moment où les plonge dans le liquide fixateur, je me suis bien trouvé de les mettre d'abord, pendant quelques secondes, dans de l'eau de mer contenant un peu de chlorhydrate de cocaïne. Ils tournent d'abord dans ce liquide le corps courbé en arc suivant leur mode habituel, puis le corps

devenant rectiligne, ils se déplacent en tous sens. Avant de les plonger dans le liquide fixateur, je les fais alors passer dans de l'eau de mer pure afin d'éviter la formation d'un précipité gênant. Grâce à ce traitement préalable, on évite toute contraction des *Paravortex* qui sont fixés en état d'extension, ce qui est avantageux pour l'étude de l'organisation, mais sans intérêt pour les recherches embryologiques.

J'ai employé trois fixateurs : le liquide de Flemming, celui d'Hermann et surtout le liquide acéto-mercurique.

Quant aux colorants, j'ai obtenu de bons résultats avec tous les procédés habituels : méthode d'Heidenhain, hémalun, carmin alunique, hématoxyline et toutes les préparations au carmin. La plupart de mes coupes sont colorées à l'hémalun, puis traitées par l'éosine, le vert lumière, le violet cristal ou l'alizarine.

III. ORGANISATION

1. TÉGUMENTS ET TISSU CONJONCTIF

Le corps est uniformément cilié sur toute sa surface. Les cils ont une longueur de 0,008 mm. ; la hauteur de l'épiderme est également de 0,008 mm. Les cellules épidermiques, en section tangentielle (fig. 5), ont la forme d'hexagones et, en section transversale, ne sont guère plus longues que hautes (fig. 6) ; les cils qui les couvrent sont serrés. La surface des cellules épidermiques, fortement colorée par l'hémalun, doit cette coloration à une infinité de petits points très rapprochés les uns des autres, visibles à l'immersion ; ce sont les corpuscules basaux. Les bulbes des cils se voient aussi très bien (fig. 7). Le cytoplasme de ces cellules est très finement strié perpendiculairement à la surface sur toute son étendue ; ces stries correspondent à ce qu'on nomme les racines des cils. Le noyau à peu près sphérique a un diamètre d'environ 0,004 mm. ; il contient un réseau de chromatine et un nucléole chroma-

toïde. Les cellules épidermiques sont adjacentes, leur limite est indiquée par une ligne claire non colorée ; mais il arrive aussi que la limite de deux cellules soit marquée dans les coupes par un ovale clair indiquant une petite vacuole.

Il n'y a pas de rhabdites dans l'épiderme. Les cellules glandulaires cutanées, qui existent chez *Graffilla* et sont si développées chez *Fecampia* (glandes nidamentaires de CAULLERY, et MESNIL), font également défaut comme chez *Parav. scrobiculariæ*. On ne voit jamais à la surface du corps d'exsudation muqueuse.

Sous l'influence des réactifs, on observe assez souvent sur les coupes que l'épiderme se décolle légèrement de la couche sous-jacente. Il en résulte un petit listel clair, non coloré, qu'on pourrait prendre à un faible grossissement pour une membrane basale. Dans ces conditions on se rend bien compte que les racines des cils s'étendent jusqu'à la base des cellules.

L'épiderme repose sur une mince couche de fibres musculaires circulaires (fig. 6). Sous cette dernière couche se trouve, sur tout le pourtour du corps, une seule rangée de fibres musculaires longitudinales très rapprochées les unes des autres et probablement disposées en faisceaux car elles sont visibles même à un grossissement moyen.

Le tissu conjonctif est formé comme toujours par un réticulum de fibres entrecroisées dans lequel on distingue deux sortes d'éléments. D'abord des cellules conjonctives étoilées, nombreuses, et dont les prolongements sont en rapport avec les fibres du tissu. Elles ont un noyau et un nucléole. Ce sont ensuite, dans les mailles du tissu conjonctif, des cellules libres à aspect amœboïde, allongées, ayant généralement une longueur de 0,007 à 0,010 mm., tandis que leur petit diamètre est d'environ 0,004 mm. Leur cytoplasme se colore fortement et leur noyau présente tantôt un nucléole et un réseau de chromatine, tantôt simplement un réseau ou des granulations de chromatine. Parfois la chromatine est partagée en deux îlots comme si la cellule était sur le point de se

diviser. Ces cellules libres semblent bien se multiplier par amitose. Ce sont les éléments de la régénération (fig. 6).

L'ensemble du réticulum conjonctif présente tous les caractères d'un tissu lymphoïde ; il remplit tous les intervalles libres entre les divers organes.

Par suite de la position des testicules et des ovaires à droite et à gauche sur la face ventrale, l'intestin est relié dans cette région aux téguments de la face ventrale, sur la ligne médiane, par une traînée conjonctive longitudinale qui, dans les coupes transversales, donne l'aspect d'un pseudo-mésentère ventral. C'est dans cette traînée que sont logés les organes copulateurs, tandis qu'à droite et à gauche se trouvent successivement, d'avant en arrière, les testicules, les ovaires et les cocons. En arrière des ovaires, il n'est pas rare d'observer, chez certains individus, un dédoublement de cette partie conjonctive qui loge alors un ou plusieurs cocons.

Quand de nombreux cocons remplissent le corps de la mère, le tissu conjonctif est réduit à de fines trabécules séparant les cocons les uns des autres, mais à mesure que des éclosions se produisent le mésenchyme envahit de nouveau les espaces vides.

2. APPAREIL DIGESTIF

La *bouche* (fig. 8) s'ouvre ventralement à une très faible distance de l'extrémité antérieure du corps. La gaine pharyngienne est courte comme chez les autres Rhabdocœles et formée par le prolongement de l'épiderme. Toutefois les cellules sont ici moins hautes et ne sont pas ciliées. Les couches musculaires tégumentaires se prolongent sous l'épithélium de la gaine qui en outre est rattachée aux téguments par des brides musculaires (fig. 8).

Le *pharynx* (fig. 8, 9 et 10), dirigé obliquement dorso-ventralement, a la forme d'un tonnelet d'une longueur de 0,044 à 0,048 mm. et d'un diamètre de 0,060 à 0,070 mm. chez les

individus adultes. Il ne présente aucun appareil de fixation ou de perforation comme il en existe chez certains *Graffilla*. Sa section transversale est ordinairement un disque. Sa structure est celle de tous les pharynx doliiformes. L'épithélium interne est en continuité avec celui de la gaine pharyngienne ; presque aplati dans la partie antérieure, il devient plus élevé en se rapprochant de l'œsophage. Sous l'épithélium on observe une couche de fibres musculaires circulaires, puis une rangée de fibres longitudinales internes. La plus grande partie du pharynx est occupée par des fibres radiales qui forment des faisceaux s'élargissant à leurs extrémités où ils s'insèrent d'une part sur la couche musculaire interne, et d'autre part sur la couche musculaire externe. Les faisceaux voisins s'écartent par conséquent les uns des autres vers leur partie moyenne moins épaisse, laissant ainsi des vides qui sont en partie comblés par de gros éléments nucléolés (fig. 10). A la périphérie le pharynx est limité par une couche de fibres circulaires et enfin par une rangée de fibres longitudinales externes.

Plongé dans le tissu conjonctif, le pharynx est maintenu dorsalement et ventralement par des muscles rétracteurs et protracteurs dont les attaches sur la couche musculaire des téguments sont bifurquées.

L'*œsophage* (fig. 8 et 12) d'une longueur de 0,060 à 0,080 mm. et d'un diamètre de 0,028 à 0,044 mm. est notablement plus long que le pharynx. Son axe est sur le prolongement de celui du pharynx. Il est tapissé par un épithélium élevé qui mesure 0,020 mm., avec noyaux à la base. Un prolongement de la gaine musculaire du pharynx s'étend autour de l'œsophage au moins à son origine. Quelques cellules glandulaires s'observent sur la face ventrale vers le point d'union de l'œsophage avec l'intestin.

L'*intestin* (fig. 8, 13, 14, 15, 18, 19 et 20) s'étend jusque vers la partie postérieure du corps. Il est dorsalement situé, séparé des téguments de la face dorsale par une lame peu épaisse de tissu conjonctif dans laquelle rampent les ramifications du lécithogène. Sa section transversale se rapproche d'un triangle

dont la base est dorsale et dont le sommet est rattaché aux téguments de la face ventrale par la traînée conjonctive médiane. Toutefois cette forme de l'intestin n'est que la conséquence du développement des organes génitaux qui, étant ventraux et latéraux, refoulent le tube digestif. Chez les jeunes les sections du tube digestif sont circulaires ; il en est de même à la partie postérieure du corps des adultes quand les cocons ne produisent pas de déformations.

L'intestin est directement entouré par le tissu conjonctif avec les fibres et les cellules duquel il est en intime relation, si bien que dans certaines coupes (fig. 13), il est impossible de déterminer la limite entre ces deux tissus. Les quelques fibres musculaires longitudinales signalées par WAHL chez *Parav. scrobiculariæ* autour de l'intestin doivent être des fibres conjonctives ; WAHL déclare d'ailleurs que ces fibres ne peuvent être que rarement reconnues.

Nous verrons qu'à aucun stade du développement les cellules de l'intestin ne se disposent en un épithélium. Dès le début elles forment un syncytium qui englobe les balles vitellines. Cette forme syncytiale plurinucléée persiste chez l'adulte, présentant l'aspect fortement aréolaire bien connu, dû aux nombreuses vacuoles qu'il contient. Dans certaines coupes sagittales, on a l'apparence de longues cellules dont les extrémités en massue seraient dirigées en arrière et qui rappelle la disposition figurée par L. BÖHMIG (1886. Pl. XI, fig. 2) chez *Graffilla tethydicola*. Mais ce n'est qu'une apparence due à l'orientation générale des vacuoles sous l'influence des contractions du corps. Ce système vacuolaire spongieux, comme l'appelle justement GRAFF (1903, p. 11), a dans les coupes ordinairement une largeur de 0,008 à 0,020 mm. Les noyaux sont pour la plupart périphériques, mais se rencontrent néanmoins dans tout le syncytium intestinal jusque sur le bord de la lumière. Ils sont identiques à ceux des cellules conjonctives par leur nucléole chromatoïde, leur réseau de chromatine et leur diamètre (fig. 14).

3. RÉNOVATION DU SYNCYTIUM DIGESTIF

VON IHERING (1880) est peut-être le seul auteur qui considère l'intestin des *Graffilla* comme une masse solide sans lumière. Pour lui, si dans la plupart des cas on y distingue une lumière, celle-ci serait produite par des ruptures résultant des méthodes de conservation. Cette manière de concevoir la masse digestive de ces animaux a été discutée notamment par L. BÖHMIG (1886) qui admet avec la plupart des zoologistes que, si l'intestin tantôt présente une lumière et tantôt n'en présente pas, cela tient à l'état de ses cellules épithéliales, suivant qu'elles sont gonflées par les aliments ou qu'elles ont diminué de volume sous l'influence du jeûne.

Si le syncytium intestinal des embryons encore chargés de balles vitellines ne présente aucune lumière, le plasmode des adultes, qui est tout à fait comparable à celui des *Acœles*, en présente une, d'ailleurs très réduite dans certains cas, très grande dans d'autres. Je ne puis pas admettre que cette lumière intestinale résulte d'un décollement produit par les réactifs et cela pour plusieurs raisons. D'abord s'il y avait rupture on devrait en trouver l'indication dans les coupes soit sous forme de traînées protoplasmiques, soit sous forme d'une irrégularité dans le contour de la lumière ; or on n'observe rien de semblable. En outre on ne s'expliquerait pas pourquoi des individus récoltés dans les mêmes conditions et traités exactement de la même manière présenteraient tantôt une lumière insignifiante, tantôt une lumière très vaste.

Je ne crois pas davantage que, chez ces animaux endoparasites auxquels la nourriture ne doit jamais faire défaut, les variations dans le diamètre de la lumière puissent être attribuées soit à un état de pléthore, soit à un état de jeûne.

L'examen du contenu de la lumière intestinale m'a conduit à une autre interprétation.

Je dois signaler ici des granulations très fines ressemblant

à un coagulum et qui sont en tout semblables, par leur aspect et la manière dont elles se comportent avec les colorants, aux granulations qu'on observe dans l'estomac du *Cardium* où elles constituent la flèche tricuspide et le mucus coagulé. Je suis d'autant plus porté à croire que le parasite se nourrit des sécrétions muqueuses de l'estomac du *Cardium*, et non des particules alimentaires dont se nourrit ce dernier, que les *Graffilla* s'alimentent avec les débris épithéliaux de leur hôte et que le pharynx de *Parav. cardii* est de petite dimension comme celui des *Graffilla*.

Je devais, à l'occasion de l'étude du contenu de l'intestin, signaler ces granulations alimentaires, mais c'est sur d'autres éléments que je dois plus particulièrement insister.

A l'intérieur des vacuoles et dans la substance protoplasmique du syncytium intestinal se trouvent de très petits grains d'excrétion, jaunâtres, parfois cristallisés, qui ne sont guère visibles que sur les individus qui n'ont pas été traités par des liquides acides, et des granules arrondis ou ovalaires qui sur les coupes sont fortement colorés et qui ont été observés notamment par BÖHMIG chez *Graffilla*. Ces éléments sont le résultat d'une pycnose des noyaux de l'intestin dont on peut suivre les phases dans l'épaisseur du syncytium digestif (fig. 11). Les noyaux qui sont à la périphérie (A) en contact avec le réticulum conjonctif ne présentent aucune trace de la dégénérescence qui s'observe au contraire chez certains exemplaires et, à des degrés divers, dans les noyaux plus ou moins voisins de la lumière. On voit d'abord disparaître le nucléole, tandis que le réseau de chromatine s'épaissit (B). Puis la chromatine se condense en une masse qui n'occupe plus qu'une partie restreinte du noyau (C et D). Parfois le réseau de chromatine se condense en un, deux ou même trois îlots (E et I) et enfin la chromatine est réduite à une ou rarement deux masses lenticulaires homogènes, collées contre la membrane nucléaire et se colorant encore fortement par l'hémalun, tandis que le suc nucléaire est devenu absolument hyalin et que la membrane

d'enveloppe s'est parfois légèrement distendue probablement par osmose (*F, G, H, I*). Le diamètre de ces sphères hyalines est de 0,004 à 0,005 mm.

Quand la lumière de l'intestin est très réduite, elle ne contient que des grains alimentaires, et les noyaux en pycnose s'observent souvent nombreux dans le syncytium et dans ses vacuoles (fig. 13). Quand au contraire la lumière est large on y trouve des paquets de noyaux dégénérés (fig. 8).

On peut, dans certaines préparations, se rendre compte de la manière dont doit se faire l'expulsion des sphères hyalines. On voit, en effet, celles-ci accumulées du côté de la lumière intestinale et on comprend qu'une légère contraction du corps ou du syncytium doit suffire pour les détacher et les isoler. De petites parcelles protoplasmiques du syncytium sont quelquefois entraînées avec les sphères hyalines dans la lumière, et cette particularité, jointe à l'agrandissement considérable de la lumière après l'élimination, me porte à croire que c'est sous l'influence d'une contraction du syncytium plutôt que des parois du corps que s'opère le rejet des sphères hyalines.

Les noyaux dégénérés doivent être expulsés par la bouche. Ce qui m'autorise à émettre cette idée c'est que j'ai observé ces mêmes éléments dans l'intestin des autres Rhabdocœles, en particulier dans celui de *Mesostoma Ehrenbergii* et de *Vortex viridis*. Or, j'ai fait connaître depuis longtemps (1879, p. 19) que ces animaux procèdent de temps en temps à un lavage de leur intestin en avalant de l'eau qu'ils vomissent ensuite. J'ai fait bien des fois ces observations sur *Vortex viridis* notamment et, en examinant les substances rejetées, j'ai constaté la présence des sphères hyalines associées à des matières indigestes telles que des squelettes de diatomées.

Cette élimination entraîne nécessairement des pertes de substances : perte de noyaux, perte aussi quoiqu'en moindre quantité du protoplasme digestif entraîné peut-être mécaniquement. J'ai la conviction que ces pertes sont compensées par des apports de nouvelles cellules dans le plasmode intes-

tinal. Nous avons vu que la limite entre l'intestin et le tissu conjonctif est bien difficile à établir quand le plasmode digestif ne contient pas de grandes vacuoles ; des prolongements de ce dernier se continuent dans les trabécules du tissu conjonctif et des cellules amœboïdes de celui-ci sont accolées contre les noyaux de l'intestin (fig. 14). Nous avons vu aussi que ces cellules amœboïdes, éléments des phénomènes de réintégration, se multiplient par amitose. N'est-on pas dès lors autorisé à admettre qu'elles peuvent se fusionner avec le plasmode digestif ? D'ailleurs cette fusion est presque manifeste sur certaines coupes.

Il se produit donc une véritable rénovation du syncytium intestinal qui, se détruisant par sa partie centrale dont la lumière n'est qu'une vacuole plus grande que les autres, se régénère par sa partie périphérique aux dépens du tissu conjonctif dont il n'est lui-même qu'une partie différenciée. Et ainsi le corps entier de ces animaux nous apparaît comme formé par un tissu lymphoïde.

4. EXCRÉTION

L'intestin joue un rôle dans l'excrétion. C'est par lui notamment que sont rejetés au dehors les petits grains jaunes, les petits cristaux dont j'ai parlé dans le paragraphe précédent. Mais comme tous les Rhabdocœles, *Paravortex* est pourvu d'un système de canaux qui ne charrient aucun élément figuré.

L'appareil excréteur n'a pas été observé dans la plupart des Rhabdocœles parasites. Sa présence a cependant été signalée chez quelques espèces, notamment chez *Graffilla muricicola* par L. BÖHMIG (1886), chez *Gr. Brauni* par FERD. SCHMIDT (1886) et chez *Paravortex scrobiculariæ* par WAHL (1906).

L. BÖHMIG décrit un réseau de canalicules en connexion avec deux paires de canaux latéraux ampulliformes par places et dont la paire externe est un peu plus large que l'autre. Les deux canaux d'un même côté se réunissent dans le voisi-

nage du pharynx, formant un tronc principal en forme de massue ; les deux troncs principaux droit et gauche sont presque en contact. Les canaux excréteurs sont finement ponctués et BÖHMIG croit que ces ponctuations correspondent aux cils vibratiles qu'il n'a pas pu voir. Les observations de BÖHMIG ont été faites exclusivement sur l'animal vivant.

Les recherches de F. SCHMIDT concordent avec celles de BÖHMIG et les complètent. Sur l'animal vivant légèrement comprimé il a vu deux grosses vésicules dorsales non loin du pharynx et s'ouvrant au dehors par un fin et court canal entre les cellules épithéliales. Un système de canaux ramifiés que l'auteur n'a d'ailleurs pas pu suivre bien loin, part de ces vésicules et est vraisemblablement en rapport avec le réseau des canalicules sous-épidermiques qu'il a vus comme BÖHMIG. SCHMIDT a vu en outre sur des coupes les vésicules dont la paroi est extrêmement mince et les canaux principaux sur la structure desquels il ne dit rien ; pas plus que BÖHMIG, il n'a vu les fouets vibratiles.

Les observations de WAHL sur *Parav. scrobiculariæ* ont été faites sur le vivant. Cet auteur n'a vu que quelques troncs ramifiés dans la partie antérieure du corps sans reconnaître ni les fouets vibratiles ni les orifices externes.

En examinant *Parav. cardii* légèrement comprimé sous une lamelle, le réseau excréteur se voit très aisément aussi bien sur la face ventrale que sur la face dorsale, dans les parties sous-épidermiques. C'est un réseau à mailles larges. Sur certains de ces canaux, les cils vibratiles, qui sont fort longs et assez rapprochés les uns des autres, apparaissent très nettement à un grossissement de 375 diamètres (fig. 17 D). Pour voir les entonnoirs, il faut employer l'immersion et suivre un des plus fins rameaux qu'on puisse rencontrer. Ces entonnoirs sont piriformes et ont un flagellum un peu plus court que ceux des canaux. Le réseau excréteur s'observe particulièrement bien depuis l'extrémité tout à fait antérieure du corps jusqu'à la région ovarienne ; chez certains exemplaires dépourvus de

cocons j'ai pu les voir aussi très bien dans la partie postérieure du corps.

Les flagellums sont dirigés vers la tête et ondulent dans cette direction, d'autre part c'est dans la région cervicale qu'on observe des rameaux un peu plus larges que les autres et d'aspect parfois variqueux. J'ai donc cherché dans cette partie du corps les vésicules observées par BÖHMIG et par F. SCHMIDT chez *Graffilla*. Je n'ai pas pu trouver trace de ces vésicules chez *Parav. cardii*. Mais en suivant les deux canaux variqueux qui sont d'ailleurs très courts, je les ai vus se terminer brusquement et très superficiellement en deux points qui très vraisemblablement correspondent aux orifices externes. Ces deux points se trouvent dans la région cervicale, ils sont dorsaux et éloignés l'un de l'autre d'une distance à peu près égale à celle qui sépare les deux yeux. Ces deux troncs très courts se ramifient presque aussitôt et leurs ramifications s'anastomosent. Les ramifications les plus ténues s'observent vers l'extrémité antérieure de la tête, au niveau des oviductes et sur les côtés du corps où les canaux dorsaux sont en relation avec ceux de la face ventrale.

J'ai pu sur les coupes étudier la structure des canaux excréteurs dont les fines ramifications se rencontrent dans toute l'épaisseur du tissu conjonctif. En examinant celles de la partie antérieure du corps avec l'objectif apochromatique de 1,5 mm. de Zeiss on voit des lacunes plus petites que les lacunes ordinaires du réticulum conjonctif et qui se reconnaissent facilement par leur contour granuleux et la grande régularité de leur paroi. Il n'y a pas de doute que ce soit là des sections de canaux excréteurs car j'ai pu observer à leur intérieur le flagellum caractéristique (fig. 17 B). Les granules de la paroi de ces canaux font saillie dans la lumière (A et B) et se colorent fortement par l'hémalun : ce sont probablement les noyaux plus ou moins dégénérés des cellules et le canal paraît bien être intracellulaire. J'ai pu suivre certains de ces canaux depuis la région des testicules jusqu'au pharynx sans réussir à voir

le point où ils débouchent au dehors. Je ne crois pas que, s'il existait des vésicules, celles-ci aient pu m'échapper.

Les canaux excréteurs sont entourés par le tissu conjonctif dont, dans les coupes, on voit des trabécules s'insérer sur leur surface. Contre ces canaux s'observent presque toujours des cellules amœboïdes du mésenchyme qui tantôt les embrassent complètement (fig. 17 *A*), tantôt s'étendent plus ou moins loin sur leur surface (*B*, *C*). Je crois que ce que H. MICOLETZKY (1907) considère comme les noyaux excréteurs des Triclades, noyaux dont le diamètre est aussi grand que le diamètre du canal et qu'il figure d'ailleurs (fig. 12) en dehors du canal, je crois, dis-je, que ces prétendus noyaux doivent être des cellules migratrices.

Les relations constantes qu'on observe entre les canaux excréteurs et les cellules amœboïdes témoignent de l'importance de ces dernières dans les phénomènes d'élimination et du rôle qu'elles doivent jouer dans la phagocytose.

5. SYSTÈME NERVEUX ET ORGANES DES SENS

Le cerveau (fig. 9) est situé au-dessus de l'œsophage. C'est une large bande transversale avec cellules ganglionnaires périphériques et dont la masse, formée de fibres, présente quelques vacuoles. Les noyaux des cellules ganglionnaires n'ont pas de nucléole (fig. 16). Les nerfs latéraux ne peuvent pas être suivis bien loin par les méthodes ordinaires de coloration ; à une faible distance en arrière du cerveau, ils envoient à la périphérie de nombreuses fibres qui s'étaient en éventail et pénètrent dans les téguments. D'autres fibres nerveuses partent également des faces latérales du cerveau.

Les seuls organes des sens sont les yeux. Ils sont situés de chaque côté de la base du pharynx, mais dorsalement par rapport à celui-ci (fig. 12). Ils reçoivent chacun un prolongement de la masse cérébrale ou nerf optique qui s'épaissit un peu à la

base de l'œil formant un ganglion optique avec noyaux à la périphérie (fig. 28). La coupe pigmentaire, à concavité tournée latéralement, est constituée par des grains sphériques d'un jaune noirâtre et présente extérieurement un noyau pâle, reste du noyau de la cellule oculaire primitive. A l'intérieur de la coupe pigmentaire se trouve un cristallin dirigé latéralement et en haut et qui est constitué par une substance plus transparente et plus réfringente que le tissu conjonctif environnant et dans laquelle s'observent six à huit corps ovoïdes très finement granuleux, absolument transparents, se colorant faiblement par l'éosine et que je considère comme des cellules embryonnaires transformées (fig. 28).

Le grand diamètre de l'œil est de 0,020 mm. et le petit 0,016 mm.

6. ORGANES REPRODUCTEURS

Les figures 20 et 21 sont des reconstitutions d'après les coupes des organes reproducteurs d'un individu long de 0,605 mm. Elles montrent les connexions de ces organes entre eux et leur position dans le corps de l'animal. On voit que tous ces organes occupent le deuxième quart du corps chez l'adulte. Nous verrons qu'il en est autrement chez les jeunes individus où les organes génitaux occupent la plus grande partie du corps, l'allongement de la région postérieure ne se produisant que secondairement.

Atrium mâle (fig. 19 et 30). — Le pore génital ventral est situé au premier quart de la longueur totale du corps chez les adultes.

L'atrium mâle auquel aboutit l'orifice sexuel est tapissé par un épithélium dont la plupart des cellules forment de hautes papilles en massue qui peuvent atteindre une longueur de 0,020 mm., presque égale au diamètre de l'atrium. Ces cellules ont leur noyau à la base. La longueur de l'atrium mâle est de 0,075 mm. et son diamètre d'environ 0,024 mm. chez

un individu long de 0,990 mm. Une partie notable de sa longueur se trouve sous la vésicule séminale.

Canal atrial (fig. 31). — En arrière, l'atrium mâle est en communication avec un atrium femelle par un canal à lumière parfois à peine visible à son origine dans certaines préparations, mais qui s'élargit un peu dans le voisinage de l'atrium femelle. Sa longueur est de 0,045 mm. et son diamètre de 0,008 à 0,010 mm. Ses parois sont tapissées par des cellules cubiques à noyaux très visibles.

De nombreuses cellules glandulaires, les *glandes coquillières* particulièrement nombreuses sur la face ventrale, y déversent leur produit de sécrétion.

Atrium femelle (fig. 32, 33 et 34). — Cet organe est piriforme, sa partie la plus large étant dirigée en arrière. Il a une longueur de 0,075 mm. et son diamètre est dans la partie la plus large, de 0,040 à 0,044 mm. Il est revêtu par un épithélium très aplati entouré directement par le tissu conjonctif auquel se joignent quelques fibres musculaires ou élastiques. De même que dans le canal atrial, des *glandes coquillières* ventralement situées y déversent le produit de leur sécrétion.

L'atrium femelle contient tantôt le produit des glandes coquillières (fig. 35), tantôt des spermatozoïdes qui s'y trouvent parfois en aussi grand nombre que dans la vésicule séminale. Il est évident que l'atrium femelle supplée la bourse séminale qui est absente.

Oviductes (fig. 27, 33 et 34). — En suivant la série des coupes transversales on voit que la lumière de l'atrium femelle, à peu près circulaire mais plutôt plus allongée dans le sens dorso-ventral que dans le sens transversal, devient nettement transversale vers l'extrémité de l'atrium, puis s'étrangle pour se continuer dans les deux oviductes qui s'écartent l'un de l'autre progressivement à mesure qu'ils se rapprochent des ovaires.

Les oviductes présentent la même structure que l'atrium femelle et les glandes coquillières ventrales s'observent encore

à leur niveau, au moins dans leur partie voisine de l'atrium femelle dont ils ne sont que les prolongements.

Leur longueur n'est que de 0,035 mm. et leur diamètre qui, à leur origine est d'environ 0,016 mm., grandit notablement dans le voisinage des ovaires où il atteint 0,032 mm.

Les oviductes sont évidemment homologues des organes qui portent le même nom chez les autres Rhabdocœles, mais jamais ils ne jouent le rôle de canaux vecteurs des ovaires et des glandes lécithogènes. Leur fonction est d'amener aux ovaires le produit des glandes coquillières et les spermatozoïdes de l'atrium femelle. Le courant qui parcourt les oviductes et l'atrium femelle est donc inverse de ce qu'il est ordinairement, il est centripète au lieu d'être centrifuge.

Vésicule séminale (fig. 19 et 36 à 39). — Chez un individu long de 0,990 mm., la vésicule séminale a une longueur de 0,080 mm., son diamètre transversal est de 0,064 mm. Ces dimensions sont d'ailleurs variables d'un individu à un autre mais dans des limites assez restreintes chez les adultes. Chez les jeunes qui n'ont pas encore produit de cocons, la vésicule séminale est plus réduite. Ainsi chez un individu long de 0,255 mm., la vésicule à peu près sphérique a un diamètre de 0,036 mm.

Toute la partie postérieure de la vésicule est située au-dessus de l'atrium mâle (fig. 20), avec lequel elle communique par l'intermédiaire du pénis qui se trouve vers le milieu de la face ventrale de la vésicule, au niveau du pore génital.

La vésicule séminale est tapissée par un épithélium très aplati doublé extérieurement par une couche musculaire relativement épaisse. Elle renferme toujours de nombreux spermatozoïdes.

Canaux déférents (fig. 29). — Il est très difficile d'observer les canaux déférents à cause de leurs faibles dimensions, les testicules étant à peu près adjacents à la vésicule séminale. Je les ai vus dans une coupe oblique passant fort heureusement par l'axe de l'un d'eux. Leur longueur mesurée sur cette prépa-

ration provenant d'un individu long de 0,255 mm., ne dépasse pas 0,008 mm. et leur lumière est très étroite. Ils s'ouvrent tout à fait à la base de l'organe copulateur, presque à la limite entre la vésicule séminale et l'atrium mâle, plus loin par conséquent du cul-de-sac de la vésicule que chez *Graffilla*.

Leur structure paraît être la même que celle des parois de la vésicule séminale.

Pénis. — Le pénis ne peut être étudié que sur les coupes, car ses faibles dimensions, sa transparence et surtout sa situation sous la vésicule séminale toujours pleine de spermatozoïdes et avec laquelle il fait corps (fig. 20 et 21) font obstacle à son examen sur l'animal comprimé.

Presque constamment dans les coupes il se présente à l'état de rétraction. Le plancher de la vésicule séminale en regard de l'orifice génital, point où s'insère le pénis, est percé d'une ouverture qui se continue en un canal traversant l'axe de l'organe copulateur. Autour de cet orifice vésical on observe parfois une couronne de cellules relativement grosses qui mesurent environ 0,006 mm. et sont pourvues d'un gros noyau (fig. 36). Cet épithélium se prolonge sur le revêtement interne du canal du pénis où il est toutefois très sensiblement moins élevé ; d'autre part il semble n'être autre chose qu'un épaissement de la paroi interne de la vésicule séminale.

Quant à l'organe copulateur proprement dit, il est inséré sur le plafond de l'atrium mâle et présente la forme d'un cône bas dont le sommet est tourné vers l'orifice sexuel. Sa hauteur est de 0,010 à 0,015 mm. et sa base mesure 0,020 à 0,022 mm. Il paraît le plus souvent constitué par une masse musculeuse dense (fig. 36).

On ne peut pas se rendre un compte exact de sa structure quand il est ainsi contracté. Des coupes de quelques individus d'une longueur de 0,475 à 0,730 mm. m'ont montré des pénis en état de demi-extension et d'extension.

Quand le pénis est en état de demi-extension (fig. 37), on voit à droite et à gauche, à la base du cône musculeux, une

invagination profonde de 0,010 à 0,012 mm. et dont la surface interne paraît papilleuse ou crénelée.

Quoiqu'il soit fort rare de rencontrer un organe copulateur en état d'extension, j'en ai pourtant observé qui, bien qu'ils n'aient pas franchi le pore sexuel, permettent néanmoins de se faire une idée de ce que doit être l'organe au moment de l'accouplement. Les deux invaginations latérales à paroi crénelée sont alors dévaginées (fig. 38 et 39). Cela donne sur les coupes l'apparence de deux disques à bords dentés, chaque dent étant elle-même denticulée. On peut compter sur le bord de chacun de ces disques six à sept dents. Ces disques sont en réalité des organes globuleux d'un diamètre de 0,014 à 0,016 mm., un peu plus grand par conséquent que celui des invaginations, ce qui doit être attribué à la turgescence des tissus. Ils occupent la même place que les invaginations. Leurs bases élargies se rejoignent presque en avant et en arrière, formant ainsi autour du pénis une sorte de collerette lobée latéralement. Les papilles denticulées de la surface ont une longueur de 0,006 mm. environ dans leur état de plus grande extension. Quant à la partie musculuse conique qui doit être très contractile, elle est développée en un pavillon infundibuliforme resserré à sa base et dilaté à l'extrémité distale. Sa largeur à la base est de 0,006 mm. et à l'extrémité distale 0,032 mm. ; sa longueur est de 0,032 mm. Le pavillon creux de l'organe copulateur a une structure musculuse ; on y observe des fibrilles longitudinales et circulaires dans un stroma conjonctif ; par-ci par-là des noyaux aplatis s'observent à sa surface tant externe qu'interne. La surface des organes globuleux érectiles est formée d'éléments extrêmement petits et paraît épithéliale car elle se colore fortement par le carmin et l'hémalun ; il en est de même des denticules des papilles.

Il est à noter que, dans les préparations où le pénis est en extension ou en demi-extension, la vésicule séminale est sensiblement contractée. Son diamètre transversal est de 0,020 à 0,028 mm. au lieu de 0,060 à 0,064 mm. et son diamètre

dorso-ventral est de 0,040 à 0,044 mm. au lieu de 0,080 mm.. En outre les spermatozoïdes y sont fortement serrés les uns contre les autres et le plancher de la vésicule séminale, qui ordinairement est légèrement concave, prend une forme convexe.

Cette observation permet de donner une interprétation de la couronne des grosses cellules qui s'observent autour de l'orifice vésical quand le pénis est contracté. Ces cellules ne sont plus visibles lorsque l'organe copulateur est en extension. Cela me paraît dû à ce qu'elles se sont aplaties pour contribuer au revêtement de la surface interne du canal éjaculateur considérablement dilaté. Autrement dit la couronne cellulaire doit être regardée comme une partie de l'organe copulateur invaginée dans la vésicule.

Une autre remarque m'est suggérée par la comparaison du volume de la vésicule séminale chez les divers individus suivant que le pénis est en état de rétraction ou d'extension, c'est la suivante. Chez les premiers individus la vésicule contient des spermatozoïdes nageant dans un liquide abondant. Ce liquide paraît être expulsé avant les spermatozoïdes lors de la contraction de la vésicule et il doit jouer un rôle dans le mécanisme de la turgescence de l'organe copulateur en s'infiltrant à l'intérieur de ses tissus. Il est à remarquer en effet que, dans l'état de rétraction, cet organe est formé par des tissus très denses, ce qui rend très difficile l'étude de sa structure, tandis qu'en état d'extension ses tissus sont lâches, les fibres musculaires étant notablement éloignées les unes des autres et le tissu conjonctif étant manifestement lacuneux.

Les organes denticulés érectiles doivent pendant l'accouplement être en contact intime avec les papilles cellulaires de l'atrium mâle du conjoint.

D'après la description de WAHL, le pénis de *Parav. scrobicularia* est un court tronc musculeux.

Comparaison de l'organe copulateur avec celui des Graffilla. La description que je viens de donner me paraît jeter une

certaine lumière sur la structure encore mal connue de l'organe copulateur des *Graffilla*.

BÖHMIG (1886, p. 318), parlant de cet organe chez *Graffilla tethydicola*, dit qu'il existe dans la vésicule séminale, au point où elle communique avec l'atrium génital, une couronne de nombreuses petites cellules en forme de massue qui se terminent à leur partie inférieure par une longue tige qui, pénétrant dans l'atrium, se dirige vers le pore génital. Il ajoute que ces cellules sont entourées de fibres musculaires transverses et que la tige est percée d'un canal qui est en rapport avec la lumière de la vésicule séminale. Il croit pour cette raison que la tige représente le pénis. Il figure les cellules en massue (fig. 25) et la tige (fig. 2). Cette tige rappelle le cône musculoux de l'organe copulateur de *Parav. cardii* en état de rétraction, mais elle est beaucoup plus longue et plus grêle. Quant aux cellules en massue du plancher de la vésicule séminale, elles correspondent évidemment aux cellules que j'ai signalées dans la même position chez *Paravortex*, mais elles sont plus nombreuses et notablement plus hautes puisque BÖHMIG dit qu'elles mesurent 0,020 mm., tandis que chez *Parav. cardii* elles n'ont que 0,006 mm. Il semble donc que le pénis de *Gr. tethydicola* doit être bien plus volumineux que celui de *Paravortex*.

Chez *Gr. buccinicola*, GRAFF (1903, p. 12) n'a pu observer qu'un pénis très réduit, en forme de tube court, musculoux, atténué à sa pointe et qu'il représente dans la figure 2 (Pl. II) comme invaginé dans la vésicule séminale. Sur la même espèce, JAMESON (1897) a obtenu une préparation par écrasement qui lui a montré le pénis en état d'extension qu'il représente dans ses figures 10, 11 et 13 (Pl. VI). Ce pénis presque cylindrique présente trois bourrelets circulaires portant en avant et en arrière des plis fins ou des dents. Ces bourrelets sont beaucoup moins saillants, par rapport à l'ensemble du pénis, que la collerette de *Parav. cardii*. Ils paraissent être érectiles puisque GRAFF ne les a pas vus sur le pénis rétracté de ses coupes.

Les organes copulateurs de *Parav. cardii* et de *Graffilla* présentent donc quelques caractères communs.

Testicules. — Allongés, globuleux, ils commencent dans la région œsophagienne et ne s'étendent que rarement au delà de l'atrium femelle, point où commencent les ovaires. Chez certains individus cependant les testicules dépassent cette région ; dans ce cas ils sont dorsalement situés par rapport aux ovaires (fig. 27). Ils sont presque adjacents à la vésicule séminale dont ils ne sont séparés que par une mince couche conjonctive (fig. 19).

Bien loin de s'atrophier chez les adultes, leurs dimensions s'accroissent. Dans l'exemplaire long de 0,605 mm., représenté dans la figure 20, le testicule droit mesure 0,185 mm. et le gauche 0,140 mm., avec un diamètre moyen de 0,030 mm. Un autre individu long de 0,990 mm., c'est-à-dire ayant atteint la taille maxima, m'a donné les chiffres suivants : longueur du testicule droit 0,205 mm., du testicule gauche 0,220 mm., diamètre moyen 0,058 mm.

Après avoir été mâle dans son jeune âge, *Parav. cardii* devient un vrai hermaphrodite.

Les testicules sont des organes massifs ne présentant pas de lumière.

Histologie des testicules. — Les testicules sont entourés par une mince portion condensée du mésenchyme environnant qui présente par-ci par-là des cellules conjonctives aplaties qui ne sont guère visibles que lorsque les réactifs les ont légèrement soulevées (fig. 40). Ces cellules émettent dans la masse testiculaire quelques fibrilles ténues qui constituent un stroma extrêmement délicat et très lâche dans lequel se trouvent les éléments reproducteurs.

A la périphérie du testicule s'observent de place en place de grosses cellules d'un diamètre de 0,009 mm., à cytoplasme se colorant fortement et pourvues d'un noyau d'un diamètre de 0,007 mm. qui présente un fin réseau de chromatine et un nucléole (fig. 41, *spc I*). Ces cellules forment des îlots qui

pénètrent sous forme de coins ou de pyramides dans l'épaisseur du testicule, constituant des travées. Dans les coupes transversales on peut compter en moyenne une dizaine de ces travées dirigées de la périphérie vers le centre. Les coupes longitudinales montrent particulièrement bien que ces travées sont loin d'être aussi longues que les testicules. Ces îlots se reconnaissent facilement, même à un faible grossissement, par la coloration intense du cytoplasme.

Entre ces traînées de grandes cellules s'observent à la périphérie des éléments plus petits, mesurant 0,004 mm, et pourvus d'un ruban de chromatine serré avec ou sans nucléole (fig. 41. *spg*).

Quand le testicule ne présente pas ou présente peu de spermatides en voie d'évolution, ce sont les grandes cellules qui dominant. Quand au contraire ce sont les spermatides et les spermatozoïdes qui dominant dans le testicule, on constate que la plupart des grandes cellules ont disparu et que ce sont les petits éléments qui dominant à la périphérie.

Les petits éléments sont les spermatogonies. Ils se multiplient par cinèse et, en s'accroissant, ils formeront de nouvelles travées. Les gros éléments sont des spermatocytes de premier ordre.

On voit en effet chez certains individus ces spermatocytes en cinèse et donnant naissance aux spermatocytes de deuxième ordre qui mesurent de 0,004 à 0,005 mm. et dont le noyau est d'environ de 0,002 mm.

La division de maturation se fait rapidement car il n'est par rare de trouver des stades où les noyaux des quatre spermatides sont encore dans une même masse cytoplasmique indivise ou présentant seulement un commencement de division (fig. 42).

On trouve encore dans les testicules de *Parav. cardii* d'autres éléments ayant les mêmes dimensions que les spermatocytes soit de premier soit de second ordre et qui présentent les uns les caractères de la nécrobiose hyaline avec pycnose du noyau,

les autres les caractères de la nécrobiose granuleuse. Les premiers (fig. 43) ont une vacuole plus ou moins grande dans leur cytoplasme qui ne se colore plus que faiblement, et leur noyau est condensé en une seule masse assez souvent irrégulière, ou parfois en deux amas inégaux. Quant aux éléments présentant les caractères de la nécrobiose granuleuse, ils ont un contour en général irrégulier et sont formés d'une substance hyaline qui ne se colore plus et qui tient en suspension un assez grand nombre de fines granulations fortement colorées par l'hémalum (fig. 44). Quelques-unes de ces cellules en régression semblent entrées en déliquium ; leur contour n'est plus visible en certains points par lesquels les granulations se répandent dehors.

Ces cellules en dégénérescence me paraissent être l'origine de la substance amorphe qui remplit tous les intervalles entre les éléments mâles et qui présente une foule de petits grains de chromatine disséminés dans sa masse et semblables à ceux des cellules en nécrobiose granuleuse, en même temps que des grains colorés plus gros semblables à ceux des cellules en nécrobiose hyaline. C'est cette substance qui forme le milieu dans lequel se meuvent les spermatozoïdes. On trouve dans la vésicule séminale quelques petites granulations de chromatine isolées qui y ont sans doute été entraînées avec les spermatozoïdes.

Les cellules en régression forment par places dans les testicules des plages, de sorte qu'il semble que des îlots entiers de spermatocytes ou des parties au moins de ces îlots soient destinés à produire le milieu nécessaire à la natation des spermatozoïdes et peut-être aussi à la nutrition des spermatogonies et des spermatocytes. Ce milieu avec ses granulations jouerait un rôle analogue à celui des glandes accessoires mâles qui ici font défaut.

J'ai trouvé chez d'autres Rhabdocœles libres une structure des testicules très semblable à celle que je viens de décrire chez *Parav. cardii*, de sorte que j'ai une tendance à la considérer

comme assez générale. Je crois notamment que les glandes génitales de *Fecampia* sont construites sur le même type que les testicules de *Parav. cardii*.

Il suffit de considérer les figures données par CAULLERY et MESNIL (1903) se rapportant à la structure de la glande prétendue hermaphrodite pour se convaincre que les éléments que ces auteurs ont pris pour des ovules sont en réalité des spermatocytes de premier ordre ; ils ont même structure que chez *Parav. cardii* et, en tenant compte du grossissement des figures, on trouve qu'ils ont un diamètre d'environ 0,010 mm., c'est-à-dire très sensiblement égal au diamètre des éléments correspondants de *Paravortex*. L'inspection des figures de CAULLERY et MESNIL montre aussi que les prétendus ovules sont groupés en îlots comme les spermatocytes de *Paravortex*. En outre les figures 25, 26 et 27 de ces auteurs donnent bien l'aspect ordinaire des ovaires des Rhabdocœles, en forme de colonnes dans lesquelles, selon l'expression de ces auteurs, « les ovules sont fortement aplatis comme des pièces de monnaie ». D'ailleurs si la glande était vraiment hermaphrodite, on ne comprendrait pas l'absence absolue de spermatozoïdes auprès des ovules empilés, absence constatée par les auteurs. Si les ovaires de *Fecampia* n'ont pas été observés dans les stades jeunes, cela tient vraisemblablement à ce que ces animaux sont protérandres selon la règle et que par suite le développement des testicules marche plus vite que celui des ovaires. La confusion des spermatocytes avec des ovules a été le point de départ de l'erreur commise à propos de *Fecampia* considéré à tort comme constituant une exception unique dans le groupe des Rhabdocœles.

Les faibles dimensions des éléments spermatiques de *Parav. cardii*, la nécessité dans laquelle on se trouve de ne pouvoir les étudier que dans les coupes à cause de la difficulté qu'on éprouve toujours à déterminer avec certitude les éléments isolés obtenus par dilacération des animaux vivants, font que je ne me suis pas attaché à faire une étude approfondie de la

spermatogénèse. J'ai cherché surtout à suivre les transformations de la spermatide en spermatozoïde et à étudier la structure de celui-ci. Mes observations concordent en partie avec celles que L. BÖHMIG (1907) a faites récemment sur un Triclade maricole.

Les spermatides après la reconstitution de leur noyau ont un diamètre d'environ 0,004 mm. Leur noyau à l'état quiescent mesure environ 0,002 mm. (fig. 45 *A*). L'idiozome à ce stade est notablement plus petit que dans les stades suivants et le centrosome est situé dans son voisinage. Comme chez le Triclade étudié par BÖHMIG, la transformation la plus frappante de la spermatide consiste dans une concentration de la chromatine du noyau dont le volume diminue à peu près de moitié (fig. 45 *B*). Les contours de la chromatine condensée qui étaient un peu irréguliers se précisent ; le noyau globuleux devient nettement excentrique, le centrosome se place entre le noyau et la paroi de la spermatide, tandis que l'idiozome prend une forme plus allongée (fig. 45 *C*). Le cytoplasme devient de plus en plus hyalin, le centrosome situé contre la paroi cellulaire porte un filament axile qui tantôt est couché à la surface de la cellule et tantôt est libre, l'idiozome a la forme d'une lentille concave-convexe et constitue une sorte de coiffe en avant du noyau encore sphérique ou en forme d'olive (fig. 45 *D*). Enfin le filament caudal apparaît autour du filament axile (fig. 45 *E*). Au stade suivant, la spermatide se creuse en forme d'écuelle, le noyau s'allonge en prenant la forme d'un bâtonnet légèrement courbe et l'idiozome gagnant l'extrémité antérieure de la spermatide, s'y aplatit sous forme d'un liséré courbe (fig. 45 *F*). Pendant que ces transformations s'opèrent, le fouet ne cesse de croître ; il a la forme d'une longue lanière qui sur le vivant présente un aspect spiralé ; le filament axile ne peut être suivi qu'à une faible distance en arrière du centrosome, il présente parfois un petit renflement visible en *H*. Le noyau fortement allongé prend maintenant la forme d'un S entouré encore par le reste du cytoplasme devenu tout

à fait hyalin et en avant de la tête s'observe un petit acrosome, reste probable de l'idiozome mais qui ne se différencie plus (fig. 45 *G*). Enfin le noyau prend la forme d'un C ou d'une serpe et le cytoplasme disparaît complètement tandis que l'acrosome reste encore visible pendant un certain temps (fig. 45 *H*).

Si je n'ai pas parlé du noyau accessoire, c'est que je ne l'ai pas observé avec assez de certitude. Dans certaines préparations à l'hématoxyline au fer ou au violet cristal j'ai cru l'observer sous forme d'un simple liséré contre la partie postérieure de l'idiozome. Si c'est vraiment le noyau accessoire que j'ai vu, il est bien peu développé, moins encore que chez les Triclades.

BÖHMIG a montré que chez les Triclades maricoles l'idiozome et le noyau accessoire n'entrent pas dans la constitution du spermatozoïde. Il paraît en être de même chez *Paravortex* où cependant l'idiozome persiste plus longtemps.

Parav. cardii ne présente pas des spermatogemmes. Les spermatozoïdes sont souvent réunis en petits faisceaux dans lesquels les têtes sont accolées, semblant empilées, mais je n'ai pas pu voir de cytophore.

Les spermatozoïdes complètement développés s'observent non seulement dans la partie centrale du testicule mais encore à la périphérie. Les testicules, nous l'avons vu, n'ont pas de lumière, mais quand les spermatozoïdes sont nombreux, on y observe des lacunes irrégulières remplies par la matière granuleuse signalée plus haut. C'est par ces lacunes que les spermatozoïdes gagnent la périphérie des testicules et de là les canaux déférents.

Lécithogènes (fig. 18, 19 et 22 à 27). — Les deux lécithogènes sont ramifiés et anastomosés. On commence à les rencontrer dans les coupes transversales vers le niveau de la vésicule séminale. Ce sont d'abord de minces et rares diverticules dorsaux placés entre les téguments et l'intestin (fig. 19), mais qui ne tardent pas à devenir plus nombreux, plus épais et à s'anastomoser, formant un réseau serré dorsal. A la hauteur

des oviductes, deux branches partent du réseau dorsal, une à droite l'autre à gauche, et embrassent l'intestin latéralement (fig. 23). Chacune de ces branches se dirige vers l'ovaire qui lui correspond et entre en coalescence avec lui, un peu en arrière du point où les oviductes se mettent en relation avec les ovaires.

Ces deux branches latérales qui contiennent toujours des cellules lécithofères ou vitellines à maturité peuvent être considérées comme des vitelloductes. Il en part deux autres qui ne tardent pas à se fusionner sur la ligne médiane ventrale. Cette branche impaire se ramifie à son tour, ses ramifications s'anastomosent et forment un réseau sur les faces latérales de l'intestin. Ces réseaux latéraux s'anastomosent d'autre part avec le réseau dorsal, de sorte qu'en arrière des ovaires le réticulum glandulaire embrasse toute la surface intestinale.

Dans la partie postérieure du corps, on n'observe plus que des diverticules terminés en cœcums autour de l'intestin.

La disposition du réseau lécithogène est variable d'un individu à un autre. Dans certains exemplaires, on constate que les mailles du réseau se resserrent sur les parties latérales de l'intestin et qu'il peut en résulter des coalescences qui forment, soit d'un côté soit de l'autre, soit des deux à la fois, une nappe glandulaire qui rappelle en petit la disposition présentée par certains *Graffilla*.

Cellules lécithofères (fig. 26). — Les cellules vitellines sont d'autant plus petites qu'on les observe sur des individus plus jeunes ou dans les parties les plus périphériques des lécithogènes des adultes.

Sur un jeune exemplaire on remarque quelques amas encore isolés de cellules qui ne mesurent que 0,004 à 0,005 mm. avec un noyau de 0,003 mm. Ces amas s'observent sur la face dorsale de l'intestin et les cellules qui les constituent se multiplient par caryocinèse. On retrouve encore ces mêmes éléments en cinèse chez les individus adultes, dans quelques culs-de-sac tenus des ramifications du lécithogène (fig. 26 A).

Chez les individus dont les glandes femelles n'ont pas encore

produit de cocons, les cellules lécithofères les plus évoluées ne dépassent pas en diamètre 0,010 mm. A ce stade elles présentent dans le voisinage du noyau 6 à 10 granulations (fig. 26 *B*) qui offrent de grandes analogies avec les mitochondries. Ces granulations se colorent d'une manière intense par l'hémalun, l'hématoxyline au fer, l'alizarine, le violet cristal et le vert lumière. Ces mêmes éléments peuvent encore être observés chez les individus adultes quand on les cherche dans les parties les plus périphériques des diverticules dorsaux.

A mesure que les cellules vitellines se développent, les fines granulations deviennent plus nombreuses et on remarque qu'elles sont reliées les unes aux autres par un filament sinueux relativement fort au début (fig. 26 *C*), mais qui deviendra de plus en plus ténu quand les granulations dans la suite augmenteront de volume.

La cellule lécithofère mûre a un diamètre de 0,020 mm. (fig. 26 *D*). Les chondromites forment alors une trame qui s'étend dans tout le cytoplasme, paraissant s'irradier du noyau, ou plus exactement d'une certaine région du noyau, vers la périphérie. Ces granulations ergatoplasmiques représentent le produit essentiel de l'élaboration des cellules vitellines ; elles disparaîtront graduellement du plasma lécithique quand le développement de l'embryon commencera.

Le noyau des cellules vitellines tout à fait mûres subit quelques modifications. Il présentait dans la cellule en voie d'évolution un gros nucléole et un réseau de chromatine très net. Dans la cellule à maturité il se colore plus uniformément, ses contours deviennent un peu irréguliers, le réseau de chromatine se condense autour du nucléole qui dès lors ne se détache plus avec la même netteté. A ce moment il semble que le noyau se débarrasse de son suc nucléaire.

Ovaires (fig. 18, 22, 23, 27 et 117). — La forme des ovaires chez un individu non adulte est à peu près celle d'un ovoïde dont l'axe longitudinal peut atteindre jusqu'à 0,100 mm. Cette longueur se décompose en trois parties : celle qui est antérieure

à l'oviducte qui mesure 0,030 mm., celle qui correspond à l'oviducte et mesure 0,020 mm. et la partie postérieure à l'oviducte qui est de 0,050 mm. Le diamètre de l'ovaire au niveau de l'oviducte mesure 0,056 mm. Ce diamètre diminue à mesure qu'on se rapproche des deux extrémités où il n'est plus que de 0,024 mm. Les ovocytes les plus jeunes se trouvent aux deux extrémités et à la partie latérale opposée à l'oviducte, c'est-à-dire sur la périphérie de l'ovaire. Leurs noyaux ne mesurent que 0,006 à 0,008 mm., tandis qu'au niveau de l'oviducte ils mesurent 0,010 mm.

On voit donc que les ovaires incomplètement développés ont une forme qui n'est guère différente de la forme ordinaire des ovaires des Rhabdocœles, notamment des *Provortex*, *Promesostoma* et *Derostoma*. La seule remarque qu'on puisse faire à leur égard c'est que leur grand axe, au lieu de se trouver plus ou moins sur le prolongement de l'axe de l'oviducte, est à peu près perpendiculaire à ce dernier. Mais cette disposition est passagère.

L'aspect des ovaires change quand ils sont à maturité. Le diamètre transversal s'allonge beaucoup et devient le grand axe de l'ovaire. Les plus jeunes ovocytes ne se rencontrent plus qu'à l'extrémité de cet axe opposée à l'oviducte, extrémité qui correspond par conséquent à la partie périphérique de l'ovaire jeune. Or à partir de l'oviducte (fig. 23), chaque ovaire se dirige vers la face ventrale, puis se recourbe latéralement et en arrière, se dirigeant dorsalement sans toutefois dépasser le diamètre transversal du corps. Chaque ovaire présente donc la forme d'une corne courbe dont la base large correspond à l'oviducte et dont la pointe est latérale et dirigée dorsalement. Entre les deux courbes de la corne on observe souvent un ou plusieurs cocons.

En somme les ovaires du jeune se sont simplement allongés et épaissis tout en restant symétriques et prenant chez l'adulte une forme corniculée qui est peut-être la conséquence du mode de formation des cocons.

Les coupes transversales faites à travers le cul-de-sac ovarien (fig. 117) montrent que les ovocytes y sont disposés radialement.

Chez l'individu le plus long que j'ai étudié et qui mesure 0,990 mm., j'ai relevé les dimensions suivantes :

Longueur de la partie de l'ovaire comprise entre l'oviducte et la face ventrale.....	0,084 mm.
Longueur de la corne latérale.....	0,108 mm.
Longueur totale de l'ovaire.....	0,192 mm.
Épaisseur à la hauteur de l'oviducte.....	0,130 mm.
Épaisseur de la corne.....	0,070 mm.
Diamètre des noyaux des ovocytes à l'extrémité de la corne	0,006 à 0,008 mm.
Diamètre des noyaux près de l'oviducte.....	0,016 mm.

Ainsi la longueur de l'ovaire est devenue chez l'adulte trois ou quatre fois ce qu'elle était chez les jeunes qui n'ont pas produit de cocons.

Formation des cocons. — WAHL (1906) n'a pas observé la formation des cocons chez *Parav. scrobiculariæ*. Ces cocons il les nomme «Embryonalkammern» et il les considère comme formés aux dépens du mésenchyme.

Chez *Parav. cardii*, comme dans l'espèce précédente, il n'existe ni utérus, ni cavité d'aucune sorte au point de jonction du lécithogène, de l'ovaire et de l'oviducte.

Quand le cocon commence à se former, il se produit un afflux de cellules vitellines autour des ovules mûrs qui ne sont pas encore complètement détachés de l'ovaire, afflux qui distend la membrane propre de l'ovaire et refoule le tissu conjonctif latéralement, c'est-à-dire du côté où la résistance est moindre. Il se forme ainsi une hernie qui s'accroît davantage à mesure que le nombre des cellules lécithofères augmente autour des ovules mûrs (fig. 23 à 25).

On observe à ce moment des spermatozoïdes dans la partie de l'oviducte voisine de l'ovaire (fig. 23 et 24), tandis que

l'atrium femelle et une partie de l'oviducte contient un cylindre d'une substance amorphe, transparente, coagulée par les réactifs (fig. 35). Cette substance, qui ne peut être que le produit de sécrétion des glandes coquillières, adhère par places à la paroi de l'atrium comme si elle était glutineuse, elle se colore par le vert lumière et les couleurs d'aniline et contient quelques petits grains fortement colorés par l'hémalun. Même quand elle est durcie et qu'elle forme la coque du cocon, cette matière est encore colorable quoique avec une intensité moindre, elle adhère au tissu conjonctif environnant et se laisse couper sans se recroqueviller.

Les cellules ovariennes étant disposées sur deux à quatre rangs au niveau de l'oviducte, on comprend que celles qui se trouvent à maturité au moment de la formation d'un cocon puissent faire partie de ce dernier. Il n'y a ordinairement que deux œufs par cocon mais, comme nous l'avons vu déjà, les cocons à trois et quatre embryons ne sont pas rares et quand l'activité ovarienne se ralentit ou commence on n'observe plus qu'un seul œuf dans le cocon.

Il est assez rare que deux cocons se forment simultanément. Le plus souvent il n'y a production que d'un seul cocon à la fois, alternativement à droite et à gauche.

L'ensemble des cellules lécithofères et des cellules ovariennes qui constitue un cocon est rendu indépendant par rupture de la membrane propre de l'ovaire qui est en continuité avec celle du lécithogène. Le nouveau cocon refoulé en arrière dans le tissu conjonctif chasse derrière lui le cocon précédemment formé du même côté. Ainsi s'explique la disposition des cocons décrite plus haut.

Il n'est pas douteux que des spermatozoïdes soient entraînés avec les ovules. Nous verrons en effet que l'œuf présente deux pronuclei ; en outre, on observe parfois dans la masse nutritive des grains de chromatine qui doivent être des spermatozoïdes inutilisés.

Quant au produit de la sécrétion des glandes coquillières

qu'on observe dans l'atrium femelle et l'oviducte, il doit, peut-être par la contraction du corps, être chassé en arrière et s'infiltrer entre la masse cellulaire du cocon et la membrane propre dilatée de l'ovaire. Il ne se durcit qu'après que le cocon est expulsé dans le tissu conjonctif.

Dans le cocon récemment formé, quelques cellules lécithofères présentent encore leur membrane d'enveloppe, mais la plupart l'ont perdue au moment de la formation du cocon (fig. 24) et par leur fusion forment une masse ectolécithique à noyaux épars et à granulations chromatoides très nombreuses.

IV. EMBRYOGÉNIE

1. HISTORIQUE

L'embryogénie des Rhabdocœles n'a pas été l'objet de nombreux mémoires. En 1879, j'ai publié le résultat de mes observations faites sur des œufs d'hiver à coque dure. En opérant sur le vivant et avec un matériel aussi difficile à étudier, je ne pouvais arriver qu'à des résultats tout à fait insuffisants. En 1892 je suis revenu un peu sur cette question en me plaçant à un point de vue spécial. Dans le Mémoire que j'ai publié à cette époque, tout ce que j'ai écrit relativement aux Rhabdocœles avait pour point de départ mes études sur l'embryogénie des Triclades (1887). Les ressemblances que j'avais observées dans le développement de ces deux groupes m'autorisaient à comparer leur morphogénie.

Le seul travail important et vraiment remarquable se rapportant à l'embryogénie des Rhabdocœles est celui de E. BRESSLAU (1899 et 1904). Cet auteur, en choisissant comme matériel d'étude les œufs d'été à coque molle, a pu employer la méthode des coupes qui seule peut donner des résultats précis. Il a étudié le développement de quatre espèces de Mésostomides, les *Mesostomum Ehrenbergi*, *productum* et *lingua* et le

Bothromesostomum personatum. BRESSLAU a étudié en outre le développement d'un Alloicœle, le *Plagiostomum Girardi*.

J'aurai l'occasion dans le cours de ce chapitre de citer bien des fois le travail de BRESSLAU. Aussi n'en ferai-je pas ici une analyse détaillée qui trouvera sa place à mesure que j'aurai à comparer ses observations avec les miennes. Je me bornerai à dire que les résultats auxquels je suis arrivé concordent, dans leur ensemble, avec ceux qu'il a obtenus et que de tous les types observés par lui, c'est avec *M. Ehrenbergi* que *Par. cardii* présente le plus de ressemblances au point de vue du développement.

CAULLERY et MESNIL (1903) ont aussi apporté leur part de contributions à la connaissance de l'embryogénie des Rhabdocœles dans leur travail sur *Fecampia*. Ils donnent des coupes intéressantes de cocons et d'embryons qui montrent bien que les phénomènes embryogéniques sont essentiellement les mêmes chez *Fecampia* et *Parav. cardii*. J'aurai l'occasion dans le cours de ce chapitre de citer le travail de CAULLERY et MESNIL et de montrer que certaines de leurs figures doivent recevoir une interprétation différente de celle que donnent ces auteurs.

J'aurai aussi à comparer certains phénomènes du développement des Rhabdocœles, des Triclades et des Trématodes, mais je ne m'arrêterai pas à établir des rapprochements entre l'évolution de ces œufs ectolécithes et celle des œufs des Polyclades et des Acœles. Ces derniers, au point de vue embryologique, sont plus voisins des Polyclades que des Rhabdocœles auxquels les rattachent les auteurs ; le développement épibolique de leurs œufs est bien différent du développement des œufs ectolécithes.

Il est bon de remarquer que *Parav. cardii* n'est pas sensiblement dégradé par le parasitisme et que par suite son mode de développement ne doit pas s'éloigner beaucoup du processus des espèces libres. C'est d'ailleurs ce que démontrera son embryogénie comparée à celle des Mésostomides.

2. ECTOLÉCITHE

Déjà pendant la formation du cocon, la plupart des cellules lécithofères (fig. 24) avaient perdu leur membrane d'enveloppe. Quelques-unes d'entre elles, plus particulièrement celles qui occupent le centre du cocon, ne diffluent que plus tard, au moment de la maturation de l'œuf ou des premières segmentations, mais elles ne tardent pas à présenter des contours de moins en moins nets, et bientôt l'ectolécithe n'est plus constitué que par une masse granuleuse se colorant comme le protoplasme et tenant en suspension les noyaux et les granulations ergatoplasmiques des cellules lécithofères fusionnées.

Ici comme chez les Triclades, le nombre des cellules vitellines qui entrent dans la composition d'un cocon est variable. En comptant les noyaux vitellins dans toutes les coupes d'un même cocon, j'ai trouvé que leur nombre est de 90 à 187.

Il varie par conséquent dans de larges proportions non seulement d'un individu à un autre, mais aussi dans les divers cocons d'un même individu ; on peut admettre qu'il est en moyenne d'une centaine par cocon.

Les noyaux du lécithe ne sont guère plus nombreux dans les cocons qui contiennent trois œufs que dans ceux qui n'en renferment que deux.

Dans les stades à segmentation avancée, le nombre des noyaux vitellins peut tomber à 57, mais ce chiffre ne tarde pas à se relever vers la fin des segmentations et au moment de la formation des balles vitellines, par suite de la division amitotique des noyaux vitellins qui n'ont pas dégénéré.

Le nombre des cellules vitellines d'un cocon a nécessairement une influence sur les dimensions de ce dernier dont le diamètre est ordinairement de 0,080 mm. mais peut varier de 0,075 mm. à 0,110 mm.

Les cocons sont sphériques ou plus ou moins ovoïdes. Lorsqu'on les examine sur le vivant, la masse vitelline paraît

opaque tandis que les œufs sont transparents (fig. 111). On remarque en outre que les œufs sont entièrement entourés par le lécithe, mais gagnent peu à peu les deux pôles opposés du cocon à mesure que la segmentation avance (fig. 112 et 113). Quand l'épiderme commence à se former et que ce qui reste du lécithe présente la forme de balles transparentes (fig. 114), on remarque que ces dernières sont symétriquement situées de chaque côté du plan équatorial du cocon, qui est le plan de séparation des deux embryons. Les balles vitellines occupent la face dorsale du futur embryon. Quand un cocon contient trois œufs, ceux-ci occupent les sommets d'un triangle, quand il en contient quatre ils occupent les sommets d'un tétraèdre ou sont disposés en croix.

Les transformations que subit l'ectolécithe dans le cours du développement portent sur les noyaux vitellins et sur la masse granuleuse.

Les granulations ergatoplasmiques deviennent de moins en moins nombreuses à mesure que la segmentation avance. Pendant la période de maturation de l'œuf et des premières segmentations, on les observe souvent au nombre de trois ou quatre entourées d'une auréole éosinophile (fig. 50), et souvent réunies l'une à l'autre par un filament très fin qui se colore comme les grains eux-mêmes. Ce sont sans doute des restes des chondromites des cellules lécithofères. Vers la fin de la segmentation, les grains d'ergatoplasme deviennent rares dans le lécithe et ils disparaissent complètement au moment de la formation de l'épiderme.

Quant au protoplasme qui forme la plus grande masse de l'ectolécithe, il est d'abord compact, homogène. A mesure que les blastomènes se multiplient, il devient de plus en plus lacuneux jusqu'au moment de la formation des balles vitellines dont il sera question plus loin.

Suivons maintenant les noyaux vitellins. Au début, ceux-ci sont irrégulièrement répartis dans toute la masse vitelline ; à mesure que la segmentation avance, la plupart gagnent la

périphérie du cocon, tandis que quelques-uns restent dans la bande centrale du lécithe qui sépare les deux œufs.

Nous avons vu plus haut que les noyaux vitellins, au moment de la formation du cocon, présentent pour la plupart une concentration de la chromatine accompagnée de déformations de la membrane du noyau qui semblent indiquer que ce dernier s'est contracté et a perdu une partie du suc nucléaire. Cet état du noyau persiste pendant la segmentation de l'œuf et même s'exagère pour quelques-uns. On voit dans les coupes que le noyau s'est aplati et a pris la forme d'un disque à contour plus ou moins crispé, disque souvent courbé et présentant en section la forme d'un croissant, souvent aussi tordu (fig. 49) et pouvant présenter en section la forme d'un S. Dans cet état, les noyaux vitellins semblent bien être en voie de régression et la diminution de leur nombre aux stades de segmentation avancée indique qu'en effet un certain nombre de ces noyaux sont détruits. Leur contenu consistant uniquement en fines granulations de chromatine, on peut supposer que ces noyaux vitellins subissent une nécrobiose granuleuse et qu'après la destruction de la membrane nucléaire ces granulations se confondent avec celles de l'ergatoplasme du lécithe.

Cependant la plupart des noyaux vitellins subissent des transformations qui leur permettent de jouer un rôle actif dans les phénomènes embryogéniques.

Quand la segmentation touche à sa fin, et que les blastomères forment dans le cocon deux amas superficiels occupant les deux pôles opposés, alors les noyaux semblent se rajeunir. La membrane nucléaire se régularise et redevient sphérique ; le nucléole disparaît et la chromatine se dispose suivant un spirème lâche ou serré. Plusieurs de ces noyaux (fig. 48) présentent une forme étranglée qui indique une division directe. Cette multiplication doit d'ailleurs être admise car le nombre de ces noyaux augmente manifestement aux stades suivants. Puis un nucléole réapparaît au centre du noyau et la chromatine se dispose en un réseau superficiel. Le noyau reprend par

conséquent la structure et les dimensions qu'il avait dans la cellule lécithofère jeune et qu'il gardera soit qu'il émigre à la périphérie pour former l'épiderme, soit qu'il forme une cellule intestinale après s'être entouré d'une certaine quantité de cytoplasme empruntée à la masse lécithique.

Il est à noter que tous les noyaux vitellins ne se transforment pas en même temps, de sorte que les différentes phases par lesquelles il passe peuvent se rencontrer aux divers stades de la segmentation (fig. 47).

C'est un fait bien intéressant au double point de vue embryologique et cytologique que cette évolution des noyaux vitellins. C'est aussi une question sur laquelle nous n'avons que des indications imprécises et contradictoires.

METSCHNIKOFF (1883) est enclin à admettre que chez *Planaria polychroa*, les cellules vitellines avalées par l'embryon se transforment directement et entièrement en éléments endodermiques ; toutefois il n'est pas sans avoir quelque doute sur ce point. Quant aux noyaux des cellules vitellines qui, en se fusionnant, ont formé la masse syncytiale de l'embryon, il ne les a pas suivis dans leur transformation et il ne dit pas ce qu'ils deviennent.

JIJIMA (1884) réfute avec raison la manière de voir de METSCHNIKOFF relative à l'origine des cellules de l'intestin. Pour cet auteur, la masse syncytiale résulte, non pas de la fusion des cellules vitellines, mais bien de la diffluence d'un certain nombre de blastomères. Quant aux cellules vitellines, il les considère comme perdant absolument leur individualité et se transformant en masses irrégulières dans lesquelles les noyaux ne laissent aucune trace.

Dans mon Mémoire sur l'embryogénie des Dendrocœles d'eau douce (1887), j'ai montré que le syncytium de l'embryon est constitué par la fusion d'un certain nombre de cellules vitellines comme l'avait vu METSCHNIKOFF, et j'ai signalé et figuré la condensation des noyaux vitellins en masses irrégulières, parfois étranglées en forme de biscuit et pouvant donner l'im-

pression d'un noyau en division. J'ai montré qu'aux stades de la segmentation le volume de ces noyaux déformés n'est plus que le tiers de celui qu'ils avaient dans les cellules vitellines et que, dans les embryons à l'éclosion, ces noyaux sont très rares et en tout cas excessivement réduits. Aussi ai-je conclu que ces noyaux sont en dégénérescence, qu'ils ne prennent aucune part directe dans la constitution des tissus de l'embryon et qu'ils sont peut-être le point de départ de la formation des grains de chromatine libres qu'on rencontre dans le réticulum conjonctif de l'adulte, ou bien qu'ils disparaissent.

MATTIESEN (1903 et 1904) semble partager ma manière de voir, car il dit que l'ectoderme, le mésoderme et l'endoderme dérivent des blastomères, ce qui implique l'idée que les noyaux vitellins ne prennent pas part à la formation des tissus. Cependant MATTIESEN ajoute que les noyaux vitellins du syncytium de l'embryon se multiplient par amitose et que, même après que la sphère syncytiale s'est couverte d'une mince membrane ectodermique et que par suite l'adjonction de nouvelles cellules vitellines est impossible, le nombre des noyaux vitellins continue encore à s'accroître, ce qui ne peut s'expliquer que par une continuation de la multiplication par des divisions amitotiques qu'il a d'ailleurs fréquemment rencontrées. Il dit aussi que beaucoup de ces noyaux dégèrent et tombent en ruine. Malheureusement MATTIESEN ne dit pas ce que deviennent ceux de ces noyaux qui ne dégèrent pas.

On voit par ce résumé que la plus grande incertitude règne actuellement au sujet de la destinée des noyaux vitellins qui, chez les Triclades, contribuent à la formation du syncytium de l'embryon.

Chez les Rhabdocœles, nous avons des renseignements plus précis grâce à BRESSLAU (1904) qui a montré chez *Mes. Ehrenbergi* la dislocation très précoce dès le stade 3 ou 4, de la masse vitelline en deux parties : une qui se dispose à la périphérie du cocon pour former la membrane d'enveloppe cellulaire qui correspond, comme nous le verrons, à un épi-

derme primaire, l'autre qui constitue les grosses cellules vacuolaires dorsales, lesquelles correspondent à ce que je désigne, chez *Paravortex*, sous le nom d'intestin primaire. Mais il existe une différence importante entre ces formations chez *Mes. Ehrenbergi* et chez *P. cardii*, car tandis que, chez le premier, la membrane d'enveloppe et les cellules à vacuoles sont des formations temporaires qui ne participent pas à la construction proprement dite de l'embryon, chez *Parav. cardii* au contraire l'épiderme primaire et les cellules de l'intestin primaire passent à l'adulte. Pour BRESSLAU les cellules vitellines, ou ovules avortés, servent de nourriture à l'œuf tout en lui prêtant une assistance purement physiologique, et c'est en effet la seule conception qu'il pouvait avoir de leur rôle d'après les types qu'il a étudiés. Chez *Paravortex* cette assistance, physiologique au début, devient finalement tout à fait effective.

CAULLERY et MESNIL (1903) disent simplement ceci sur la question qui nous occupe : « Les cellules vitellogènes sont peu à peu entrées en régression. Leurs parois deviennent moins nettes. Dans leurs noyaux, la vacuole centrale grandit et le nucléole perd de sa netteté. Quand enfin l'embryon forme une enveloppe périphérique complète, le vitellogène constitue une masse interne à peu près indivise et où apparaît seulement de place en place le reste irrégulier et de moins en moins net d'un noyau ».

Tel était l'état de la question. Il semble vraiment qu'aucun auteur n'ait osé s'arrêter à l'idée d'une utilisation possible des noyaux vitellins comme noyaux des tissus de l'embryon en voie de développement. MATTIESEN lui-même qui a constaté la multiplication de ces noyaux, ne semble pas s'être demandé quel rôle ils sont appelés à jouer. L'idée qui paraît admise tacitement par tous, c'est que la seule différence qu'il y a entre un œuf ectolécithe et l'œuf de l'Hydre par exemple, consiste en ce que le premier n'absorbe ses cellules nutritives que peu à peu, au fur et à mesure des besoins, tandis que le second se gorge par phagocytose et avant tout développement de nombreuses cellules nutritives appelées pseudocelles. Cette

idée est certainement exacte dans son ensemble, car d'un côté comme de l'autre, le cytoplasme et les matières élaborées par les cellules nutritives constituent des matériaux de construction. Mais il y a la question de la chromatine des cellules nutritives qui a été à peine abordée.

METSCHNIKOFF, en considérant les cellules vitellines comme formant les cellules intestinales de l'embryon, a certainement commis une erreur, mais il est en somme le seul auteur qui ait admis la possibilité du passage de la chromatine des éléments vitellins dans les tissus de l'embryon. C'était de la part de cet embryologiste éminent une idée hardie parce que en désaccord avec les notions embryogéniques courantes. On est habitué en effet à considérer la chromatine des noyaux de tous les tissus comme dérivant du premier fuseau de division, c'est-à-dire des deux pronuclei. La participation anormale de la chromatine d'éléments étrangers à l'œuf dans la construction de l'embryon, METSCHNIKOFF la ramène à un phénomène de cœnogénèse, ce qui d'ailleurs n'explique rien.

Au point de vue cytologique, il est intéressant de voir un noyau qui a fourni un travail important en présidant à l'élaboration des mitochondres et d'un cytoplasme abondant, reprendre une vie nouvelle après une période de repos, pour présider à de nouvelles fonctions tout à fait différentes de celles auxquelles il a présidé précédemment. C'est là un fait assez rare pour mériter d'être signalé. A la vérité les cellules vitellines, au point de vue physiologique et cytologique, sont des cellules holocrines et comme telles, si elles ne meurent pas nécessairement après l'élimination de leur produit de sécrétion, elles doivent se régénérer *ad integrum*, mais pour continuer à jouer le même rôle que précédemment. Cependant on connaît des cellules bipolaires pouvant, comme la cellule hépatique, élaborer simultanément une double sécrétion et, d'après les remarquables travaux de LAGUESSE (1906), le noyau de la cellule pancréatique peut tour à tour faire partie d'une cellule exocrine et d'une cellule endocrine. D'autre part, les expé-

riences classiques d'YVES DELAGE sur la mérogonie ont mis en évidence ce fait qu'un noyau peut très bien s'accommoder d'un cytoplasme provenant d'un fragment d'œuf anucléé. Dans le premier cas, le noyau ne cesse pas d'appartenir à une cellule glandulaire bien que celle-ci remplisse des fonctions différentes. Dans le second cas il s'agit d'un noyau spermatique et d'un ooplasme. Il est évident d'ailleurs que les noyaux vitellins des œufs ectolécithes n'ont rien de commun avec les noyaux vitellins ou mérocytes des œufs des Vertébrés et des Arthropodes. L'évolution des noyaux vitellins de *Parav. cardii* nous montre donc un cas nouveau : un ancien noyau glandulaire devenant un noyau de cellule de revêtement.

Ces quelques indications suffisent pour montrer tout l'intérêt que présente l'histoire des noyaux vitellins au double point de vue de l'embryologie générale et de la cytologie.

3. MATURATION DE L'ŒUF ET FÉCONDATION

Les phénomènes de la maturation doivent se dérouler très rapidement si j'en juge par le petit nombre des ovules à ce stade rencontrés dans mes coupes. Bien que mes observations sur ce point soient loin d'être aussi complètes que je l'aurais désiré, j'hésite d'autant moins à les publier qu'elles complètent et précisent les recherches de BRESSLAU sur *Mes. Ehrenbergi*. BRESSLAU a vu sur le vivant la pénétration du spermatozoïde dans l'ovule et son enroulement autour du noyau, puis son éloignement au pôle opposé au noyau. Il a observé également, mais sans voir la sphère, l'excavation du noyau ; il a vu le premier globule polaire et le deuxième fuseau de maturation formé de dix chromosomes dont cinq vont au deuxième globule polaire. BRESSLAU a vu aussi le pronucléus mâle, au moins au commencement de sa formation, il a observé la cinèse des blastomères et la forme lobulée du noyau.

Nos connaissances sont plus étendues, plus poussées, en ce qui concerne les Triclades et les Trématodes.

MATTIESEN (1903) a décrit les phénomènes de la maturation chez les Triclades, HALKIN (1901) et GOLDSCHMIDT (1902) les ont décrits chez les Trématodes, deux groupes évidemment voisins de celui des Rhabdocœles.

MATTIESEN a montré que l'œuf ovarien mûr est au stade du premier fuseau de direction et qu'arrivé dans l'atrium génital, il présente des chromosomes formant huit doubles V dont quatre seront expulsés lors de la première division de maturation. Chez *Polystomum integerrimum* l'œuf récemment pondu possède un noyau vésiculeux pourvu d'un gros nucléole et de grains de chromatine irréguliers disséminés sur un réseau de linine. Il en est de même chez *Mesostomum* et *Parav. cardii* et nous verrons par la suite que l'embryogénie de ce dernier Rhabdocœle, sous plus d'un rapport, se rapproche au moins autant du développement des Trématodes que de celui des Triclades.

L'ovule de *Parav. cardii*, au moment de l'encapsulement (fig. 25), est un ovocyte de premier ordre d'un diamètre de 0,038 mm. à 0,040 mm. et dont la structure est la même que celle de l'ovule ovarien. La vésicule germinative ovoïde, entourée d'une fine membrane, comprend de petites mais nombreuses granulations chromatiques sur le fin réseau de linine à mailles irrégulières. La tache germinative volumineuse, réfringente, centrale et fortement colorée, présente à l'intérieur un globule réfringent qui semble être une vacuole. L'ooplasme homogène et alécithe présente seulement sur les préparations faites selon la méthode d'Heidenhain quelques rares granulations chromatoïdes.

J'ai observé un cocon tout récemment revêtu de sa coque dans lequel les ovules n'ont encore subi aucune modification mais présentent déjà, en un point assez éloigné du noyau qui est devenu nettement excentrique, un spermatozoïde sous la forme d'un grain allongé entouré d'un halo. Quelques autres grains semblables mais sphériques et sans halo se trouvent entre les cellules lécithofères encore entières et représentent

probablement des spermatozoïdes non utilisés. A ce stade, il n'y a pas encore trace de la sphère.

Dans une phase qui suit de près la précédente (fig. 46), l'ooplasme paraît subir une contraction ; son diamètre n'est plus que de 0,036 mm. Le noyau ovulaire périphérique présente encore un gros nucléole excentrique, un peu déformé, et un fin réseau ; il est nettement incurvé, le bord concave étant tourné vers les deux sphères. Celles-ci déjà éloignées l'une de l'autre, présentent des radiations et un corpuscule central qui affecte dans l'une la forme d'un bâtonnet plié en V, et dans l'autre la forme d'une tête de flèche ou d'un bâtonnet plié en double V. A la périphérie de l'ovule et dans un autre plan que celui du noyau et des sphères s'observe le spermatozoïde qui est encore sous la forme d'un grain allongé entouré d'un halo.

Cette phase de la maturation est tout à fait comparable à celle que HALKIN et GOLDSCHMIDT ont décrite et figurée chez *Polystomum integerrimum*. HALKIN attribue le refoulement de la paroi de la vésicule à l'extension des radiations de la sphère que GOLDSCHMIDT a observée à un stade où elle est encore logée dans la cavité du noyau. D'après MATTIESEN, chez les Triclares, c'est également dans l'encoche du noyau en forme d'écuelle que se produit le centrosome allongé et extraordinairement fin auquel l'auteur attribue une origine extranucléaire.

Je n'ai pas observé le premier fuseau de maturation, mais j'ai pu suivre toutes les phases du deuxième fuseau.

Dans un cocon renfermant trois ovules au stade du premier globule polaire, celui-ci mesure 0,004 mm. ; un de ses hémisphères, celui qui est opposé à l'ovule, est fortement coloré par suite de l'accumulation en ce point d'un certain nombre de caryomérites que je n'ai pas pu compter. Il doit y en avoir huit d'après la préparation représentée dans la figure 56. Deux de ces globules sont encore logés dans la même vacuole que l'ovule (fig. 50) et devaient par conséquent être encore adjacents à l'ovule avant l'intervention des réactifs ; l'autre s'est

déjà légèrement éloigné de l'ovule qui l'avait engendré et est logé dans le lécithe (fig. 55).

Ces ovules sont évidemment au stade de la préparation du deuxième fuseau de maturation. L'ovule dont le globule polaire est logé dans la même vacuole que lui (fig. 50) est à un stade précédant celui de la figure 55.

La figure 50 est une reconstitution d'après huit coupes successives de 0,004 mm. Sur ces huit coupes, deux seulement intéressent la chromatine de l'ovule et une le spermatozoïde. A cette phase du deuxième fuseau de maturation, la chromatine ovulaire est distribuée en six caryomérites inégaux, disposés par paires et un caryomérite allongé, plus gros que les autres et paraissant formé par deux caryomérites, de sorte qu'on peut considérer le noyau comme étant composé de huit caryomérites. Ces éléments sont entourés de halos clairs et sont dispersés assez exactement à égale distance des deux centres de radiations, à l'équateur de l'ovule. Le spermatozoïde périphérique se présente sous la forme d'un bâtonnet dans un halo et, dans son voisinage, s'observe à la surface de l'ovule, un croissant granuleux comparable à celui décrit par HALKIN chez *Polystomum*.

Les figures 51 à 54 sont la reproduction de quatre coupes d'un ovule que je considère comme à peu près au même stade que le précédent. Le noyau ovulaire comprend huit caryomérites disposés quatre par quatre sur deux plans (fig. 52 et 53). La figure 53 intéresse aussi le spermatozoïde qui commence à se transformer en pronucléus mâle. Le bâtonnet du stade précédent est devenu branchu, la chromatine semble en voie de désagrégation dans son halo. La coupe 52 montre une partie du halo du pronucléus mâle avec deux petits grains de chromatine.

La figure 55 est une superposition de deux coupes successives intéressant la totalité de la chromatine ovulaire, mais ne passant pas par le spermatozoïde. Les caryomérites, qui sont disposés par paires dans la figure 50, forment maintenant quatre groupes binaires dont deux occupent encore sensiblement l'équateur de l'ovule, tandis que les deux autres semblent se diriger vers

le pôle formateur. Les sphères sont très nettes, particulièrement celle qui est opposée au globulaire polaire et qui présente un halo clair; les radiations s'étendent sur une grande partie de l'ovule.

La figure 56 est une superposition de deux coupes montrant quatre chromosomes au centre du deuxième fuseau de maturation. Le pronucléus mâle qui est en dehors de la sphère d'action de ce fuseau s'est encore accru. Il a maintenant la forme d'une vésicule dans laquelle on observe quelques grains inégaux qui semblent répandus sur une trame que l'hématoxyline au fer colore très légèrement. Le deuxième globule polaire va se former à côté du premier.

En effet la phase représentée dans la figure 74 montre les deux globules polaires plongés dans le lécithe et voisins l'un de l'autre. L'un de ces globules polaires présente un amas confus de petits grains de chromatine; c'est le premier globule polaire. L'autre présente quatre caryomérites disposés en arc de cercle à concavité tournée vers l'œuf et se trouve en regard du noyau ovulaire; c'est le deuxième globule polaire. Le noyau ovulaire n'est plus composé que de deux chromosomes en forme de V, entourés d'un halo. Les radiations du deuxième fuseau de maturation n'existent plus. Les quatre caryomérites du deuxième globule polaire résultent évidemment de la disjonction des deux chromosomes qui ont été expulsés. Les deux chromosomes du noyau ovulaire vont d'ailleurs subir un sort analogue.

A ce même stade, le pronocleus mâle (fig. 74) présente la disposition décrite par HALKIN et GOLDSCHMIDT chez les Trématodes et que MATTIESEN a vue aussi chez les Triclades. C'est en effet un noyau lobulé présentant des grains de grosseur variable et se colorant bien. A côté se trouve une sphère avec radiations et contenant deux corpuscules centraux en forme de bâtonnets courts et grêles. Cette sphère est tellement éloignée du noyau ovulaire que son origine maternelle doit être écartée. Il est possible qu'elle ait une origine paternelle comme l'admettent HALKIN pour *Polystomum*, MATTIESEN pour les

Triclades et d'autres auteurs encore pour des animaux plus éloignés de celui qui fait l'objet de cette étude.

La figure 75 est une superposition de deux coupes successives montrant les deux pronuclei lobulés. Leur structure est essentiellement la même. Des grains de chromatine et des traînées s'observent dans les lobules. Ces pronuclei présentent le même aspect que ceux du *Polystomum*, mais les grains de chromatine sont beaucoup plus petits ; il ne m'a pas été possible de les compter. Le grand pronucleus est vraisemblablement le mâle, et le petit le pronucleus femelle. En effet on voit, dans le haut de la figure, la première coupe du second œuf du cocon montrant l'écartement des deux corpuscules centraux dans la sphère étranglée et les radiations de celle-ci. Or cette sphère est voisine du pronucleus mâle qui se rencontre dans les coupes suivantes tandis que le petit pronucleus, supposé femelle, est notablement éloigné comme dans la figure 74, dans laquelle le seul pronucleus, voisin de la sphère, est le pronucleus mâle sans contestation possible. C'est la comparaison de ces deux figures 74 et 75 qui me fait considérer le grand noyau lobulé comme étant le pronucleus mâle.

Chez *Fecampia*, d'après les dessins donnés par CAULLERY et MESNIL (fig. 45), les pronuclei paraissent avoir une structure assez semblable à celle des pronuclei de *Parav. cardii*. Ce sont, disent ces auteurs, « deux noyaux vésiculeux de taille sensiblement égale et d'aspects identiques, intimement accolés l'un à l'autre ».

Je n'ai pas observé la coalescence des deux pronuclei, ni le premier fuseau de division.

En résumé, les phases de la maturation de l'œuf que j'ai observées sont les suivantes :

Le noyau ovulaire, qui présente encore un gros nucléole dans lequel se trouve condensée la presque totalité de la chromatine, devient périphérique et présente une face concave orientée vers les sphères. Chaque sphère contient un corpuscule central en forme de bâtonnet très grêle et coudé. Le spermatozoïde

sous forme d'un grain allongé se trouve à la périphérie de l'ovule.

Après l'émission du premier globule polaire qui contient huit caryomérites, le noyau ovulaire affecte une disposition qui rappelle la forme lobulée que nous constaterons dans la cytodièrese des blastomères ; il contient huit caryomérites. Ce noyau se trouve à l'équateur de l'ovule, à égale distance des deux sphères. Le spermatozoïde présente alors la forme d'un bâtonnet dans un halo.

Au stade suivant, on retrouve les huit caryomérites au centre de l'ovule. Le pronucleus mâle commence à se former ; son halo s'est accru et le bâtonnet de chromatine prend un aspect dendritique, prélude de sa désagrégation.

Puis les huit caryomérites se disposent en quatre groupes binaires et chacun de ces groupes engendre un chromosome en lacet. Pendant ce temps, le pronucleus mâle a pris la forme d'une vésicule dans laquelle la chromatine est répartie en grains inégaux.

Le second globule polaire est formé par deux des chromosomes du deuxième fuseau de maturation ; chacun de ces chromosomes ne tarde pas à se dissocier en ses deux caryomérites composants. Il reste dans l'ovule deux chromosomes qui vont former le pronucleus femelle. Le pronucleus mâle à ce stade est déjà sous sa forme lobulée définitive et, tandis que les radiations du deuxième fuseau de maturation ont disparu, il s'est formé tout près du pronucleus mâle une sphère contenant deux centrosomes en forme de bâtonnets très grêles et non coudés.

Enfin le pronucleus femelle prend une forme lobulée tout à fait analogue à celle du pronucleus mâle dont il ne se distingue que par ses dimensions plus petites. La sphère s'étrangle et se divise.

Avant de comparer les stades que je viens de décrire avec les stades correspondants chez les Triclades et les Trématodes je crois utile de faire connaître les phénomènes de la division mitosique des blastomères.

4. CYTODIÉRÈSE

Des cinèses nombreuses se rencontrent dans le cours de la multiplication des blastomères. Les faibles dimensions de ces derniers rend parfois difficile l'analyse de ses éléments chromatiques qui fort heureusement sont peu nombreux au moment de la mitose.

Quand la plaque équatoriale est définitivement constituée, les chromosomes en forme de V ou d'U sont au nombre de quatre avec leurs sommets dirigés vers le centre de l'œuf (fig. 57 à 60). Ces chromosomes ont parfois un aspect variqueux (fig. 57 et 58). Ils se divisent longitudinalement (fig. 61 et 61a), puis commence l'anaphase.

Au début de la formation des noyaux-filles, on retrouve aux deux pôles du blastomère quatre chromosomes en forme de V mais raccourcis (fig. 62) et vers la fin de l'anaphase, on n'observe plus que quatre grains arrondis (fig. 63) contenus en totalité ou en partie seulement dans un espace clair vésiculaire. La division en deux du cytoplasme ne s'opère qu'après ce stade. La séparation des deux cellules étant opérée, on observe encore les quatre grains de chromatine disposés en croix à l'intérieur d'une vésicule (fig. 64).

Les quatre grains ne tardent pas à se réunir. Dans certains blastomères la disposition cruciforme est encore visible, dans d'autres la chromatine s'est rassemblée en une masse à contour irrégulier et fréquemment j'ai observé la fusion complète en un seul gros globule toujours entouré de sa vésicule pâle (fig. 65).

Dans la phase que je considère comme succédant à la précédente, la vésicule agrandie et déjà moins régulière de contour présente un fin réseau de trabécules et contient tantôt encore un seul globule de chromatine, tantôt soit adjacent à ce dernier, soit légèrement éloigné de lui, un autre globule de plus petite taille (fig. 66).

La phase que je viens de décrire est le prélude de la forme

lobulée du noyau. Celle-ci (fig. 67 à 70) est caractérisée par une sorte d'émiettement de la chromatine en un certain nombre de grains de dimension variable dont un généralement plus gros et surtout par la forme irrégulière, lobuleuse, que prend la membrane nucléaire. Dans les macromères des premières segmentations (fig. 71) où le noyau lobulé prend une grande extension et des formes essentiellement variables, on a l'impression, quand on considère ses appendices parfois digités et rayonnants qui s'étendent dans le cytoplasme, que ce noyau doit être amœboïde.

La phase du noyau lobulé se rencontre fréquemment dans les coupes de cocons aux stades de la segmentation. Une autre forme du noyau qui est au moins aussi fréquente que la précédente est celle du noyau au repos. Celui-ci est sphérique ou ovoïde, avec un réseau superficiel présentant sur ses nœuds des renflements de dimension variable et parfois un petit nucléole (fig. 72).

Le noyau lobulé s'observe surtout dans les stades peu avancés de la segmentation, alors que la plupart des blastomères sont en mitose ; il ne se rencontre plus quand les blastomères sont au nombre de 150 à 200. Le noyau au repos au contraire est relativement rare au début de la segmentation et devient vraiment la figure dominante à partir des stades à une centaine de blastomères. En outre on remarque qu'en général, dans les stades à 60 ou 70 blastomères, ce sont les gros blastomères qui ont un noyau lobulé tandis que le noyau au repos se trouve surtout dans les micromères. D'autre part, la dimension des noyaux de ces derniers, même dans les stades à 150 à 200 blastomères, est encore plus que double de la dimension des noyaux embryonnaires définitifs, de sorte qu'on ne peut pas considérer ces noyaux comme ayant épuisé la série de leurs divisions.

Revenons au noyau lobulé, nous nous occuperons ensuite des noyaux au repos.

La figure 73 montre la destruction de la membrane d'un noyau lobulé dont une partie est encore visible dans le bas

de la figure, et la mise en liberté dans le cytoplasme des grains de chromatine qui sont ici au nombre de dix. Il est à remarquer que le blastomère à ce stade ne présente déjà plus la forme polyédrique ou sphérique qu'il avait pendant la phase précédente, il est allongé comme les blastomères pendant la métaphase et l'anaphase. C'est la prophase qui commence.

Les blastomères des figures 80 et 80a ne présentent encore qu'un seul centre de radiations. Dans l'un la chromatine est fortement condensée, dans l'autre on peut compter huit caryomérites indépendants. Dans la figure 81, il n'existe encore également qu'un seul centre de radiations, et les caryomérites forment quatre groupes binaires dont les axes sont sensiblement orientés vers la sphère. On observe en outre dans le cytoplasme deux petits grains supplémentaires de chromatine. Dans certains blastomères au même stade, je n'en ai observé qu'un seul de dimension plus grande au lieu de deux ; d'autres blastomères n'en présentaient pas du tout. Ces granules fortement colorés m'ont semblé gagner la périphérie de la cellule et je suppose qu'ils sont finalement rejetés au dehors. On observe en effet de semblables granules isolés entre les blastomères. Comme leur nombre n'est jamais très élevé, je suppose qu'ils ne doivent pas tarder à disparaître après leur mise en liberté ou se perdre dans le lécite. De semblables éliminations ont été signalées par MATTIESEN chez les Triclades ; elles semblent exister également chez les Trématodes. SCHAUINSLAND (1883) représente en effet dans la figure 22 (pl. I), entre les blastomères de *Distomum tereticolle*, quelques « durch karmin äusserst intensiv gefärbte Punkte » qui doivent être des grains de chromatine. De semblables grains s'observent aussi dans plusieurs des figures données par HALKIN (1901) particulièrement dans celles de la planche XII. Ces éliminations de chromatine diffèrent de celles observées par BOVERI chez *Ascaris univalens* en ce qu'elles précèdent la formation de la plaque équatoriale.

La figure 82 est un macromère d'un stade 5 présentant en-

core trois groupes binaires et un chromosome en forme d'arc ; la sphère s'est divisée et les deux centres de radiations occupent les deux pôles du blastomère. Des stades analogues au précédent sont représentés dans la figure 110. Dans la figure 83, les caryomérites indépendants ou en groupes binaires sont disposés en cercle à l'équateur. Dans la figure 84 les quatre chromosomes sont constitués et l'on voit à côté du blastomère un granule de chromatine libre.

Chaque groupe binaire, en se transformant en un chromosome, peut présenter des formes variées : forme de virgule, de bâtonnet renflé aux deux bouts comme un haltère, ou renflé au milieu, ou renflé à la fois au milieu et aux deux bouts, formes de filaments plus ou moins sinueux (fig. 85). Finalement quand la plaque équatoriale est sur le point d'être définitivement constituée (fig. 86 à 88), les quatre chromosomes prennent chacun la forme d'un V ou d'un U.

Dans la plupart des préparations, la sphère présente l'aspect d'une petite masse sombre avec ou sans halo clair et d'où partent les radiations. Dans une préparation heureuse à l'hématoxyline au fer (fig. 89), le centrosome est très visible, fortement coloré en noir et entouré d'un halo clair sur le contour duquel se trouvent quatre points noirs extrêmement petits mais très nets. Je n'ai pas pu observer de stades intermédiaires entre ceux des figures 80 et 81 à un seul centre de radiations et ceux des autres figures avec deux sphères occupant les deux pôles du blastomère.

Les noyaux à l'état de repos (fig. 72) ont, dans les divers stades de la segmentation, un diamètre de 0,004 à 0,006 mm. Lorsque les divisions mitosiques sont terminées, ces noyaux ne mesurent plus guère que 0,002 mm. et sont disséminés dans une masse protoplasmique dans laquelle il n'est plus possible de distinguer les limites des cellules ; la masse embryonnaire est alors un plasmode multinucléé. La comparaison des diamètres et du nombre des noyaux au repos, aux différents stades du développement de l'embryon, ne permet pas de douter que ces noyaux doivent se multiplier.

Il est possible que ces noyaux se divisent d'une façon indirecte. J'ai observé en effet (fig. 90) de ces noyaux qui présentent la structure d'un spirème. Il se peut que ces stades spirèmes soient le prélude d'une division mitosique, mais je ne puis rien affirmer à cet égard. Je crois qu'au moins les dernières divisions de ces noyaux doivent être directes. La figure 91 représente un des plus petits blastomères au repos qui possède encore un cytoplasme propre. Dans la figure 92, j'ai reproduit quelques stades montrant l'allongement du noyau et sa division amitotique. Le cytoplasme ne se divise plus et finit par se fusionner aux cytoplasmes des blastomères voisins dont les noyaux se divisent de la même façon : ainsi se forme le plasmode multinucléé.

Remarque. — Si l'on se rappelle que la forme lobulée du noyau se rencontre dans les blastomères les plus gros et souvent en contact direct avec le lécite, et que ce noyau s'étend dans tout le cytoplasme comme s'il était amœboïde, on est porté à considérer cette phase du blastomère comme correspondant à une nutrition active et par suite à un accroissement de son volume. D'autre part, il est certain que le cytoplasme n'est pas seul à s'accroître, mais que la chromatine augmente aussi, car si l'on pouvait peser la totalité de la chromatine aux différents stades du développement, on trouverait sans aucun doute des chiffres de plus en plus élevés. Cet accroissement de la chromatine ne peut se produire que pendant cette phase de repos apparent du noyau lobulé, caractérisée par une sorte d'émiettement de la chromatine. On conçoit qu'il puisse y avoir surproduction chez ces blastomères en quelque sorte parasites du lécite, et par suite élimination lors de la reconstitution des chromosomes.

5. COMPARAISON DE LA MATURATION ET DE LA MITOSE CHEZ LES RHABDOCÈLES ET LES GROUPES LES PLUS VOISINS

Les phénomènes de la maturation et de la cinèse chez *Paravortex* présentent des caractères remarquablement con-

cordants avec ceux qui ont été observés par HALKIN et GOLDSCHMIDT chez *Polystomum*, par MATTIESEN et par moi chez les Triclades. D'autre part, quelques concordances de ces phénomènes chez les Triclades et les Polyclades ont été indiquées par MATTIESEN.

HALKIN, qui s'est appliqué de préférence à l'étude des corpuscules centraux et des modifications de l'ooplasme, a laissé un peu au second plan l'étude des chromosomes. Cette lacune a été heureusement comblée par GOLDSCHMIDT, de sorte que les travaux de ces deux auteurs, qui ont paru à peu près en même temps, se complètent l'un l'autre. Quant à MATTIESEN il a suivi de très près les phases de la maturation et de la fécondation, mais il ne précise pas la valeur des chromosomes en caryomérites.

Un premier fait est mis en évidence par l'étude comparée des groupes que nous considérons, c'est que le nombre des caryomérites et des chromosomes est double chez les Trématodes et les Triclades de celui de *Parav. cardii*. C'est ce que montre le tableau suivant :

	1 ^{er} fuseau de maturation	2 ^e fuseau de maturation	1 ^{er} fuseau de division
<i>Paravortex</i>	16 caryomérites dont la moitié forme le gl. pol. ¹	4 chromosomes (= 8 caryomérites) dont la moitié forme le gl. pol. ²	4 chromosomes (= 4 groupes binaires.)
<i>Polystomum</i>	8 chromosomes (= 8 tétrades = 32 caryomérites) dont la moitié forme le gl. pol. ¹	8 chromosomes dont la moitié forme le gl. pol. ²	8 chromosomes (= 8 groupes binaires.)
<i>Triclades</i>	8 chromosomes en double V dont 4 forment le gl. pol. ¹ Il reste dans l'ovule 4 doubles V qui se séparent.	8 chromosomes en forme de V simples, dont la moitié forme le gl. pol. ² Il reste dans l'ovule 4 simples V.	8 chromosomes.

Si je n'ai pas pu observer le premier fuseau de maturation chez *Paravortex*, il paraît néanmoins bien établi que ce fuseau comporte seize caryomérites, puisqu'on en trouve huit dans le premier globule polaire et huit dans le deuxième fuseau de maturation. D'ailleurs, ce nombre pourrait à la rigueur être déduit de celui des caryomérites du second globule polaire. Or, dans celui-ci, et sans aucun doute possible, il y en a quatre qui sont gros et bien distincts.

Chez *Polystomum*, chacun des huit chromosomes du premier fuseau de maturation est formé de quatre caryomérites disposés bout à bout. Chez les Triclades malheureusement les recherches de MATTIESEN ne fournissent pas de donnée sur la valeur en caryomérites des chromosomes des divers fuseaux.

En ce qui concerne le deuxième fuseau de maturation chez *Polystomum*, ni HALKIN, ni GOLDSCHMIDT ne disent si les chromosomes proviennent, directement et sans remaniement de la chromatine, des chromosomes du premier fuseau. Chez les Triclades, MATTIESEN a constaté qu'après l'émission du premier globule polaire, il reste dans l'ovule quatre chromosomes en forme de V dont chaque branche est composée de deux filaments placés l'un près de l'autre. C'est de la séparation de ces sortes de doubles V en deux moitiés que résulte directement la formation des huit chromosomes en forme de simples V du deuxième fuseau de maturation.

Chez *Paravortex* il se produit une sorte de remaniement de la chromatine entre le premier et le second fuseau de maturation, puisque les huit caryomérites, qui restent dans l'ovule après la formation du premier globule polaire, sont isolés avant de se grouper deux à deux en quatre couples qui forment finalement les quatre chromosomes du deuxième fuseau.

Si le nombre des chromosomes et des caryomérites constitue un caractère spécifique de la cellule, et nous en avons une preuve dans ce fait que les fuseaux de divisions chez *Mes. Ehrenbergi* sont formés de cinq chromosomes, sa comparaison

avec celui des types voisins n'offre qu'un intérêt secondaire. La forme lobulée des pronuclei et surtout des noyaux en reconstitution a peut-être une valeur plus grande.

A la vérité la forme vésiculeuse et même mamelonnée des pronuclei n'est pas rare ; elle a été observée dans les types les plus divers comme l'Axolot (BELLONCI), l'*Amphioxus* (VAN DER STRICHT), les Annélides (MEAD), l'*Allobophora* (K. FOOT), le *Thalassema* (GRIFFIN), l'*Ascaris* (VAN BENEDEN et NEYT), les Polyclades (FRANCOTTE, VAN DER STRICHT et KLINCKOWSTRÖM), etc. Mais c'est surtout chez les Plathelminthes à œufs ectolécithes que la forme lobulée se rencontre, non seulement dans les pronuclei, mais aussi après la mitose des blastomères dans la phase de reconstitution du noyau.

Dans un mémoire antérieur j'ai, dès 1887, signalé et figuré les deux formes du noyau chez les Triclades, le noyau lobulé et le noyau au repos que présentent les blastomères du *Paravortex* et du *Polystomum*. On peut même s'assurer, en examinant les planches II et III de ce mémoire, que les noyaux lobulés évoluent de la même façon que ceux du *Paravortex* en engendrant toutefois huit chromosomes au lieu de quatre (fig. 6, 10, 14, etc. Pl. III), et que les noyaux au repos s'observent plus spécialement dans les petits blastomères comme chez *Paravortex*, et paraissent pouvoir se multiplier par division directe (fig. 12, pl. III).

6. SEGMENTATION DE L'ŒUF

Le seul travail donnant, sur la segmentation des œufs des Rhabdocœles des indications dignes d'être relevées, est celui de BRESSLAU qui a suivi de près les premières divisions. Cet auteur décrit une première segmentation en deux blastomères inégaux. Le macromère, à la suite de deux nouvelles divisions, engendre encore deux autres micromères, d'où un stade 4 à trois micromères et un macromère. Le premier micromère formé se segmente, puis les segmentations se multipliant, il

devient difficile de reconnaître un mode de division déterminé. Il ajoute que les cellules sont extraordinairement semblables et parfaitement équivalentes et que l'amas cellulaire est placé dans un hémisphère, la future face ventrale, tandis que le reste est comblé par le vittellus.

J'ai représenté (fig. 76 à 79) quatre œufs d'un même cocon ; les trois qui sont au stade 2 se composent d'un macromère dont le diamètre est de 0,032 à 0,036 mm., et d'un micromère qui mesure 0,016 à 0,017 mm. Le quatrième œuf qui est au stade 3 (fig. 79) comprend un macromère qui mesure 0,028 mm. et deux micromères d'un diamètre de 0,012 et 0,008 mm. Les deux blastomères de la figure 76 ont un noyau lobulé, ceux des figures 77 et 78 sont en cinèse. La figure 79 montre le macromère en cinèse tandis que les deux micromères ont un noyau lobulé. On voit ainsi que le micromère doit se segmenter avant le macromère.

Les micromères sont toujours voisins des globules polaires qui persistent encore à ce stade, mais ne tardent pas à disparaître en se fondant avec le lécithe. Les micromères représentent donc ce que, dans les segmentations épiboliques, on nomme le pôle formateur.

Les quatre œufs précédents sont représentés dans la position relative qu'ils occupaient dans leur cocon, le bas des figures correspondant à la face ventrale de la mère. On peut se rendre compte que la position du pôle formateur, par rapport aux faces dorsale et ventrale de la mère, est variable. Mais il ne faut pas oublier que l'orientation de la cellule ovarienne par rapport à la mère est forcément modifiée lors de la formation du cocon par suite des contractions du corps qui provoquent sa chute dans le tissu conjonctif. Dans le cas considéré, les quatre œufs à peu près disposés en croix avaient les macromères orientés vers le centre du cocon et les micromères vers la périphérie. Quand le cocon ne renferme que deux œufs, ordinairement les micromères sont dirigés vers la face ventrale de la mère, mais cette orientation n'a rien de constant.

Les différents stades 3 que j'ai étudiés présentait la même disposition que celle de la figure 79, avec deux micromères inégaux B et B' au pôle formateur, résultant, d'après l'ensemble de mes observations, de la division du micromère B du stade 2.

Le stade 4 résulte de la division du macromère A et est déjà caractérisé par une certaine irrégularité dans l'agencement des blastomères. Les figures 93 et 94 sont des reconstitutions de deux stades 4 d'un même cocon. Les diamètres des blastomères de la figure 93 sont de 0,027, 0,020, 0,020 et 0,016 mm. ; ceux de la figure 94 sont de 0,027, 0,020, 0,019 et 0,016 mm. Dans les deux figures trois blastomères ont un noyau lobulé, le quatrième est en cinèse. Ce dernier dans la figure 93 est celui qui mesure 0,020 mm. et, dans la figure 94, celui qui a un diamètre de 0,019 mm. ; ils correspondent vraisemblablement au blastomère B qui va engendrer B''.

Le stade 5 (fig. 95) comprend un blastomère de 0,025 mm. de diamètre, un de 0,021 mm. qui est en cinèse, deux de 0,012 mm. et un de 0,010 mm. Le blastomère en mitose me paraît devoir être le blastomère B' des stades précédents, car il faut tenir compte de ce fait que toujours, pendant la cinèse, le diamètre du blastomère s'accroît.

Au stade 8 (fig. 96) nous retrouvons deux macromères surmontés par six micromères dont deux récemment formés et un en cinèse, tandis que les cinq autres blastomères ont un noyau lobulé. Les macromères ont des diamètres de 0,021 et 0,018 mm., les micromères mesurent de 0,011 à 0,007 mm. Nous avons bien ici l'aspect d'une segmentation épibolique dont les blastomères semblent avoir une plus grande tendance à se mettre en contact direct avec le lécithe environnant qu'à rester intimement agglomérés entre eux.

L'irrégularité de la segmentation se manifeste bien dès le stade 12 (fig. 97 et 98). Les deux reconstitutions que je donne proviennent d'un même cocon. Dans la figure 97, l'épibolie est encore très nette et les différents blastomères agglomérés,

dont six sont en mitose, constituent une sterroblastule. Mais dans la figure 98, dans laquelle il y a cinq cinèses, les blastomères manifestent une certaine indépendance; il y en a un notamment qui est isolé. A ce stade le diamètre des blastomères varie de 0,020 à 0,010 mm.

J'ai reproduit (fig. 99) une coupe d'un cocon contenant deux œufs en segmentation dont l'un (celui de gauche) au stade 15 et l'autre (celui de droite) au stade 14. Cette figure est instructive à plusieurs égards. Elle montre d'abord que le lécithe (*l*), qui renferme 120 noyaux vitellins (*nv*), commence à perdre une partie de son homogénéité primitive. On y remarque des traînées plus colorées contenant des grains d'ergatoplasme et des espaces moins colorés, c'est l'aspect spumeux des stades ultérieurs qui commence à se manifester. Les cinèses sont nombreuses ainsi que les noyaux lobulés et, pour la première fois, on observe quelques noyaux à l'état quiescent. Mais ce qui frappe surtout, c'est la tendance qu'ont les blastomères à s'écarter les uns des autres pour se mettre en contact avec la réserve nutritive et y puiser les matériaux qui servent à leur accroissement.

L'augmentation de volume de l'ensemble des blastomères par rapport au volume de l'œuf est d'ailleurs rapide. Connaisant le diamètre de l'œuf et les diamètres des blastomères des stades 2 et 4 par exemple, il est facile de calculer les volumes. Si l'on prend pour unité le volume de l'œuf, on constate que le volume des blastomères du stade 2 est représenté par 1,33 et celui des blastomères du stade 4 par 5.

La figure 100 est une coupe d'un cocon passant par l'un des deux œufs en segmentation qu'il contient. C'est un stade à 65 blastomères. Le cytoplasme présente un aspect spumeux. Les blastomères semblent logés dans une vacuole du lécithe, vacuole qui en réalité résulte de l'emploi des réactifs et particulièrement des deshydratants. Cette vacuole était déjà indiquée dans la figure 99; nous la retrouverons dans tous les stades suivants (fig. 101) jusqu'au moment où la masse

embryonnaire aura gagné la surface du cocon (fig. 102).

Les cinèses au stade 65 (fig. 100) sont nombreuses et on observe à peu près autant de noyaux au repos que de noyaux lobulés. En général ces derniers se trouvent, comme je l'ai déjà fait remarquer, dans des blastomères relativement gros et en contact avec le lécithe. On voit, sur la droite de la masse des blastomères, un grain de chromatine libre.

Les mêmes constatations peuvent être faites sur la coupe représentée dans la figure 101. Cette coupe passe par deux stades à 70 blastomères. A côté de la masse morulaire formée de cellules inégales, on observe, dans l'œuf de gauche, des blastomères à noyau lobulé momentanément indépendants. Dans l'œuf de droite on peut voir trois grains de chromatine libre.

J'ai étudié plusieurs stades plus avancés de la segmentation dont je n'ai pas cru devoir reproduire les dessins parce qu'ils n'apprennent rien de plus que les figures précédentes.

L'étude d'un cocon contenant deux stades de la segmentation comprenant l'un 146 blastomères et l'autre 186 m'a montré d'abord qu'à la longue l'isochronisme de la segmentation des œufs d'un même cocon n'est plus parfaite. Le cytoplasme présente toujours l'aspect spumeux des stades antérieurs et les noyaux vitellins rajeunis sont au stade décrit dans un paragraphe précédent ; je les désignerai dorénavant sous le nom de *noyaux migrants*, bien que j'aie employé la même expression pour les blastomères des Triclades. Quant aux deux masses segmentées, elles occupent toujours les deux pôles du cocon, mais elles se sont notablement rapprochées de la surface de celui-ci dont elles ne sont séparées que par une mince couche de lécithe de 0,003 à 0,004 mm. d'épaisseur. Les blastomères, sauf ceux qui sont en cinèse et dont le diamètre est de 0,011 à 0,013 mm., sont notablement moins inégaux que dans les stades précédents, leur diamètre moyen est de 0,008 mm. et le diamètre moyen de leurs noyaux au repos est de 0,004 mm.; les noyaux lobulés ont complètement disparu. Ces blastomères polyédriques forment une

masse cellulaire compacte, une morula, présentant pourtant parfois à l'intérieur un ou plusieurs vides peu importants entre les blastomères.

Lorsque les segmentations mitosiques touchent à leur fin, que les divisions directes ont commencé et que par suite, le plasmode se constitue (fig. 102), les deux masses embryonnaires ont chacune la forme d'une lentille biconvexe dont une des faces fait saillie à la surface du lécithe, tandis que l'autre est en contact direct avec ce dernier ; la vacuole dans laquelle se trouvait l'embryon a disparu, probablement parce que les parties aqueuses de l'intérieur du cocon se sont répandues à la périphérie ou ont été absorbées. Le lécithe présente la forme d'une lentille biconcave dans laquelle sont enchâssés les deux embryons ; il a encore l'aspect spumeux et ne présente plus ou presque plus de grains ergatoplasmiques.

7. FORMATION DES BALLEES VITELLINES, DE L'ÉPIDERME PRIMAIRE ET DU SYNCYTIUM INTESTINAL PRIMAIRE.

Le premier phénomène important qui se présente quand les segmentations sont à peu près terminées, c'est la séparation du lécithe en deux parties distinctes (fig. 103).

Jusqu'ici le lécithe même spumeux se colorait de la même façon que le protoplasme quoique moins intensivement que le cytoplasme des blastomères ; il présentait seulement une teinte un peu plus foncée le long des traînées circonscrivant des espaces irréguliers, spumeux, paraissant formés de la même substance mais seulement plus raréfiée.

Maintenant le lécithe se divise en deux parties très nettes : l'une qui présente les réactions du protoplasme, l'autre qui se colore par l'éosine. Cette dernière forme de grosses gouttes spumeuses à l'intérieur desquelles se trouvent des vacuoles variables par leur nombre, leur forme et leur volume et qui sont logées dans une alvéole de nature protoplasmique. Quant

à la partie du lécithe qui conserve les caractères du protoplasme et qui contient tous les noyaux migrants, elle se localise à la périphérie du cocon au centre duquel elle constitue en outre une lame qui sépare les deux embryons et de laquelle partent des prolongements qui, sur les coupes (fig. 103), ressemblent à des trabécules, mais constituent en réalité des parois alvéolaires plus ou moins complètes autour des masses éosinophiles. En somme, ces dernières peuvent être considérées comme représentant les parties les plus spumeuses du lécithe, parties dont la composition chimique se modifie progressivement à la suite des emprunts faits par les blastomères dans le cours des segmentations. Un moment doit arriver où la différence de composition et de densité est telle entre les parties éosinophiles et le plasma interposé qu'une séparation spontanée, un clivage, doit s'opérer entre ces deux substances différentes du lécithe. C'est la première étape de la formation des balles vitellines de l'embryon.

On peut voir (fig. 103) que les noyaux migrants, maintenant très actifs, se trouvent assez nombreux à la périphérie du cocon et dans la lame centrale. En outre la figure en montre un qui s'est engagé dans la grande travée de gauche. Il y en a un autre dans les mêmes conditions dans le haut et à droite de la figure. Un certain nombre de noyaux migrants s'engagent ainsi dans les parois alvéolaires des masses éosinophiles, s'emparant du protoplasme qui devient dès lors leur cytoplasme commun. Ainsi se constitue un syncytium qui s'applique sur les masses éosinophiles et, par absorption probablement, en modifie encore une fois la nature. En effet, ces masses se colorent moins intensivement par l'éosine, elles sont jaunâtres et surtout, au lieu de l'aspect spumeux, irrégulier qu'elles présentaient, elles ont maintenant une structure granuleuse uniforme, en même temps qu'elles prennent une forme sphérique régulière ou polyédrique par pression (fig. 104). Les balles vitellines que nous retrouverons encore dans l'embryon après l'éclosion sont dès maintenant cons-

tituées ainsi que la première ébauche du syncytium intestinal.

Le façonnement des balles vitellines exige apparemment une grande activité de la part des noyaux migrants, car la plupart de ceux-ci désertent la couche de plasma périphérique pour y participer.

La figure 105 est une coupe d'un cocon avec deux embryons à ce stade. Aucun noyau migrant ne se trouve dans la couche de plasma périphérique, tandis que chaque balle vitelline en a un ou deux à sa surface. Le cytoplasme qui entoure les noyaux migrants pénètre même à l'intérieur des balles comme pour mieux y puiser et entraîne parfois à sa suite le noyau lui-même qui néanmoins reste plus ou moins superficiel.

La figure 106 est une coupe d'un embryon à un stade un peu plus avancé que le précédent. La couche de plasma périphérique ne présente pas plus de noyaux que dans la figure 105. Certaines cellules migratrices ont pénétré assez profondément dans les balles tandis que d'autres sont restées superficielles. Parmi celles-ci, il y en a deux, une en haut et à gauche de la figure, l'autre en bas et à droite, qui ne sont plus ou presque plus adhérentes aux balles vitellines. La première est particulièrement digne d'intérêt ; elle a perdu tout contact avec les balles et s'est mise en rapport avec la couche périphérique de plasma. C'est l'exode des cellules migratrices qui commence et l'apparition des premières cellules épidermiques qui se manifeste.

La figure 107 est une coupe d'un embryon au début de la formation de l'épiderme primaire. Il ne reste plus que deux cellules migratrices à l'intérieur des balles ; toutes les autres ont émigré. Beaucoup se sont rendues à la périphérie où, en se mêlant à l'enveloppe de plasma, elles constituent une membrane mince dans laquelle les diverses cellules ne sont pas toujours limitées, comme on le voit dans la partie gauche de la figure. Ailleurs par contre chaque cellule épidermique

est séparée de ses voisines par une membrane, come on le voit à droite de la figure, et il semble dans ce cas, que ces cellules se soient détachées des balles par une sorte de délamination. D'autres cellules migratrices restent à l'intérieur de l'embryon où elles constituent un syncytium autour des balles vitellines, ce sont les cellules de l'intestin primaire.

La figure 108 est une coupe d'un cocon avec deux embryons à un stade très voisin de celui de la figure 107, mais un peu plus avancé. Dans le haut de la figure se trouve une partie du plasma lécithique qui n'a pas été utilisé, ce qui est un fait assez rare. Cette figure montre surtout que, dans la lame protoplasmique centrale du cocon, les noyaux migrants se disposent sur deux rangs et délimitent ainsi deux lames épidermiques adjacentes dont chacune appartient à l'un des deux embryons. Les balles vitellines occupent la partie dorsale du futur embryon, le plasmode embryonnaire représente la partie céphalique et ventrale. L'épiderme primaire enveloppe complètement l'embryon, et des cellules intestinales s'observent entre les balles vitellines et à leur surface ; il n'y a plus aucun noyau dans les balles.

La figure 109 est un stade encore plus avancé que le précédent. L'épiderme en grande partie constitué, sauf toutefois dans la partie dorsale, montre quelques noyaux qui, par leurs dimensions, leur structure et leur mode de coloration, ressemblent bien plus aux noyaux embryonnaires qu'aux noyaux migrants. Ces noyaux s'observent dans la région céphalique, région dans laquelle les noyaux du plasmode participent à la constitution de l'épiderme.

Dans le cas d'un cocon à deux embryons, comme celui de la figure 108, chaque embryon est hémisphérique. Mais la forme de l'embryon est naturellement modifiée si le cocon en contient trois ou quatre. Dans ce cas, on trouve toujours une lame de plasma séparant chacun d'eux et chaque lame donne naissance, comme dans le cas à deux embryons, à une double couche épidermique.

8. LES BALLES VITELLINES CHEZ LES AUTRES RHABDOCÈLES

Les phénomènes observés par BRESSLAU chez *Mes. Ehrenbergi* et ceux que je viens de décrire chez *Paravortex*, sont parfaitement concordants, bien qu'ils ne soient pas absolument identiques dans leurs détails. Il est bien évident que la membrane d'enveloppe du cocon de *Mes. Ehrenbergi* est l'homologue de l'épiderme primaire de *Paravortex* et que les grosses cellules vacuolaires représentent le syncytium digestif primaire. Ce même partage des noyaux vitellins en deux parties dont l'une gagne la périphérie et l'autre reste dans la masse vitelline s'observe aussi chez *Plagiostomum Girardi* étudié par BRESSLAU, bien qu'ici l'épiderme primaire soit loin d'être aussi développé et que la masse vitelline reste indivise.

L'intestin de *Fecampia* (cavité axiale de CAULLERY et MESNIL) n'est pas sensiblement différent de celui des autres Rhabdocèles et me paraît se former de la même manière que chez *Parav. cardii*. D'une part en effet, la nature épithéliale du revêtement de l'intestin chez l'animal complètement développé ne me paraît nullement démontrée. Le réticulum que CAULLERY et MESNIL représentent dans leur figure 15 et qu'ils attribuent au cytoplasme d'une cellule distincte pourrait bien n'être qu'une partie vacuolaire détachée de l'ensemble du syncytium intestinal. Quant aux petites cellules isolées de la cavité centrale qu'ils considèrent comme des leucocytes, elles me paraissent correspondre plutôt aux noyaux frappés de pycnose que j'ai décrits. D'autre part, CAULLERY et MESNIL disent que les cellules vitellines chez *Fecampia* entrent en régression pendant le cours de la segmentation et forment une masse interne indivise dans laquelle se retrouve de place en place le reste irrégulier du noyau. La figure 52 que les auteurs joignent à leur description correspond évidemment au stade que j'ai représenté (fig. 108). Cette figure montre en effet que chez *Fecampia* aussi, il y a formation de

balles vitellines anucléées et que ces balles ont entre elles des cellules migratrices que les auteurs considèrent comme de simples restes des noyaux des cellules lécithofères.

Tout porte donc à croire que les formations de l'épiderme et de l'intestin primaires sont très générales chez les Rhabdocœles, quoique se présentant, suivant les types avec un développement et une importance variables.

9. LA PREMIÈRE FORME EMBRYONNAIRE

Nous sommes arrivés au stade de l'enveloppement de la masse embryonnaire par l'épiderme primaire. Les limites des cellules de celui-ci n'existent pas sur toute la surface de l'embryon. Dans la figure 108 on peut voir sur l'embryon du côté droit que l'épiderme n'est cloisonné que dans la partie qui correspond à la masse embryonnaire plasmatique, laquelle dans cette coupe correspond à la région antérieure et ventrale du futur embryon. Partout ailleurs ou à peu près, l'épiderme est encore constitué par une lame de plasma avec noyaux épars.

Chez les Mésostomides où le pharynx est à peu près au milieu du corps, BRESSLAU a constaté qu'à un stade correspondant à peu près à celui que nous considérons, l'embryon est excavé comme une écuelle dont la concavité est tournée vers le vitellus. A l'intérieur de l'excavation se trouve une accumulation sphérique de cellules, ébauche de la musculature du pharynx, en avant de laquelle la paroi de l'écuelle, formée de trois à quatre couches cellulaires, présente deux épaississements placés l'un près de l'autre, ébauches paires du cerveau, tandis qu'en arrière de l'ébauche du pharynx, une bande de plus grosses cellules représente l'ébauche de l'appareil génital.

La disposition est à peu près la même chez *Paravortex*, mais comme il s'agit ici d'une espèce à pharynx antérieur,

on ne s'étonnera pas de trouver l'ébauche de cet organe dans une autre position que chez les Mésostomides.

Pour rendre compte de la structure de l'embryon à ce stade, j'en ai représenté quatre coupes successives (fig. 118 à 121). Leur orientation ne peut être déterminée que par leur comparaison avec celle des stades ultérieurs. Ce sont des coupes transversales un peu obliques, dessinées de telle façon que la face ventrale du futur embryon se trouve dans le bas des figures. La première coupe (fig. 118) est plus antérieure que les autres, Elle présente à droite un massif de noyaux embryonnaires serrés les uns contre les autres, dans lequel se différencieront les organes céphaliques. Dans le centre de la figure, on observe des noyaux embryonnaires moins serrés qui appartiennent au massif pharyngien de la coupe suivante. Celle-ci (fig. 119) présente une saillie du plasmode dirigée obliquement vers le centre de l'embryon, dans laquelle se constituera l'ébauche pharyngienne. Les deux coupes suivantes (fig. 120 et 121) passent par l'ébauche en forme d'écuelle de BRESSLAU, avec balles vitellines dorsales. On peut remarquer que l'épiderme n'est constitué par des cellules distinctes que presque exclusivement en regard du plasmode embryonnaire.

En somme, la première forme embryonnaire de *Paravortex* ne diffère de celle décrite par BRESSLAU que par la position notablement plus antérieure de l'ébauche pharyngienne. Si l'on peut comparer la disposition du plasmode embryonnaire des Mésostomides à une écuelle dont l'ébauche du pharynx occupe à peu près le centre, on trouve que la forme du plasmode de *Paravortex* rappelle celle de la grande valve d'une Gryphée, l'ébauche pharyngienne étant près du crochet.

Si nous comparons ce stade à celui de la figure 102, nous voyons que la symétrie radiaire primitive de la masse segmentée s'est transformée en symétrie bilatérale. En considérant l'ensemble des figures de la planche XXXII, on peut se rendre compte que ce changement de symétrie est lié à la formation des balles vitellines qui au début (fig. 103 et 105) sont situées

presque toutes dans la partie centrale du cocon, tandis qu'après la formation de l'épiderme primaire (fig. 108), une bonne partie de ces balles s'est portée vers l'un des hémisphères du cocon, l'hémisphère dorsal. Du même coup les deux plasmodes primitivement lenticulaires et latéraux ont été refoulés vers l'hémisphère ventral, ils se sont allongés (fig. 108) en se mouvant sur les balles vitellines sous-jacentes ; leur symétrie est dès lors bilatérale.

10. FORMATION DU CERVEAU ET DES YEUX

La première différenciation qui se produit dans la forme embryonnaire que je viens de décrire, est celle du cerveau et des yeux.

BRESSLAU a montré que, chez les Mésostomides qu'il a étudiés, l'ébauche paire du cerveau se manifeste très tôt sous forme de deux épaisissements placés l'un près de l'autre, à l'intérieur desquels apparaît la substance ponctuée de Leydig, et que les deux ganglions se réunissent très vite en un cerveau impair, sur lequel un sillon médian marque encore le point de fusionnement des deux ébauches.

Chez les Triclades, MATTIESEN a confirmé les travaux de ses devanciers sur la formation du système nerveux à l'intérieur du mésenchyme. Cet auteur fait remarquer avec raison que, dans le cas d'une réintégration, le cerveau se régénère d'ailleurs aux dépens du mésenchyme.

C'est également dans le tissu mésenchymateux que se différencie la bandelette cérébrale des Trématodes d'après HALKIN.

Chez *Paravortex*, c'est aussi aux dépens de la masse embryonnaire de la région céphalique que se forme le cerveau. Les noyaux de cette région qui, dans la première forme embryonnaire décrite plus haut, ne se distinguent pas des autres noyaux du plasmode, ne tardent pas à se différencier. Leur volume se

réduit, peut-être par suite d'une division amitotique, et dans le sein de cet amas plasmodique à petits noyaux apparaissent deux centres de formation de la substance ponctuée (fig. 122). Ces deux ébauches ne tardent pas à se réunir et ainsi se constitue la bandelette transversale, tandis que les petits noyaux périphériques deviennent les noyaux ganglionnaires (fig. 138). Ces noyaux ont la même structure et les mêmes dimensions que chez l'animal adulte.

Les nerfs optiques se forment par un procédé identique et semblent n'être que deux prolongements antérieurs et latéraux du cerveau (fig. 138).

Quant aux deux troncs nerveux (fig. 142, *tn*) postérieurs, tout ce que j'ai pu voir, c'est qu'ils se différencient *in loco* au sein du tissu plasmodique où ils apparaissent sous forme de deux traînées qui ne se colorent plus par les colorants du protoplasme. Leur différenciation s'opère du cerveau vers la périphérie.

En ce qui concerne la formation des yeux, BRESSLAU dit qu'on ne voit rien de plus que deux accumulations pigmentaires placées en avant des cellules cérébrales.

Chez *Paravortex*, aux points où se forment les yeux, on remarque d'abord de chaque côté une sphère claire de plasma, d'un diamètre d'environ 0,007 mm., qui semble produite par l'écartement des noyaux embryonnaires lesquels continuent à l'entourer. Dans un point excentrique de cet espace clair se trouve un noyau embryonnaire, de sorte que l'ensemble constitue une cellule qui est dépourvue de membrane d'enveloppe. La sphère et son noyau se colorent au début comme le reste du plasmode embryonnaire, mais très rapidement apparaissent dans le plasma des granules réfringents brunâtres qui, au début sont extrêmement petits (fig. 124). Ces granules pigmentaires augmentent de volume, soit par accroissement soit par coalescence ; ils sont d'abord irrégulièrement répartis dans la cellule pigmentaire, mais ils se disposent bientôt en forme de coupe en même temps que le noyau est refoulé

tout à fait à la périphérie (fig. 125 *np*) où il se moule sur la partie convexe de la masse pigmentaire. Des lors le noyau et la substance transparente comprise dans la coupe de pigment se colorent sensiblement moins.

Le noyau de la cellule pigmentaire persiste chez l'adulte où je l'ai observé plusieurs fois. Quant aux corps réfringents, au nombre de sept ou huit que j'ai signalés chez l'adulte (fig. 28), je crois que ce sont des noyaux de la masse embryonnaire qui pénètrent à l'intérieur de l'œil et s'y transforment en corps transparents ne se colorant que faiblement par l'éosine.

Cette pénétration à l'intérieur du globe oculaire est d'autant plus probable que, comme je l'ai dit plus haut, l'œil paraît dépourvu de membrane d'enveloppe. L'absence de cette membrane est confirmée par le fait qu'on observe souvent dans les coupes des grains de pigment isolés dans le voisinage de l'œil.

11. FORMATION DU PHARYNX ET DE L'ŒSOPHAGE

Parmi les variations que présente la formation du pharynx chez les Rhabdocœles étudiés par BRESSLAU, il en est deux extrêmes qui s'observent chez *Mes. Ehrenbergi* et chez *Bothr. personatum*. Dans la première espèce, il se constitue une invagination de l'épiderme qui pénètre dans l'ébauche musculaire du pharynx et constitue son revêtement épithélial interne. Dans la seconde espèce, où l'ébauche pharyngienne est séparée de l'épiderme par plusieurs couches de sphères vitellines, l'épithélium pharyngien se forme *in loco* aux dépens des cellules centrales de l'ébauche pharyngienne dont la lumière ne se met par suite en relation avec l'extérieur que secondairement. BRESSLAU a montré, en outre, que l'œsophage n'est qu'un prolongement interne de l'épithélium pharyngien. Il nomme cet œsophage gaine pharyngienne interne parce que, comme la gaine pharyngienne proprement dite qu'il nomme gaine pharyngienne externe, il est une formation

ectodermique. Cette désignation ne me paraît pas justifiée ; il suffit qu'il soit entendu que pharynx et œsophage sont des formations stomodœales comme chez beaucoup d'autres animaux, formations qui ne se mettent toujours que secondairement en relation avec l'intestin.

Les figures données par CAULLERY et MESNIL montrent que le pharynx et l'œsophage de *Fecampia* se forment avant l'intestin définitif et d'une manière indépendante comme chez les autres Rhabdocœles.

Chez *Paravortex*, le pharynx commence à se différencier quand le cerveau et les yeux ont déjà fait leur apparition. Le mode de développement de son épithélium et de l'œsophage rappelle à la fois celui de *Bothr. personatum* et celui de *Mes. Ehrenbergi*.

L'ébauche pharyngienne composée d'un plasmode à nombreux noyaux, telle que nous l'avons vue (fig. 119), présente d'abord un retrait des noyaux du centre vers la périphérie (fig. 123). A ce stade le pharynx a la forme d'une petite sphère pas encore endiguée extérieurement, dont la partie centrale est occupée par une substance protoplasmique homogène, entourée de nombreux noyaux embryonnaires.

Quand les cils vibratiles de l'épiderme ont fait leur apparition, les noyaux directement en contact avec la masse protoplasmique centrale s'approprient ce protoplasme. La sphère pharyngienne présente une limite externe et d'autres limites apparaissent entre les divers noyaux. Ainsi se constituent des cellules pharyngiennes coniques, radiairement disposées autour de l'axe du pharynx et dont les noyaux sont à la périphérie. Ces cellules n'ont pas de membrane d'enveloppe et leurs surfaces latérales apparaissent de la périphérie vers le centre qu'elles n'atteignent pas tout à fait, car il se constitue à ce moment une lumière extrêmement étroite dans l'axe de l'ébauche. Les coupes transversales du pharynx à ce stade montrent que la partie antérieure comprend une douzaine de cellules (fig. 126), tandis que les coupes suivantes n'en comprennent que huit ou six (fig. 127).

De l'ensemble de ces coupes on peut conclure que l'ébauche est piriforme avec extrémité amincie dirigée en arrière. On constate également qu'elle est orientée d'avant en arrière et de la face ventrale vers la face dorsale, c'est-à-dire comme le pharynx définitif et aussi comme la première ébauche avant toute différenciation.

Tous les noyaux périphériques du stade de la figure 123 ne participent pas à la formation des cellules pharyngiennes radiaires, une partie reste autour de l'ébauche et se confond avec les autres noyaux du plasmode de l'embryon (fig. 126) ; il y en a notamment un certain nombre sur la face ventrale qui contribueront à la formation du revêtement interne du pharynx et de la gaine pharyngienne. Le cytoplasme des cellules radiaires est d'abord homogène, mais de petites vacuoles apparaissent bientôt à l'intérieur. Ces vacuoles primitivement irrégulières, qui donnent au cytoplasme un aspect aréolaire (fig. 128), se fusionnent dans chacune des cellules en une vacuole unique située entre le noyau et le centre du pharynx (fig. 131). Cette vacuole s'étend ensuite en arrière du noyau de sorte que celui-ci devient libre à l'intérieur de la vacuole (fig. 129 et 130). Ces vacuoles constituent les espaces lacunaires qu'on observe entre les faisceaux radiaires dans le pharynx complètement développé. Quant au cytoplasme, il prend un aspect finement strié et constitue les fibres radiaires du pharynx. Par conséquent chaque faisceau fibreux radiaire est formé par le cytoplasme des cellules adjacentes ; c'est une preuve de plus que les cellules pharyngiennes radiaires sont dépourvues de membrane d'enveloppe.

Les figures 129 à 132 représentent quatre coupes d'un pharynx au stade précédent. Elles montrent que la différenciation se fait d'avant en arrière. Dans la figure 130, quelques traînées protoplasmiques se trouvent encore dans la lumière qui se forme par un retrait du cytoplasme commun aux diverses cellules. La dernière coupe (fig. 132) montre une lumière au sein de la substance protoplasmique du plasmode, sans cel-

lules rayonnantes, c'est la lacune qui se constitue en arrière du pharynx et dont il sera question plus loin à propos de la formation de l'œsophage.

La figure 133 est une coupe longitudinale du pharynx au stade que je viens de décrire et qui montre bien le creusement du plasmode dans la partie qui deviendra l'œsophage.

A ce stade, les couches musculaires interne et externe sont au moins ébauchées. Sur les coupes transversales (fig. 129 à 131) et longitudinales (fig. 133) la zone protoplasmique qui limite la lumière du pharynx et celle qui se trouve à la périphérie se distinguent des parties radiales par un aspect plus dense. Sur les coupes longitudinales mieux que sur les coupes transversales, on se rend compte que ces deux zones sont formées par les bases élargies et soudées des faisceaux rayonnants. Elles constituent l'ébauche des fibres circulaires externe et interne. Quant aux fibres longitudinales externes et internes du pharynx définitif, elles doivent, comme les fibres circulaires, se différencier *in situ* aux dépens du plasma non utilisé pour la constitution des fibres radiales. Peut-être les fibres longitudinales externes se forment-elles aux dépens du plasma entourant directement le pharynx, de la même façon que les fibres du tissu conjonctif. En tout cas, je n'ai pas pu observer d'intervention de noyaux embryonnaires dans la formation des couches musculaires du pharynx autres que la zone radiale.

Les sphincters antérieur et postérieur du pharynx paraissent formés par les mêmes fibres circulaires et longitudinales qui constituent la musculature externe du pharynx et doivent avoir la même origine.

Les noyaux qui se trouvent entre les faisceaux de fibres radiales du pharynx chez l'embryon (fig. 129 à 131), ne mesurent guère que 0,002 mm., tandis que les éléments nucléolés qui occupent leur place dans le pharynx de l'adulte (fig. 10) ont un grand diamètre de 0,006 à 0,007 mm. et un petit diamètre de 0,003 à 0,004 mm., soit un diamètre moyen de

0,005 à 0,006 mm. Ces gros éléments ne sont que les noyaux des cellules pharyngiennes radiaires qui se sont accrus, comme toutes les autres parties du pharynx et à peu près dans les mêmes proportions, et dans lesquels la chromatine s'est rassemblée en un seul amas nucléiforme.

Nous avons vu que la première ébauche de l'œsophage est une lacune creusée dans la substance homogène du plasmode de l'embryon, en arrière de l'ébauche pharyngienne (fig. 132 et 133). Autour de cette lacune se trouvent quelques noyaux embryonnaires qui en s'alignant et en s'entourant d'une atmosphère protoplasmique constitueront l'épithélium œsophagien (fig. 133). Les cellules glandulaires œsophagiennes se forment de même sur place aux dépens de quelques noyaux embryonnaires qui s'emparent d'une portion de la matière homogène du plasmode ; elles semblent n'être au début que des cellules œsophagiennes dont les noyaux seraient hors de l'alignement des cellules de revêtement.

En même temps que se constitue la paroi de l'œsophage, se forme l'invagination buccale (fig. 134 et 135) qui refoule dans le pharynx, pour en former le revêtement épithélial, les noyaux embryonnaires les plus voisins ainsi qu'une certaine portion de la substance protoplasmique qui les environne. Pour se rendre compte que les choses se passent bien ainsi, il suffit de comparer la structure des noyaux de l'épiderme et celle des noyaux refoulés dans le pharynx ; ces derniers ne peuvent pas être distingués des autres noyaux embryonnaires, ils n'ont pas de nucléole, tandis que les noyaux épidermiques en sont pourvus.

Quant à la gaine pharyngienne (fig. 136), étant donné qu'elle est notablement plus mince que l'épiderme et surtout que ses noyaux ont la même structure que ceux du plasmode de l'embryon, j'en conclus qu'elle doit être de même nature et de même origine que le revêtement interne du pharynx.

On voit donc que le mode de formation de l'épithélium pharyngien chez *Paravortex* se rapproche beaucoup du pro-

cessus décrit par BRESSLAU chez *Mes. Ehrenbergi*, tandis que le mode de formation de l'œsophage rappelle plutôt le processus observé chez *Both. personatum*. Et cependant *Paravortex* n'a pas comme ce dernier, entre l'épiderme et l'ébauche pharyngienne, une couche de sphères vitellines pouvant faire obstacle à une invagination plus étendue de l'épiderme. Ici, comme pour tous les organes, c'est le plasmode qui se différencie directement et sur place.

D'autre part le mode de formation du pharynx de *Paravortex* est dans ses grands traits comparable à celui décrit par HALKIN chez *Polystomum*. D'un côté comme de l'autre la différenciation se fait sur place mais, tandis que chez *Paravortex* on n'observe dans l'ébauche qu'une seule espèce de noyaux, HALKIN en signale de deux sortes : des grands clairs et d'autres plus petits semblables aux noyaux de la masse embryonnaire. D'un côté comme de l'autre, quoique un peu plus tôt chez *Polystomum* que chez *Paravortex*, des striations longitudinales apparaissent dans l'axe du pharynx, mais on ne voit pas chez *Paravortex* les noyaux allongés que HALKIN signale dans cet axe. Quant à la partie la plus importante formée par les faisceaux de fibres radiaires, HALKIN dit qu'elle dérive *probablement* des petites cellules à noyaux ronds, mais ses figures rappellent tellement ce qu'on voit chez *Paravortex* qu'on est porté à croire que le mode de formation doit être bien semblable dans les deux types, d'autant plus que HALKIN signale également la présence de noyaux entre les fibrilles radiaires et qu'il figure (pl. XIV, fig. 64), sans les signaler dans le texte, les lacunes dans lesquelles ces noyaux sont logés chez *Paravortex* et les autres Rhabdocœles.

Le pharynx provisoire des Triclades, dont le rôle consiste uniquement à absorber le lécithe ambiant, n'est pas représenté chez *Paravortex* et les autres Rhabdocœles chez lesquels toute la réserve nutritive est englobée dans l'embryon quand se constitue l'épiderme. Aussi la structure et l'organogénie du pharynx de *Paravortex* rappellent-elles davantage celles du

pharynx définitif que celles du pharynx provisoire des Triclades.

En arrière des cellules de fermeture, qui dans le pharynx provisoire des Triclades jouent le rôle de sphincter, j'ai signalé (1887) l'existence de quatre grosses cellules que j'ai considérées comme des initiales endodermiques. Ces cellules délimitent une petite cavité qui se met rapidement en rapport avec la lumière du pharynx provisoire et que je suis porté à considérer aujourd'hui comme homologue de la cavité œsophagienne de *Paravortex*, c'est-à-dire comme un œsophage temporaire et non plus comme représentant l'ébauche passagère d'un mésentéron. Je suis d'autant plus enclin à admettre cette interprétation que, d'après l'observation de MATTIESEN, le nombre de ces initiales, que cet auteur considère aussi comme endodermiques, n'est pas toujours quatre mais peut s'élever à cinq ou plus dès le début. Or, chez *Paravortex* le nombre des noyaux qui prennent part à la formation de l'œsophage varie également d'un individu à un autre ; ils sont peu nombreux au début, mais leur nombre s'accroît par adjonction de nouveaux noyaux embryonnaires quand l'œsophage se développe. Or, j'ai décrit des phénomènes absolument semblables chez les Triclades (1887, p. 66) et MATTIESEN a confirmé mes observations. *Il y a donc concordance complète dans l'organogénie de l'œsophage de Paravortex et de la cavité post-pharyngienne des Triclades*, d'autant plus que d'un côté comme de l'autre la lumière est creusée dans la substance même du plasmode de l'embryon.

12. FORMATION DE L'ÉPIDERME DÉFINITIF

Sur la formation de l'épiderme de l'embryon des Rhabdocœles, BRESSLAU est le seul auteur qui ait donné des renseignements. Il a observé que la peau apparaît toujours en avant et en rapport avec les ébauches paires du cerveau, où quelques

cellules de la périphérie se rapprochent peu à peu en une couche continue d'épithélium cubique qui, graduellement entoure l'embryon et le vitellus dorsal.

Chez *Paravortex*, qui présente un épiderme primaire continu comme *Mes. Ehrenbergi*, l'épiderme secondaire se forme en grande partie comme dans cette dernière espèce. Toutefois sa membrane d'enveloppe ou épiderme primaire joue un rôle plus important, elle passe à l'adulte, tandis que celle de *Mes. Ehrenbergi* est rejetée au moment de l'éclosion.

Après la formation du cerveau et des yeux, et au début de la différenciation du pharynx, l'épiderme primaire commence à se transformer. On voit apparaître à sa surface les corpuscules basaux fortement colorés par l'hémalun et, dans quelques-unes de ses cellules de la partie antérieure du corps, s'observe une striation d'abord vague, premier indice des racines des cils (fig. 137).

A ce stade, la plupart des cellules épidermiques sont loin d'avoir la forme cubique qu'elles présentent plus tard ; elles sont loin également d'être aussi nombreuses que chez l'embryon cilié. L'augmentation de leur nombre résulte au moins en partie de divisions amitotiques de leurs noyaux, divisions qu'on observe en effet fréquemment dans les coupes, comme dans le bas de la figure 122 et dans la figure 137. Mais il se produit aussi de nouvelles adjonctions de noyaux embryonnaires sous-jacents, au moins dans la région céphalique, comme nous l'avons vu plus haut (fig. 109). L'épiderme cubique se constitue d'abord dans la région céphalique et ventrale pour s'étendre ensuite dans la partie dorsale du corps.

C'est alors qu'apparaissent les cils vibratiles comme des prolongements des corpuscules basaux.

Des ressemblances très grandes existent entre le mode de formation de l'épiderme des Rhabdocœles et des Triclades. Ces ressemblances sont telles qu'il est permis de se demander si les noyaux de l'épiderme primaire des Triclades ne sont pas eux aussi des noyaux vitellins inclus dans la masse plasmodique

de l'embryon et chez lesquels MATTIESEN a observé des divisions directes.

L'épiderme primaire caduc de *Mes. Ehrenbergi* rappelle complètement la membrane d'enveloppe décrite par SCHAUINS-LAND (1883) chez les Distomiens, notamment chez *Dist. tereticolle*. Il semble donc bien qu'il y ait, chez les Rhabdocœles comme chez les Trématodes, des embryons chez lesquels l'épiderme primaire passe à l'adulte et d'autres chez lesquels il est caduc. On sait en effet que *Polystomum* ne présente pas de mue, et les travaux de HALKIN montrent que, dans ce genre comme chez *Paravortex*, ce sont les mêmes éléments qui forment l'intestin et l'épiderme. D'autre part l'homologie de la couche épidermique chez les larves de Trématodes et chez les Turbellariés est admise, je crois, par tous les zoologistes, notamment par ZIEGLER (1905).

13. L'EMBRYON AU MOMENT DE L'ÉCLOSION

Dès que l'embryon est pourvu de cils vibratiles, il se déplace à l'intérieur de la coque et ses mouvements sont d'autant plus accentués que le moment de l'éclosion est plus proche. Au début, la rotation de l'embryon paraît produite uniquement par les cils, mais après l'éclosion les contractions du corps ne laissent aucun doute sur l'existence de muscles tégumentaires.

Comment se forment ceux-ci ? C'est une question à laquelle je ne puis pas répondre avec précision. Pas plus ici que pour les fibres circulaires et longitudinales du pharynx, je n'ai pu observer d'intervention de noyaux embryonnaires, de sorte que je suis porté à croire que, de même que pour le pharynx, c'est la couche protoplasmique périphérique du plasmode qui se différencie directement en fibres longitudinales et circulaires.

Les embryons libres dans le corps de leur mère ne présentent

pas d'autres différenciations que celles que j'ai décrites dans les paragraphes précédents. L'épiderme est à peu près cubique sur la plus grande partie de la surface de l'embryon, sauf toutefois vers la région postérieure du corps qui est le principal siège de l'accroissement en longueur. Les balles vitellines plus ou moins entourées par les cellules du syncytium intestinal primaire occupent encore toute la partie dorsale et centrale du corps, depuis la région œsophagienne jusque vers la partie postérieure du corps. Quelques-unes de ces balles (fig. 139) sont déjà moins homogènes ; on y observe des traînées limitant des espaces plus clairs non granuleux. A l'extrémité postérieure du corps se trouve un amas de cellules migratrices (fig. 141 et 142), dont plusieurs présentent des signes évidents de division amitotique. Cet amas de grosses cellules à contours polyédriques et dont les noyaux nucléolés et à réseau de chromatine offrent tous les caractères des noyaux épidermiques et intestinaux, est certainement comparable à celui que HALKIN signale dans la même situation chez *Polystomum* et dont les noyaux présentent la même structure que chez *Paravortex*. HALKIN a montré que ces cellules, qu'il nomme endodermiques, sont destinées à former le revêtement de la cavité intestinale définitive. Chez *Paravortex* elles constituent une réserve qui formera non seulement le syncytium intestinal définitif, mais aussi le tissu conjonctif et notamment ses grosses cellules amœboïdes. L'œsophage est encore un cœcum, l'intestin primaire n'ayant pas de lumière.

J'ai observé sur plusieurs embryons libres dans le corps de leur mère (fig. 142, *ex*) deux rangées parallèles et symétriques de noyaux embryonnaires, parfaitement alignés et situés dorsalement en dessous de l'épiderme et entre les deux yeux. Ces deux rangées ne font certainement pas partie du pharynx, elles occupent la même position que les deux troncs des canaux excréteurs ; il est possible qu'elles en soient la première indication. Aucun clivage du plasma n'est visible le long de ces traînées de noyaux dont l'aspect est le même que chez *Mes. Ehrenbergi*.

Pour terminer la description de l'embryon nouvellement éclos, il me reste à faire connaître la distribution du plasmode embryonnaire dans le corps.

Dans les coupes transversales antérieures, le plasmode remplit tout l'espace compris entre l'épiderme, les yeux, le cerveau et le pharynx. Dans la région œsophagienne, on commence à rencontrer les balles vitellines dorsales, et dans certaines préparations on observe qu'un certain nombre de noyaux embryonnaires se sont infiltrés entre ces balles et l'épiderme ; ils seront le point de départ de la glande lécithogène et du mésenchyme dorsal. Vers le cul-de-sac œsophagien (fig. 139), le plasmode forme une nappe ventrale qui se relève latéralement de chaque côté où il constitue deux massifs relativement épais ; c'est dans cette région que se différencieront les testicules, et, sur la ligne médiane, les organes copulateurs. En arrière de l'œsophage et jusqu'à la partie postérieure occupée par l'amas de grosses cellules cité plus haut, le plasmode se continue en deux traînées latérales, points de formation des ovaires (fig. 140). Les balles vitellines dans cette région occupent la plus grande partie des coupes ; elles sont dorsalement en contact avec l'épiderme et, sur la face ventrale, elles ne sont séparées de celui-ci que par quelques rares noyaux embryonnaires dans une mince couche de plasma.

Si nous comparons cette distribution du plasmode dans le corps de l'embryon éclos avec celle de la première forme embryonnaire, nous trouvons que, sans parler des différenciations d'organes qui se sont produites dans la région céphalique, l'ébauche génitale unique et ventrale de la première forme comprend maintenant cinq massifs encore réunis entre eux et indifférenciés mais dont la destination définitive ne tardera plus à se manifester. Nous remarquons en outre qu'une minime partie du plasmode s'est répandue sur la face dorsale et que l'épais plasmode ventral de la première forme s'est en somme partagé en deux parties latérales et symétriques.

A ce stade le tissu conjonctif de l'adulte n'est pas encore

formé. Cependant dans la région céphalique, outre les deux alignements de noyaux déjà cités, on remarque que les noyaux embryonnaires sont moins serrés que précédemment et que par suite le plasma occupe une plus large place et aussi, à en juger par sa coloration, il paraît moins dense ; mais cela est peut-être simplement le résultat d'un accroissement de volume.

14. L'EMBRYON DANS L'INTESTIN DU CARDIUM

Les phénomènes organogéniques dont il me reste à parler se produisent rapidement autant qu'on en peut juger par les différences importantes de structure que présentent des individus ne se différenciant extérieurement les uns des autres que par un minime accroissement de taille. En tout cas, ces phénomènes se produisent simultanément ou à peu près. Je suis néanmoins forcé de les décrire successivement.

Formation de l'intestin définitif.

Les observations de BRESSLAU ont montré que des cellules périphériques indifférenciées de l'embryon se glissent le long des parois des cellules vacuolaires dont les noyaux dégèrent et que, lorsque la lumière intestinale est formée, ces cellules se rapprochent peu à peu pour constituer un épithélium continu. De leur côté, CAULLERY et MESNIL, s'ils ne disent pas comment se forme l'intestin de *Fecampia*, décrivent néanmoins celui-ci comme formé chez l'embryon par une cavité bordée de grandes cellules avec noyaux volumineux et chargées des restes du vitellus. Les observations que j'ai faites chez *Paravortex* montrent qu'il y a une grande uniformité, dans le groupe des Rhabdocœles, en ce qui concerne la formation de l'intestin définitif.

Chez les Trématodes, il ne paraît pas y avoir de formation comparable à celle des premières cellules intestinales de *Para-*

vortex. [L'intestin définitif semble se constituer d'emblée.

Enfin chez les Triclades, comme je l'ai montré, quand toutes les cellules vitellines sont à l'intérieur de la cavité primaire post-pharyngienne distendue et que la mince paroi de cette cavité a disparu, ce sont des cellules embryonnaires qui viennent tapisser la cavité intestinale définitive, laquelle chez les Triclades présente des diverticules par suite de prolonges du plasmode embryonnaire à l'intérieur de l'intestin. Si la cavité post-pharyngienne doit être considérée, ainsi que je le pense, comme homologue de l'œsophage des Rhabdocœles, on voit qu'ici intestin et œsophage se confondent en une seule cavité ; on sait d'ailleurs que le Triclade adulte n'a pas d'œsophage. Ce mode de formation de l'intestin des Triclades est bien comparable à celui des Rhabdocœles.

Chez *Paravortex*, les balles vitellines qui déjà peu après l'éclosion sont, comme nous l'avons vu plus haut, légèrement moins homogènes, ne tardent pas à présenter des vacuoles à mesure que les cellules de l'intestin primaire les enveloppent davantage. Les balles vitellines disparaissent ainsi peu à peu, laissant à leur place des lacunes entre les cellules intestinales anastomosées, d'où résulte une structure aréolaire comme chez les Mésostomides. Je n'ai pas observé dans les noyaux du syncytium digestif primaire d'autres signes de dégénérescence que ceux qu'on observe dans l'intestin de l'adulte que j'ai décrits plus haut. Il n'existe pas encore de lumière intestinale proprement dite à ce stade et il serait bien difficile de pouvoir établir la limite entre le syncytium intestinal et le réticulum conjonctif en voie de formation si les mailles du premier tissu n'étaient pas sensiblement plus grandes que les mailles du tissu conjonctif. (fig. 144).

L'accroissement du corps en diamètre et la résorption des balles vitellines me paraissent être les causes de la formation de la lumière intestinale, par suite de l'union intime du syncytium digestif avec le tissu conjonctif auquel il reste adhérent, par suite aussi de ce fait que les plus grandes lacunes

se trouvent dans l'axe de l'intestin. La formation de la lumière intestinale définitive, comme la différenciation de tous les organes, se fait d'avant en arrière. Dès que cette lumière est apparue à la région antérieure, elle se met en relation avec la lumière de l'œsophage.

A mesure que le corps croît en longueur, et cette croissance est très rapide à la suite de l'absorption des balles vitellines, l'appareil digestif s'allonge également. C'est alors que les grosses cellules de la partie postérieure du corps de l'embryon au moment de l'éclosion entrent en jeu. Elles forment en arrière de l'intestin un cordon d'abord plein, qui se creuse ensuite et constitue ainsi le prolongement de l'intestin définitif. Mais ces cellules ne forment pas néanmoins un épithélium proprement dit. En se soudant entre elles, elles constituent un syncytium dans lequel apparaissent rapidement des vacuoles. Nous avons vu, dans le chapitre consacré à l'organisation, comment s'opère la rénovation de l'intestin.

Formation du tissu conjonctif.

La différenciation du tissu conjonctif aux dépens des cellules indifférenciées a été étudiée par BRESSLAU. Ces phénomènes sont les mêmes que chez les Triclades et les Trématodes.

Chez *Paravortex*, le tissu conjonctif apparaît d'abord dans la tête où il se constitue aux dépens du plasmode que nous avons vu remplissant tout l'espace compris entre les téguments, les yeux, le cerveau et le pharynx. Les noyaux embryonnaires qui ne mesuraient au début guère plus de 0,002 mm., atteignent un diamètre de près de 0,004 mm. Ils sont entourés d'une zone de cytoplasme, mais la totalité du protoplasme du plasmode n'est pas utilisée pour former ces cellules conjonctives, il en reste entre celles-ci une certaine portion qui participera également à la formation du réticulum et des fibres dorso-ventrales.

Dans la région moyenne du corps, c'est aussi le plasmode

embryonnaire qui joue le principal rôle dans la formation du tissu conjonctif. Mais à la partie postérieure, principale zone d'accroissement, les rares noyaux embryonnaires qu'on y rencontre forment encore un réticulum, tandis que les grosses cellules nucléolées constituent simultanément le tube digestif et les cellules libres du tissu conjonctif. Les deux tissus ne peuvent pas être distingués l'un de l'autre au début et plus tard, ils ne se différencient que par les dimensions des mailles ou vacuoles.

Quand le tissu conjonctif présente à peu près les mêmes caractères que chez l'adulte, le jeune *Paravortex* mesure environ 0,230 mm. ; il n'a pas encore produit de spermatozoïdes. C'est à partir de ce stade que les muscles tégumentaires (fig. 144) se reconnaissent nettement sur les coupes.

Il est intéressant de remarquer que ce sont les mêmes éléments qui constituent l'appareil digestif et les cellules libres du tissu conjonctif. On s'explique mieux ainsi le phénomène de la rénovation de l'appareil digestif dont j'ai parlé plus haut et le syncytium digestif nous apparaît nettement dès lors comme une partie centrale différenciée du mésenchyme.

Formation des organes génitaux

Tous les organes reproducteurs se différencient à peu près en même temps, dès l'arrivée du parasite dans l'intestin du Cardium et dès l'apparition de la lumière intestinale. Toutefois les testicules arrivent à maturité avant les ovaires et leur différenciation se produit en même temps que se forme l'appareil copulateur et les organes annexes. C'est par l'organogénie de ceux-ci que je commencerai.

Organes copulateurs. — La figure 145 est une coupe du pénis, de la vésicule séminale et de l'atrium mâle d'un individu long de 0,215 mm. Elle montre surtout bien le mode de formation de la vésicule séminale. Les noyaux de la paroi de cette vésicule ne sont pas plus grands que les noyaux embryonnaires

indifférenciés, mais quelques-uns présentent un petit nucléole. La lumière encore imprécise présente un contour déchiqueté indiquant que le protoplasme central est peu à peu résorbé. En effet, les coupes transversales à un stade un peu moins avancé, montrent que, de même que pour la formation du pharynx, la masse plasmodique qui doit engendrer la vésicule séminale et l'atrium présente un arrangement de tous ses noyaux à la périphérie, tandis que la partie centrale est uniquement formée par la substance protoplasmique homogène qui très tôt présente une lumière. Les coupes transversales de la vésicule séminale, chez un individu de 0,435 mm. qui n'a pas encore produit de spermatozoïdes (fig. 146), montrent une lumière déjà beaucoup plus régulière quoique encore un peu déchiquetée dans certaines parties, et une paroi cellulaire notablement plus épaisse qu'elle ne l'est chez l'adulte dès que les spermatozoïdes y ont pénétré. On peut remarquer que sur la plus grande partie de sa surface, la paroi de la vésicule n'est pas cloisonnée ; c'est encore une membrane plasmodiale. Mais sur le plancher de la vésicule (fig. 145) s'observent des cellules bien délimitées correspondant évidemment aux cellules qui occupent la même place chez l'adulte ; elles sont en continuité avec la paroi de la vésicule séminale.

Le pénis musculéux, en forme de tronc de cône (fig. 145), est percé d'un canalicule très étroit et est rattaché à la couche musculaire cutanée par des muscles (*m*). Il présente, dans sa partie libre dans l'atrium mâle et à sa surface, deux petites taches en forme de V fortement colorées par l'hémalun, qui sont peut-être la première ébauche des lobes de l'adulte. Dans les coupes transversales, le pénis apparaît comme une partie du plasmode de l'embryon qui se différencie directement en muscles.

L'atrium mâle a, dans la figure 145, une lumière déjà parfaitement délimitée dont la paroi présente des noyaux comme la vésicule séminale. A ce stade il existe une invagination des téguments indiquant la formation du pore génital qui ne

tardera pas à se mettre en relation avec l'atrium mâle. Les coupes transversales, plus faciles à obtenir que la coupe longitudinale que j'ai représentée, montrent que le mode de formation de l'atrium est identique à celui de la vésicule séminale. Les papilles cellulaires de l'atrium mâle n'apparaissent que secondairement après le stade de la figure 145 ; elles sont le résultat d'un allongement des cellules de la paroi.

L'atrium femelle se forme comme l'atrium mâle, mais indépendamment de celui-ci. Il présente le même aspect que l'atrium mâle, mais les noyaux qui l'entourent forment très tôt les cellules glandulaires piriformes ou glandes coquillières.

Le canal atrial s'ébauche d'abord du côté de l'atrium mâle et se met secondairement en rapport avec l'atrium femelle.

Les oviductes se forment en même temps que l'atrium femelle et toujours de la même façon ; ils se mettent secondairement en relation avec les ovaires.

Testicules, ovaires et lécithogènes. — Nous avons vu, dans l'embryon nouvellement éclos, la position relative des quatre massifs plasmodiques qui doivent devenir les testicules et les ovaires, ces derniers étant situés un peu plus ventralement que les ébauches des testicules. Les noyaux périphériques, moins serrés, contribuent à la formation du mésenchyme environnant et des lécithogènes, tandis que les noyaux plus centraux forment exclusivement les produits sexuels. Ces massifs pairs sont en continuité l'un avec l'autre de chaque côté du corps et cette continuité persiste, même après la différenciation histologique des éléments mâles et femelles, aussi longtemps que les spermatozoïdes n'ont pas encore fait leur apparition dans les testicules. L'examen de la série des coupes transversales ne permet pas de voir la moindre solution de continuité entre le testicule et l'ovaire et certaines coupes, faites à la limite de ces deux organes, montrent côte à côte des éléments mâles et des éléments femelles (fig. 150).

On peut donc dire que le jeune *Paravortex* possède à un moment donné de son développement des glandes hermaphro-

dites produisant des spermatogonies dans sa région antérieure et des ovogonies dans la partie postérieure qui est la plus longue. La séparation du testicule et de l'ovaire d'un même côté se produit au moment où les oviductes se mettent en relation avec les ovaires.

Je me bornerai, en ce qui concerne l'organogénie des testicules et des ovaires, à faire connaître la structure de ces organes chez trois individus longs respectivement de 0,230 mm., 0,330 mm. et de 0,435 mm.

La première modification que présentent les noyaux des massifs testiculaires consiste dans une condensation du réseau de la chromatine. Ce réseau, qui s'étendait dans tout le noyau embryonnaire, se contracte chez un individu long de 0,230 mm. (fig. 147) au centre du noyau en un peloton très serré nucléiforme. Les mêmes coupes montrent en outre quelques stades synapsis, des spirèmes et quelques cinèses. Ces noyaux sont plongés dans une masse protoplasmique homogène, ils se sont légèrement accrus, leur diamètre étant maintenant de 0,002 à 0,003 mm., au lieu de 0,002 mm. Ces éléments, dérivant directement des noyaux du plasmode embryonnaire et se multipliant par cinèse, ne peuvent être que des spermatogonies qui toutefois n'ont pas encore atteint leurs dimensions et leur structure définitives.

Les ovaires, chez ce même individu de 0,230 mm. (fig. 148), présentent, plongés dans une masse plasmodique, des noyaux aux stades spirèmes et synapsis, d'un diamètre de 0,003 à 0,004 mm. Ils sont, par conséquent, un peu plus grands que les éléments spermatiques au même stade. Ce sont évidemment des ovogonies qui vont évoluer directement en ovocytes de premier ordre, car je n'ai pas rencontré de cinèses. Il n'y a donc pas plus de zone germinative ici que chez les Triclades.

Chez un individu de 0,330 mm., les coupes du testicule (fig. 149) montrent deux sortes de noyaux. Les plus petits, dont le diamètre est à peine de 0,002 mm. et qui sont plongés dans un cytoplasme abondant sont des spermatogonies issues

de divisions mitosiques récentes. Les plus grands noyaux, d'un diamètre de 0,003 à 0,004 mm., et autour desquels le cytoplasme s'est clivé, sont des spermatogonies pourvues d'un ruban de chromatine plus ou moins serré et d'un petit nucléole. Ces spermatogonies vont se transformer en spermatoctytes de premier ordre.

Chez ce même individu de 0,330 mm., les coupes de l'ovaire (fig. 150) montrent encore la continuité du plasma ovarien et du plasma testiculaire. Les noyaux des ovogonies se sont accrus, leur diamètre est maintenant de 0,005 à 0,007 mm. et la chromatine y est disposée comme dans les ovocytes de premier ordre, mais le cytoplasme ne présente pas encore de clivages autour de ces noyaux.

Chez un jeune de 0,435 mm. (fig. 151), les coupes du testicule commencent à montrer l'arrangement en îlots des différents éléments. A la périphérie se trouvent des noyaux présentant la structure des spermatoctytes de premier ordre et dérivant directement des spermatogonies qui occupent la même position dans le testicule du stade précédent ; ces noyaux qui mesurent 0,004 à 0,005 mm. n'ont pas encore atteint leur taille de maturité. Les autres éléments sont des spermatogonies groupées en îlots ou en pyramides.

Le développement des ovaires, chez ce même individu de 0,435 mm. (fig. 152), a marché parallèlement à celui des testicules. Le clivage du cytoplasme s'est effectué autour de la plupart des noyaux dont le diamètre n'est pas sensiblement différent de celui du stade précédent. L'ovaire est définitivement constitué, mais les noyaux des ovocytes sont loin d'avoir atteint leur volume définitif.

A partir du stade de la figure 151, l'évolution des éléments spermatiques marche rapidement. Les îlots de spermatoctytes et de spermatogonies (fig. 153) sont nettement distincts et dans le centre du testicule s'observent de nombreuses spermatides et des spermatozoïdes libres.

Ayant décrit dans un paragraphe spécial l'évolution des

cellules lécithofères chez les jeunes et les adultes, il ne me reste plus qu'à rappeler que ce sont des noyaux du plasmode de l'embryon qui en sont le point de départ. Ces noyaux grandissent, leur ruban de chromatine se desserre et gagne la périphérie tandis que le nucléole devient très apparent. Ces cellules lécithofères, qui se multiplient par caryocinèse, forment au début des îlots séparés qui s'étendent, se rejoignent et constituent ainsi le lécithogène réticulé.

V. REMARQUE

La segmentation vaguement épibolique de l'œuf de *Paravor-
tex*, irrégulière comme celle des Mésostomides et des Plagios-
tomides, engendre une Morule qui se retrouve également chez
les Triclades et les Trématodes. Puis tous les phénomènes em-
bryogéniques rappellent bien plus dans leur ensemble ceux
d'une rédintégration que ceux d'une embryologie de vers.
Tous les éléments résultant de la segmentation paraissent
avoir la même valeur et, à ce titre, l'évolution de l'œuf peut
être considérée comme type de ce que j'ai nommé (1900)
l'adiaphorogénèse. Aussi ai-je évité avec soin, dans le cours
de cette étude, d'employer les mots feuillet, ectoderme,
endoderme et mésoderme. Il peut d'autant moins être ques-
tion ici de feuillets embryonnaires que les noyaux de l'ecto-
lécithe jouent un rôle dans la constitution des tissus de l'em-
bryon. Tout se passe comme s'il s'agissait d'une rédintégration
ou d'un bourgeonnement, ou bien encore comme s'il s'agis-
sait d'une néoformation succédant à des phénomènes d'his-
tolyse, comme cela s'observe dans la plupart des développe-
ments à métamorphoses.

Ce mode de développement est peut être la conséquence
des conditions de vie parasitaire de l'œuf dans l'ectolécithe.
En effet des développements directs analogues s'observent
dans d'autres groupes, comme par exemple les Bryozoaires

Cyclostomes, où l'œuf se développe dans l'ovicelle au sein d'une masse réticulée, ou bien les Phylactolèmes où il y a formation d'un placenta ; dans ces cas l'œuf arrive d'emblée au stade cystide. Mais quel que soit le degré d'altération des phénomènes embryogéniques qu'on puisse supposer chez ces êtres, il n'est pas tel cependant que les caractères du groupe soient complètement voilés. Et en outre on trouve tous les passages entre les évolutions extrêmes des Endoproctes et de *Membranipora* d'une part où les feuilletts embryonnaires sont nettement indiqués et des Cyclostomes et Phylactolèmes d'autre part où la question des feuilletts est très discutable. Toutefois on doit remarquer que la plupart des Cnidaires, lesquels n'ont pourtant pas d'ectolécithe, présentent néanmoins un développement tout aussi direct que celui des Rhabdocœles.

On m'accordera que les phénomènes embryogéniques sont remarquablement concordants chez les Rhabdocœlides, les Triclades et les Trématodes qui forment bien un bloc et que nous ne voyons, dans aucun des types étudiés, de ces variations graduelles du développement permettant d'établir pour ainsi dire l'échelle des altérations organogéniques.

Jusqu'à preuve du contraire il faut admettre qu'il n'y a qu'un seul type de développement pour les trois groupes que nous considérons et il faut bien reconnaître que ce type est précisément celui que nous présentent les Cnidaires. La larve des Rhabdocœles et groupes voisins n'est qu'une Planule. Tous ses organes se différencient sur place comme dans la Planule, et pas plus que celle-ci elle ne présente de feuilletts embryonnaires vrais, c'est-à-dire se constituant par invaginations successives ou par différenciation d'initiales.

Dans un mémoire antérieur (1887, p. 99) j'ai écrit cette phrase : « Il n'est pas impossible que les Polyclades et les Triclades, qui présentent d'importantes différences et dans leur organisation et dans l'histoire de leur développement, aient aussi des attaches avec des divisions différentes de Cœlentérés ». Et en 1892 (p. 4) : « Je suis assez porté à admettre des

affinités entre les Polyclades et les Cténophores ou Acalièphes, comme le fait LANG, et je ne suis pas éloigné de considérer les Triclades et les Rhabdocœlides comme descendant de larves ciliées d'Anthozoaires qui, au lieu de se fixer, auraient continué à nager ou se seraient adaptées à la reptation... L'éloignement des Polyclades et des Triclades s'impose, et dès lors l'ordre des Dendrocœlides n'a plus sa raison d'être ».

Les notions que nous avons acquises depuis, tant par la découverte de formes nouvelles telles que *Hydroctena* Dawydoff, *Cœloplana* (*Pseudocœloplana* Schouteden 1906) *Willeyi* et *Mitsukurii* Abbott, que par les notions que nous avons sur l'embryogénie des Rhabdocœlides, ne font que me confirmer dans cette idée que Polyclades et Triclades sont deux groupes parallèles, convergents par adaptation à des conditions éthologiques semblables.

Il est difficile aujourd'hui, surtout depuis les travaux de MAUPAS (1900), de ne pas considérer la dioïcité comme étant le régime sexuel primitif. Les Polyclades d'une part, et les Rhabdocœlides, Triclades et Trématodes d'autre part, étant hermaphrodites, ne peuvent pas être considérés comme des types primitifs. La plupart des Cnidaires sont dioïques, mais les Cténophores sont hermaphrodites comme les Polyclades, et les Hydrides, par exemple, sont hermaphrodites comme les Rhabdocœlides.

MÉMOIRES CITÉS

- 1878 LEUCKART. *Archiv. f. Naturg.* 33 Jah. Bd. II, 1868 (p. 292) et 44 Jah. Bd. II. 1878 (p. 661 et 662).
1879. P. HALLEZ. Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. (Lille.)
1879. VILLOT. Organisation et développement de quelques espèces de Trématodes endoparasites marins. (*Ann. sc. nat.* T. VIII. p. 31).

1880. VON JHERING. Graffilla muricicola, eine parasitische Rhabdocœle. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. XXXIV).
1882. L. VON GRAFF. Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocœlida. (*Leipzig.*)
1883. E. METSCHNIKOFF. Die Embryologie von Planaria polychroa. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. XXXVIII).
1883. H. SCHAUINSLAND. Beitrag zur Kenntniss der Embryonalentwicklung der Trematoden. (*Zeitsch. Naturwissenschaft.* XVI. N. E. IX Bd.)
1884. I. JIJIMA. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser-Dendrocœlen (Tricladen). (*Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. XL).
1886. L. BÖHMIG. Untersuchungen über rhabdocœle Turbellarien. I. Das Genus Graffilla v. Jher. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. 43)
1886. FERD. SCHMIDT. Graffilla Brauni, n. sp. (*Arch. f. Naturg.* Vol. 521, p. 304).
1887. P. HALLEZ. Embryogénie des Dendrocœles d'eau douce. (*Mém. de la Soc. des Sc. de Lille.*)
1888. KUNSTLER. Sur de nouveaux vers remarquables. (*C. R. Ac. Sc. Paris*, T. 106, p. 553-554).
1892. P. HALLEZ. Morphogénie générale et affinités des Turbellariés. (*Trav. et Mém. des Facultés de Lille.* T. II. Mém. n° 9).
1897. H.-L. JAMESON. Additional Notes on the Turbellaria of the L. M. B. C. District. (*Trans. L' pool. Biol. Soc.* Vol. XI).
1899. BRESSLAU. Zur Entwicklungsgeschichte der Rhabdocœlen. (*Zool. Anzeiger.* T. 22, p. 422-429).
1900. P. HALLEZ. Sur deux causes d'erreur en Zoologie. (*Bullet. Soc. Zool. France.* T. XX V. p. 21)
1900. E. MAUPAS. Modes et formes de reproduction des Nématodes. (*Arch. de zool. exp.* 3^e série. T. VIII).
1901. H. HALKIN. Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement de Polystomum integerrimum. (*Arch. de Bidog.* T. XVIII).
1902. A. CONTE. Contributions à l'embryologie des Nématodes. (*Ann. de l'Univ. de Lyon.* Nlle S. I. Sc. et Médec. Fasc. 8.)
1902. R. GOLDSCHMIDT. Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zelltheilung bei Polystomum integerrimum. (*Ru. Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. 71).
1903. L. VON GRAFF. Die Turbellarien als Parasiten und Wirte. (*Festsch. der K. K. Kcrl. Franzens. Universität in Graz f. Jah. 1902.*)

1903. CAULLERY et MESNIL. Recherches sur les Fecampia Giard, Turbellariés Rhabdocœles parasites internes des Crustacés. (*Ann. de la Fac. des Sc. de Marseille*. T. XIII, fasc. IV).
1903. E. MATTIESEN. Die Eireifung und Befruchtung der Süßwasserdendrocœlen. (*Zool. Anzeig.* T. XXVII, p. 34), et Die Embryonalentwicklung der Süßwasserdendrocœlen. (*Zool. Anzeig.* T. XXVII, p. 81).
1904. E. BRESSLAU. Die Entwicklung der Rhabdocœlen und Alloiocœlen. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. LXXVI, 2).
1904. E. MATTIESEN. Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocœlen. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. LXXVII).
1905. H.-E. ZIEGLER. Das Ectoderm der Plathelminthen. (*Verhandl. der Deutsch. Zoolog. Gesellsh.* p. 35 à 41).
1906. BRUNO WAHL. Untersuchungen über den Bau der parasitischen Turbellarien ans der Familie der Dalyelliiden (Vorticiden). (*Sitzungsb. der Math. Naturwiss. Klasse. Wien.* Bd. 115, p. 453 à 467).
1906. E. LAGUESSE. Etude d'un pancréas de lapin, transformé en glande endocrine pure deux ans après résection de son canal excréteur. (*Arch. d'Anat. microsc.* T. IX Fasc. I).
1906. J. WILHELMI. Untersuchungen über die Excretionsorgane der Süßwassertricladien. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. LXXX. H. 4).
1906. H. SCHOUTEDEN. Les affinités des Cténophores et des Polyclades. (*Ann. Soc. r. Zool. et Malacol. de Belgique.* T. XI, p. CXVII à CXXVII).
1907. H. MICOLETZKY. Zur Kenntniss der Nerven und Excretionssystem einiger Süßwassertricladien. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. LXXXVII).
1907. I. BÖHMIG. Zur Spermio-genese der Triclade Procerodes gerlachei. (*Arch. de Biolog.* T. XXIII).
1908. P. HALLEZ. Biologie d'un Rhabdocœle parasite du *Cardium edule* L. (*C. R. Ac. Sc. Paris.* 18. mai).
 — Sur la nature syncytiale de l'intestin des Rhabdocœles. (*C. R. Ac. Sc. Paris.* 25 mai).
 — Maturation de l'œuf et cytodièrese des blastomères de *Paravortex cardii*. (*C. R. Ac. Sc. Paris.* 3 août).
 — Destinée des noyaux des cellules lécithogènes des Rhabdocœles. (*C. R. Ac. Sc. Paris.* 17 août).

EXPLICATION DES PLANCHES

Lettres communes à toutes les figures.

- | | |
|---|--|
| <i>B.</i> Bouche. | <i>glæ.</i> Glandes œsophagiennes. |
| <i>C.</i> Cerveau. | <i>gl. pol.</i> Globule polaire. |
| <i>E.</i> Embryon. | <i>gph.</i> Gaine pharyngienne. |
| <i>I.</i> Intestin. | <i>l.</i> Lécithe. |
| <i>L.</i> Lécithogènes. | <i>ld.</i> Lécithoductes. |
| <i>T.</i> Testicules. | <i>m.</i> Muscle. |
| <i>at.</i> ♂ Atrium mâle. | <i>ne.</i> Noyaux embryonnaires. |
| <i>at.</i> ♀ Atrium femelle. | <i>nopt.</i> Nerf optique. |
| <i>bv.</i> Balles vitellines. | <i>np.</i> Noyau de la cellule pigmentaire de l'œil. |
| <i>c.</i> Cils. | <i>nv.</i> Noyaux vitellins. |
| <i>cat.</i> Canal atrial. | <i>o.</i> Orifice sexuel. |
| <i>cd.</i> Canal déférent. | <i>œ.</i> Œsophage. |
| <i>cp.</i> Amas cellulaire postérieur de l'embryon. | <i>ov.</i> Ovaires. |
| <i>cq.</i> Coque. | <i>ovd.</i> Oviductes. |
| <i>cq'.</i> Coque vide et recroquevillée. | <i>oovd.</i> Orifice de l'oviducte dans l'ovaire. |
| <i>cr.</i> Corps réfringent de la coupe pigmentaire de l'œil. | <i>p.</i> Pénis. |
| <i>ep.</i> Epithélium. | <i>pg.</i> Pigment de l'œil. |
| <i>epint.</i> Syncytium intestinal. | <i>ph.</i> Pharynx. |
| <i>fc.</i> Fibres circulaires. | <i>sp.</i> Spermatozoïdes. |
| <i>fdv.</i> Fibres dorso-ventrales. | <i>tc.</i> Tissu conjonctif. |
| <i>fl.</i> Fibres longitudinales. | <i>tn.</i> Troncs nerveux postérieurs. |
| <i>fr.</i> Fibres radiaires. | <i>vs.</i> Vésicule séminale. |
| <i>glat.</i> Glandes atriales ou coquillières. | <i>y.</i> Œil. |
| | ♂. Pronucleus mâle. |

PLANCHE XXV

- FIG. 1. Coupe de l'estomac d'un *Cardium* passant par un parasite adulte. (× 22). *P.* Parasite
S. Stylet cristallin. *Fl.* Flèche tricuspide.
- FIG. 2. Coupe de l'intestin d'un *Cardium* avec un jeune parasite. (× 56). *P.* Parasite. *c.* Contenu intestinal.
- FIG. 3. Aspect habituel du parasite dans son mouvement de tournoiement.
- FIG. 4. Aspect du parasite lorsqu'il nage en ligne droite.
- FIG. 5. Epiderme en coupe tangente à la surface. (× 560.)
- FIG. 6. Coupe transversale des téguments. (× 560). *cb.* Corpuscules basaux.
- FIG. 7. Cellule de l'épiderme. (× 1334). *b.* Bulbes des cils. *cb.* Corpuscules basaux.
- FIG. 8. Partie d'une coupe sagittale. (× 200).
- FIG. 9. Partie d'une coupe horizontale passant par le cerveau et les yeux. (× 200).
- FIG. 10. Coupe transversale un peu oblique du pharynx et de l'œsophage. (× 1000).
- FIG. 11. Pycnose des noyaux de l'intestin. *A.* Noyau normal. — *B.* Disparition du nucléole et épaissement du réseau de chromatine. — *C* et *D.* Condensation de la chromatine en une seule masse. — *E.* Condensation de la chromatine en deux îlots. — *F* à *I.* Pycnose achevée ; en *I*, il y a trois îlots de chromatine.
- FIG. 12. Coupe passant par les yeux et l'œsophage. (× 360).

PLANCHE XXVI

- FIG. 13. Coupe transversale un peu en arrière de l'œsophage et montrant qu'il n'y a pas de démarcation nette entre le syncytium intestinal et le réticulum conjonctif. *I.* Lumière de l'intestin. (× 360).

- FIG. 14. Syncytium digestif et tissu conjonctif environnant.
 FIG. 15. Partie d'une coupe transversale montrant un embryon pénétrant dans l'intestin. (× 360).
 FIG. 16. Noyau des cellules ganglionnaires du cerveau.
 FIG. 17. Canaux excréteurs. *A.* Canal en section transversale entièrement entouré par deux cellules migratrices. — *B.* Canal en section longitudinale montrant un flagellum et une cellule migratrice qui lui est accolée. — *C.* Coupe passant par la paroi du canal de la précédente coupe. — *D.* Canal excréteur vu sur l'animal vivant.
 FIG. 18. Coupe longitudinale montrant la jonction du lécithogène et de l'ovaire. (× 200).
 FIG. 19. Coupe transversale passant par la vésicule séminale et le pénis. (× 360).

PLANCHE XXVII

- FIG. 20. Reconstitution des principaux organes d'un individu d'une longueur de 0,605 mm vu par la face ventrale. (× 200).
 FIG. 21. Reconstitution de l'appareil copulateur du même individu, en coupe longitudinale. (× 200).
 FIG. 22. Coupe transversale passant par le point de jonction de l'ovaire et de la glande lécithogène. (× 200).
 FIG. 23. Coupe transversale montrant à droite de la figure l'oviducte avec un amas de spermatozoïdes et aboutissant au point de jonction du lécithogène et de l'ovaire. Les cellules lécithofères affluent en ce point et forment une hernie latérale; c'est un cocon en voie de formation. (× 667).
 FIG. 24. Partie plus grossie de la coupe précédente. Cocon en voie de formation.
 FIG. 25. Partie de coupe passant par le même cocon en voie de formation. L'ovule entouré par les cellules lécithofères n'est pas encore complètement détaché de l'ovaire.
 FIG. 26. Cellules lécithofères à divers stades. (× 1000).
A. Extrémité d'une ramification du lécithogène d'un adulte avec cellules en caryocinèse. — *B.* Première apparition des mitochondres. — *C.* Les chondromites sont constitués par des filaments relativement gros et par des grains encore petits. — *D.* Cellules lécithofères à peu près à maturité.

PLANCHE XXVIII

- FIG. 27. Coupe transversale passant par le point d'union des oviductes avec les ovaires. (× 360).
 FIG. 28. Coupe d'un œil. — *Lent.* Lentille. — *pg.* Pigment. — *gopt.* Ganglion optique.
 FIG. 29. Partie d'une coupe oblique passant par l'axe d'un des deux canaux déférents. (× 360).
 FIG. 30. Coupe de l'atrium mâle. (× 360).
 FIG. 31. Coupe du canal utérin et des glandes coquillières. (× 360).
 FIG. 32. Coupe de l'atrium femelle et des glandes coquillières. (× 360).
 FIG. 33. Terminaison de l'atrium femelle, origine des oviductes. (× 360).
 FIG. 34. Coupe passant par les oviductes et leurs glandes. (× 360).
 FIG. 35. Coupe de l'atrium femelle d'un individu présentant un cocon en voie de formation. L'atrium femelle contient un coagulum, produit de la sécrétion des glandes atriales. (× 360).
 FIG. 36. Pénis en état de rétraction montrant les cellules du plancher de la vésicule séminale. (× 360).
 FIG. 37. Coupe du pénis montrant les lobes denticulés invaginés. (× 360).
 FIG. 38. Coupe du pénis montrant les lobes denticulés dévaginés. (× 360).
 FIG. 39. Autre coupe du même pénis. (× 360).
 FIG. 40. Une cellule de la membrane propre du testicule, décollée du tissu conjonctif dense (*tc*) qui entoure les testicules, avec les prolongements fibreux qu'elle envoie dans le testicule. (× 1334).

PLANCHE XXIX

- FIG. 41. Partie périphérique du testicule montrant les spermatogonies (*spg*) et les cellules les plus périphériques de deux îlots de spermatocytes de premier ordre (*spcI*). (× 1334).

- FIG. 42. Un groupe de quatre spermatides. Le cytoplasme est encore incomplètement divisé. Les noyaux sont au stade de reconstitution. ($\times 1334$).
- FIG. 43. Deux spermatocytes présentant les caractères de la nécrobiose hyaline avec pycnose du noyau. — *v.* Vacuoles. ($\times 1334$).
- FIG. 44. Deux spermatocytes présentant les caractères de la nécrobiose granuleuse. ($\times 1334$).
- FIG. 45. Diverses phases de la transformation des spermatides en spermatozoïdes. ($\times 2000$).
A. Stade de la reconstitution du noyau. — *A'* et *A''*. Noyau au repos. — *B* et *C.* Condensation de la chromatine. — *D.* Apparition du filament axile. — *E, F, G.* Allongement du noyau et formation du filament caudal. — *H.* Spermatozoïde avec tête en forme de serpe (*n*), acrosome (*a*), centrosome (*c*), filament axile portant un petit renflement (*fa*) et filament caudal (*fc*).
- FIG. 46. Ovule peu de temps après l'encapsulement. ($\times 1000$). — Superposition de deux coupes successives ; les deux sphères se trouvent dans la coupe qui précède le noyau le spermatozoïde occupe la deuxième coupe après le noyau.
- FIG. 47. Trois noyaux vitellins très grossis, au stade de la maturation de l'œuf. Un de ces noyaux a déjà perdu son nucléole. Préparation à l'hématoxyline au fer.
- FIG. 48. Noyaux vitellins vers la fin de la segmentation de l'œuf. La plupart n'ont pas de nucléole. Plusieurs sont étranglés comme s'ils étaient en division directe.
- FIG. 49. Noyaux vitellins paraissant subir une nécrobiose granuleuse. ($\times 1000$).
- FIG. 50. Premier globule polaire et préparation du deuxième fuseau de maturation. Reconstitution d'après huit coupes successives de 0,004 mm. Sur ces huit coupes, deux comprennent toute la chromatine du noyau ovulaire, une intéresse le spermatozoïde. ($\times 1000$). Le cocon contient trois ovules au même stade. — *l.* Lécithe. — *nv.* Noyaux vitellins.
- FIG. 51 à 54. Quatre coupes d'un même œuf au stade de la formation du deuxième globule polaire. ($\times 1000$).
- FIG. 51. Première coupe passant par un centre de radiations.
- FIG. 52. Troisième coupe passant par quatre caryomérites.
- FIG. 53. Quatrième coupe passant par quatre caryomérites et le pronucleus mâle en formation.
- FIG. 54. Sixième coupe passant par le deuxième centre de radiations.
- FIG. 55. Premier globule polaire et préparation du deuxième fuseau de maturation. Superposition de deux coupes successives intéressant toute la chromatine ovulaire, mais ne passant pas par le spermatozoïde. ($\times 1000$).
- FIG. 56. Premier globule polaire, deuxième fuseau de maturation et pronucleus mâle. ($\times 1000$). Superposition de deux coupes. Préparation à l'hématoxyline au fer.

PLANCHE XXX

- FIG. 57 à 73. Blastomères à différentes phases. ($\times 1000$).
- FIG. 57 à 60. Métacinèse.
- FIG. 61. Blastomère au stade de la division longitudinale des quatre chromosomes en forme de V.
- FIG. 61*a.* Un des quatre chromosomes de la figure précédente.
- FIG. 62 et 63. Anaphase.
- FIG. 64. Blastomère immédiatement après la division.
- FIG. 65. Un groupe de quatre blastomères montrant quelques stades de la concentration des quatre caryomérites en un seul globule.
- FIG. 66. Trois blastomères à des stades de la formation des noyaux lobulés.
- FIG. 67 à 70. Blastomères avec noyau lobulé.
- FIG. 71. Macromère d'un stade 3 avec noyau lobulé.
- FIG. 72. Trois blastomères avec noyau au repos.
- FIG. 73. Destruction du noyau lobulé et dispersion des grains de chromatine dans le cytoplasme.
- FIG. 74. Ovule après la formation des deux globules polaires. Le noyau ovulaire constitué par deux chromosomes en forme de V. Pronucleus mâle et sphère avec deux corpuscules centraux. Superposition de trois coupes successives. ($\times 1000$).

- FIG. 75. Superposition de deux coupes successives. ($\times 1000$). Les deux pronuclei à l'état lobulé. Dans le haut de la figure, une sphère étranglée avec deux corpuscules centraux appartenant au second ovule du cocon, et à gauche de la sphère un globule polaire.
- FIG. 76 à 79. Coupes de quatre œufs aux stades 2 et 3, contenus dans un même cocon et dessinés dans leur orientation relative. ($\times 1000$).

PLANCHE XXXI

- FIG. 80 à 89. Blastomères à différents états de la prophase. ($\times 1000$).
- FIG. 80, 80a et 81. Stades à un seul centre de radations. En 80, les huit caryomérites sont indépendants. Dans la figure 80a, la chromatine est fortement condensée. Dans la figure 81, les caryomérites forment quatre groupes binaires dont les axes sont orientés vers la sphère ; il y a en outre dans la cellule deux petits grains supplémentaires de chromatine.
- FIG. 82. Macromère d'un stade 5 présentant trois groupes binaires et un chromosome en forme d'arc.
- FIG. 83. Les caryomérites indépendants ou en groupes binaires sont disposés en cercle à l'équateur du blastomère.
- FIG. 84. Les quatre chromosomes sont constitués et l'on voit à côté du blastomère un granule de chromatine libre.
- FIG. 85. Quelques formes de chromosomes en voie de formation aux dépens des groupes binaires.
- FIG. 86 à 88. Formation de la plaque équatoriale.
- FIG. 89. Préparation montrant le centrosome et son halo clair sur le contour duquel se trouvent quatre points noirs extrêmement petits.
- FIG. 90. Noyaux au repos présentant la structure d'un spirème. ($\times 1000$)
- FIG. 91. Un des plus petits blastomères avec noyau au repos et possédant encore un cytoplasme propre. ($\times 1000$).
- FIG. 92. Quelques phases de la division amitotique des noyaux au repos. ($\times 1000$).
- FIG. 93 et 94. Reconstitution de deux stades 4 d'un même cocon. ($\times 1000$).
- FIG. 95. Reconstitution d'un stade 5. ($\times 1000$).
- FIG. 96. Reconstitution d'un stade 8. ($\times 1000$).
- FIG. 97 et 98. Reconstitution de deux stades 12 d'un même cocon. ($\times 1000$).
- FIG. 99. Une coupe d'un cocon contenant deux œufs en segmentation : à gauche un stade 15 ; à droite un stade 14. ($\times 1000$). — *l.* Lécithe. — *nv.* Noyaux vitellius.
- FIG. 100. Coupe à travers un cocon contenant deux stades à 65 blastomères ; la coupe ne passe que par un seul des deux œufs en segmentation.

PLANCHE XXXII

- FIG. 101. Coupe passant par les deux œufs d'un cocon. Stade à 70 blastomères. ($\times 1000$).
- FIG. 102. Coupe d'un cocon avec deux embryons vers la fin de la segmentation mitotique. ($\times 1000$).
- FIG. 103. Coupe d'un cocon avec deux embryons. Stade de la séparation du lécithe en deux parties : une qui contient les noyaux vitellins et se colore comme le protoplasma ; l'autre divisée en gouttelettes avec vacuoles, séparées les unes des autres par des trabécules de plasma et se colorant par l'éosine. ($\times 1000$).
- FIG. 104. Coupe d'un embryon au stade de la formation des balles vitellines granuleuses. ($\times 1000$).
- FIG. 105. Coupe d'un cocon avec deux embryons. Stade de la formation des balles vitellines. ($\times 1000$).
- FIG. 106. Coupe d'un embryon au commencement de la formation de l'épiderme. En haut et à gauche de la figure, une cellule migratrice allant s'incorporer au plasma périphérique pour former l'épiderme. Dans le bas et à droite de la figure, une autre cellule migratrice libre. ($\times 1000$).
- FIG. 107. Coupe d'un embryon au stade de la formation de l'épiderme primaire et du syncytium

intestinal. Le plasma lécithique périphérique a été utilisé pour la formation de l'épiderme. Le plasmode multinucléé qui constituera la région céphalique et ventrale de l'embryon n'a pas encore de revêtement épidermique. Entre les balles vitellines s'observent des cellules migratrices, première ébauche du syncytium intestinal. ($\times 1000$).

FIG. 108. Coupe d'un cocon avec deux embryons au stade de la formation de l'épiderme et du syncytium intestinal. Dans le bas de la figure, une partie du plasma lécithique non utilisée. ($\times 1000$).

FIG. 109. Coupe d'un embryon à un stade un peu plus avancé. La région céphalique et ventrale de l'embryon est revêtue par l'épiderme cubique. ($\times 1000$).

FIG. 110. Quatre blastomères d'un stade 12. ($\times 1000$).

FIG. 111 à 116. Aspects des cocons sur le vivant. ($\times 250$ environ).

FIG. 111. Au début de la segmentation.

FIG. 112. A un stade de segmentation avancée.

FIG. 113. A la fin de la segmentation.

FIG. 114. Au stade de la formation de l'épiderme.

FIG. 115. Avec embryons ciliés.

FIG. 116. Avec embryons prêts à éclore.

PLANCHE XXXIII

FIG. 117. Coupe transversale dans le cul-de-sac ovarien d'un individu long de 0,625 mm. ($\times 1000$).

FIG. 118 à 121. Première forme embryonnaire. Quatre coupes successives transversales un peu obliques. La face ventrale de l'embryon est dans le bas des figures. ($\times 1000$).

FIG. 122 et 123. Deux coupes horizontales un peu obliques et non successives d'un embryon au stade de la différenciation du cerveau et du pharynx. ($\times 1000$).

FIG. 122. La coupe passe par l'ébauche cérébrale.

FIG. 123. La coupe passe par l'ébauche pharyngienne.

FIG. 124. Un des premiers stades de la formation de l'œil. ($\times 1000$).

FIG. 125. Formation de l'œil; stade plus avancé. ($\times 1000$).

FIG. 126 et 127. Deux coupes transversales d'un pharynx au stade de la formation des cellules pharyngiennes. La figure 126 est plus antérieure que la figure 127. ($\times 1000$).

FIG. 128. Coupe transversale d'un pharynx au stade où les cellules pharyngiennes prennent un aspect aréolaire. ($\times 1000$).

FIG. 129 à 132. Quatre coupes transversales successives d'un pharynx au stade de la formation des faisceaux radiaires et des vacuoles. La coupe 132 passe par l'ébauche de l'œsophage. ($\times 1000$).

FIG. 133. Coupe longitudinale du pharynx et de l'œsophage au même stade que le précédent. ($\times 1000$).

FIG. 134 et 135. Deux coupes d'un pharynx au stade de l'invagination buccale et de la formation de l'épithélium pharyngien. ($\times 1000$).

FIG. 136. Coupe d'un pharynx et de l'œsophage passant par la bouche et la gaine pharyngienne. ($\times 860$).

FIG. 137. Epiderme d'un embryon au moment de l'apparition des corpuscules basaux. ($\times 1000$).

FIG. 138. Cerveau d'un embryon au stade de la coalescence des deux ganglions. ($\times 1000$).

PLANCHE XXXIV

FIG. 139 et 140. Deux coupes transversales, un peu obliques dorso-ventralement, d'un embryon libre dans les tissus maternels. ($\times 1000$).

FIG. 139. La coupe passe par l'œsophage et les ébauches des testicules et des organes copulateurs.

FIG. 140. La coupe passe par les ébauches des ovaires.

FIG. 141. Partie d'une coupe transversale un peu oblique de la partie postérieure d'un embryon libre dans les tissus maternels et montrant l'amas des grosses cellules. ($\times 1000$).

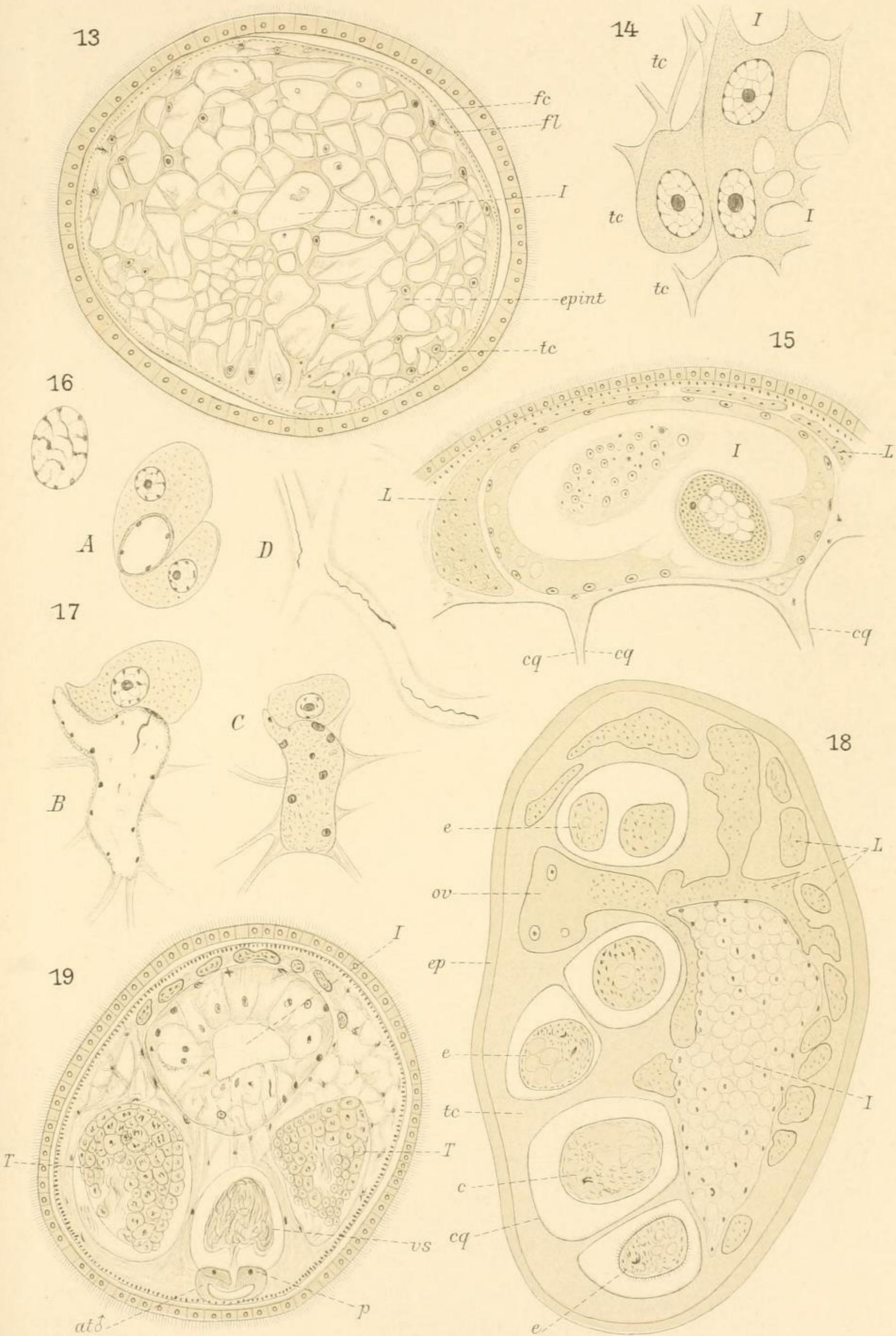
- FIG. 142. Coupe horizontale d'un embryon libre dans les tissus maternels. ($\times 720$). — *ex.* organes excréteurs.
- FIG. 143. Quelques cellules grossies de l'intestin primaire du même embryon.
- FIG. 144. Coupe transversale d'un individu long de 0,230 mm. vers la partie postérieure du corps ($\times 1000$).
- FIG. 145. Coupe de la vésicule séminale, du pénis et de l'atrium mâle d'un individu d'une longueur de 0,215 mm. ($\times 600$).
- FIG. 146. Coupe transversale de la vésicule séminale d'un individu d'une longueur de 0,435 mm., n'ayant pas encore produit de spermatozoïdes ($\times 1000$).
- FIG. 147. Coupe transversale d'un testicule d'un individu de 0,230 mm. ($\times 1000$).
- FIG. 148. Coupe transversale d'un ovaire du même individu de 0,230 mm. ($\times 1000$).
- FIG. 149. Coupe transversale d'un testicule d'un individu de 0,330 mm. ($\times 1000$).
- FIG. 150. Coupe transversale à la limite de l'ovaire et du testicule du même individu de 0,330 mm. ($\times 1000$).
- FIG. 151. Coupe transversale du testicule d'un individu de 0,435 mm. ($\times 1000$).
- FIG. 152. Coupe transversale de l'ovaire du même individu de 0,435 mm. ($\times 1000$).
- FIG. 153. Coupe transversale d'un testicule d'un individu de 0,605 mm. ($\times 1000$).



F. Hallez del

Lith Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

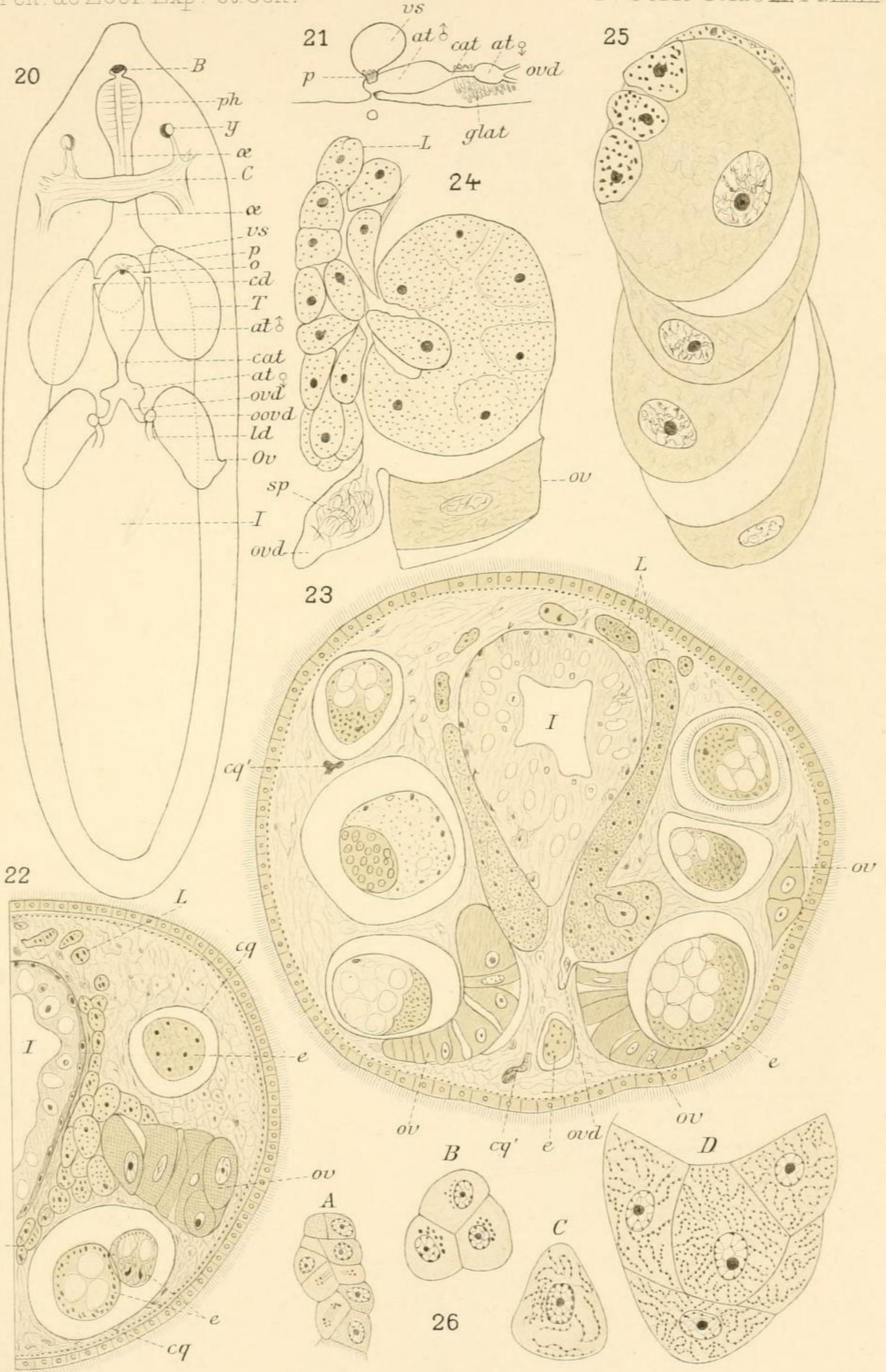
PARAVORTEX CARDII.



P Hallez del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

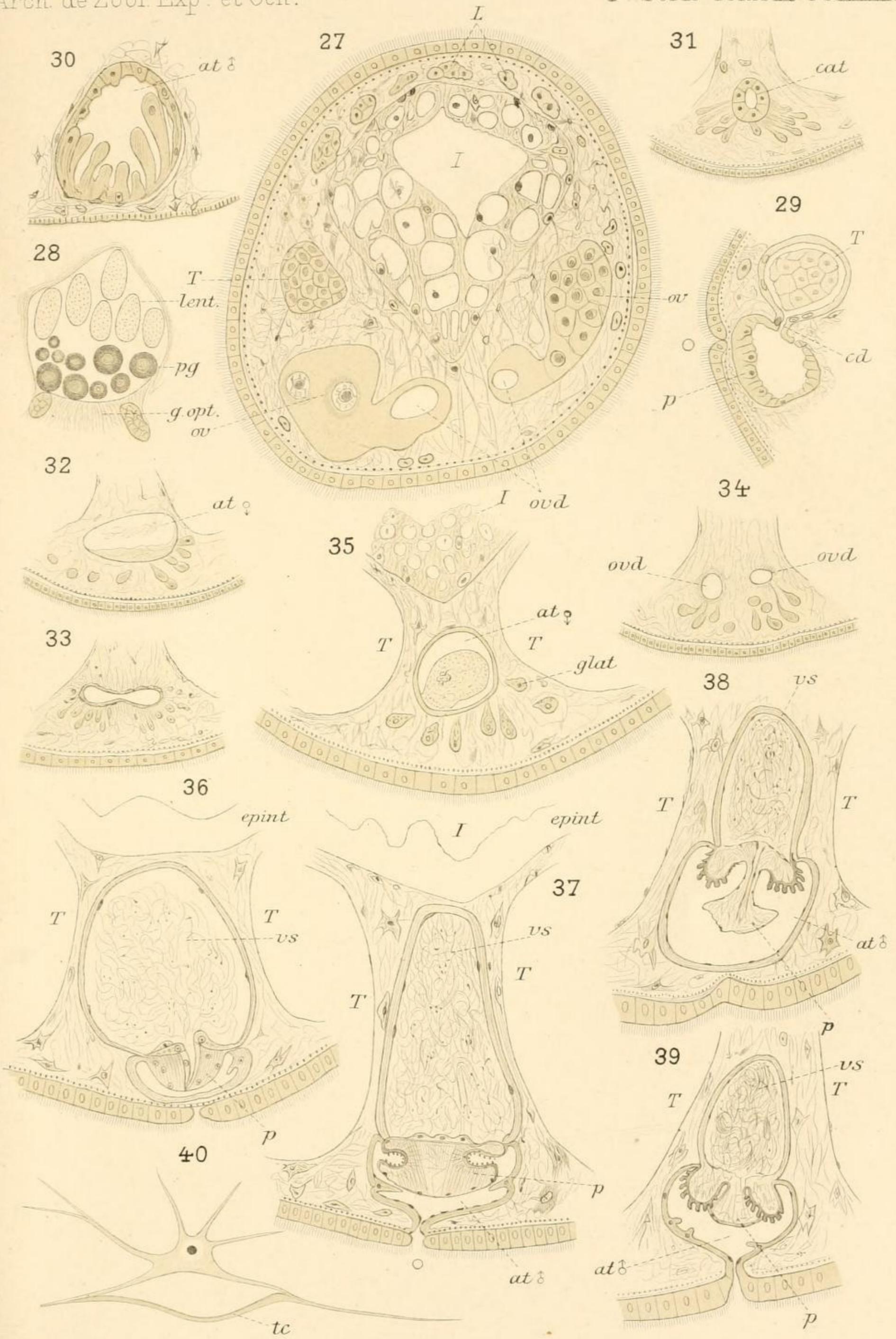
PARAVORTEX CARDII.



F. Hallez del.

PARAVORTEX CARDII

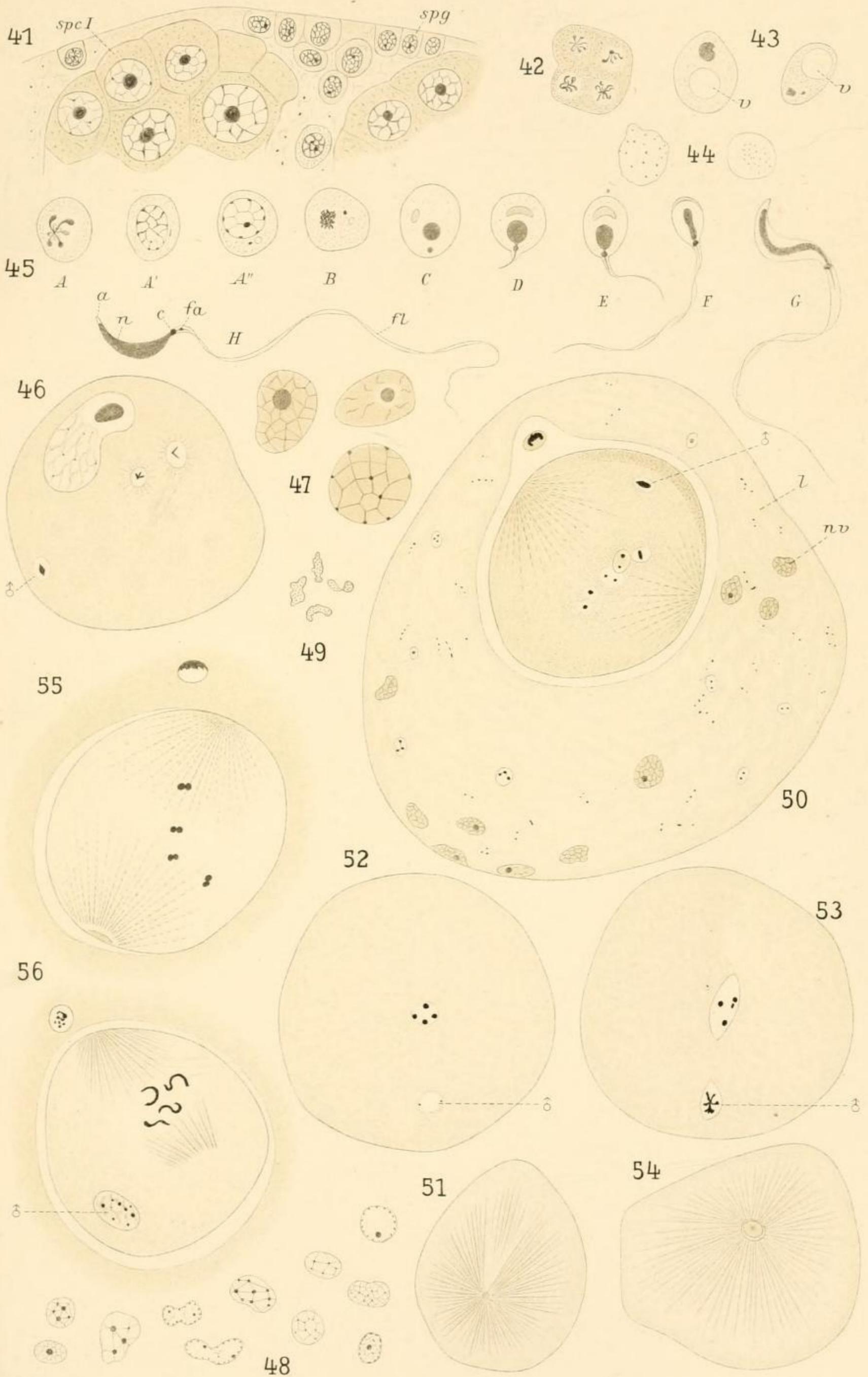
Lith. Anst. v. EA Funke, Leipzig.



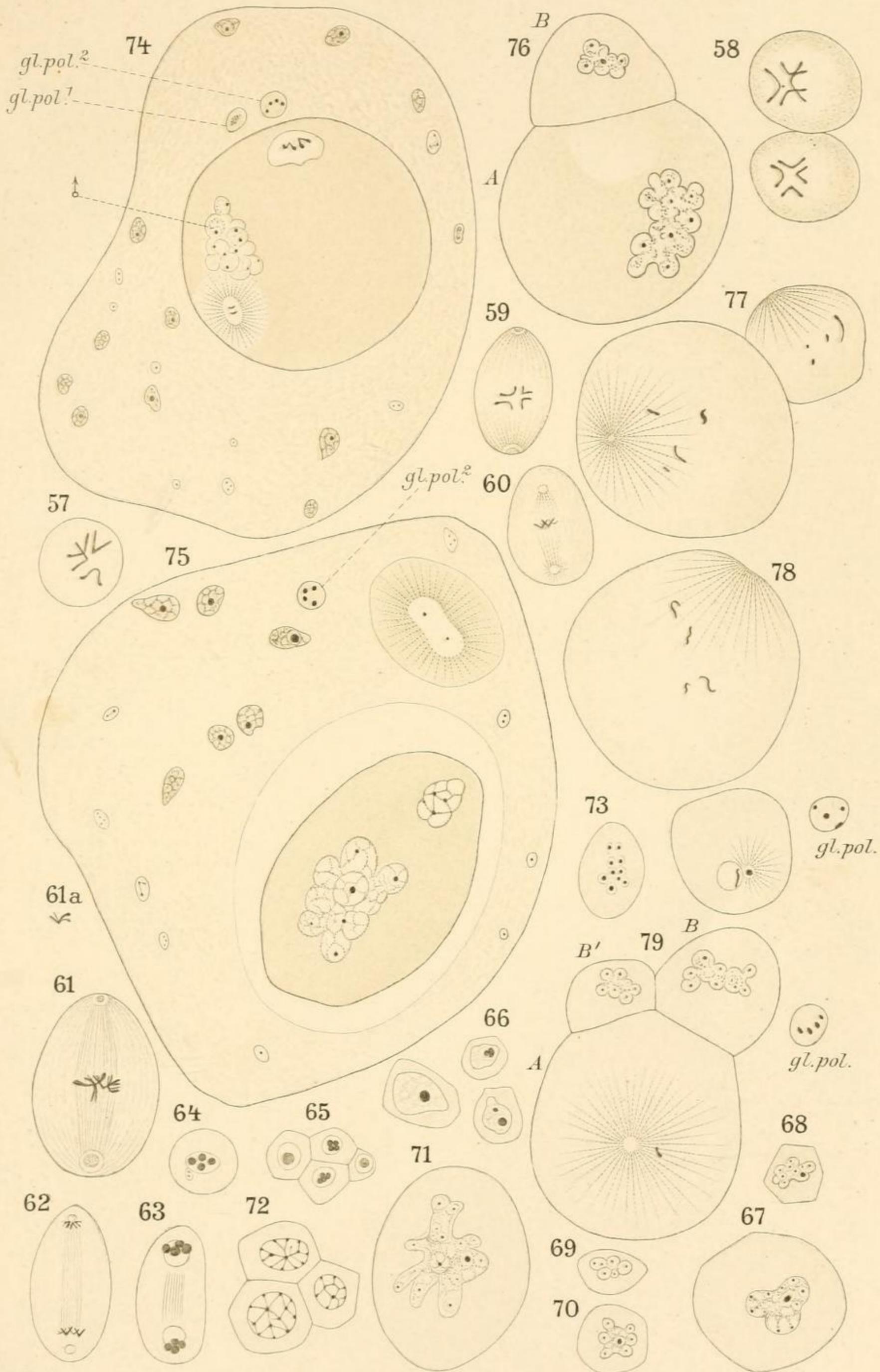
F. Hallez del.

PARAVORTEX CARDII

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



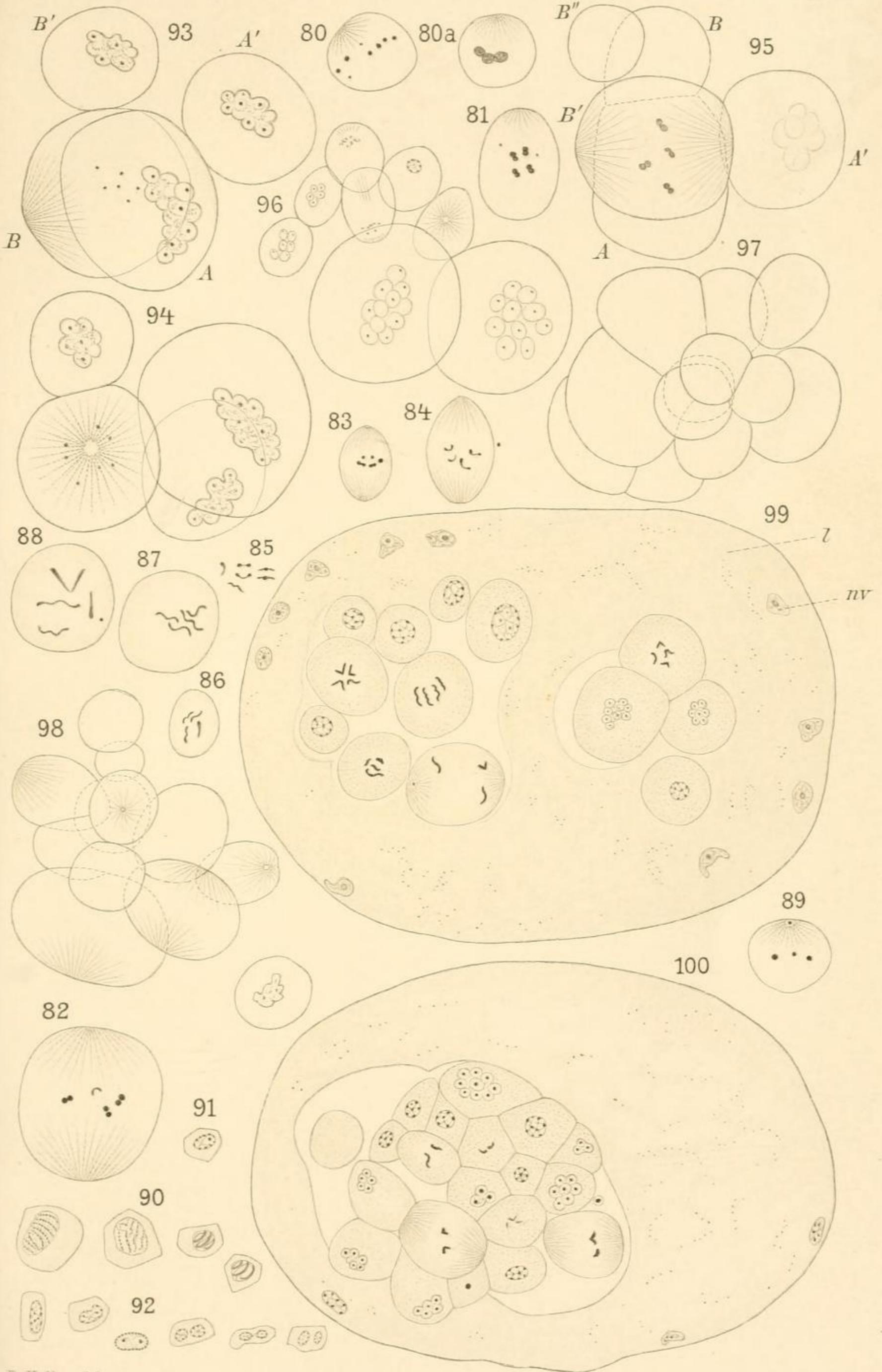
PARAVORTEX CARDII.



P. Hallez del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

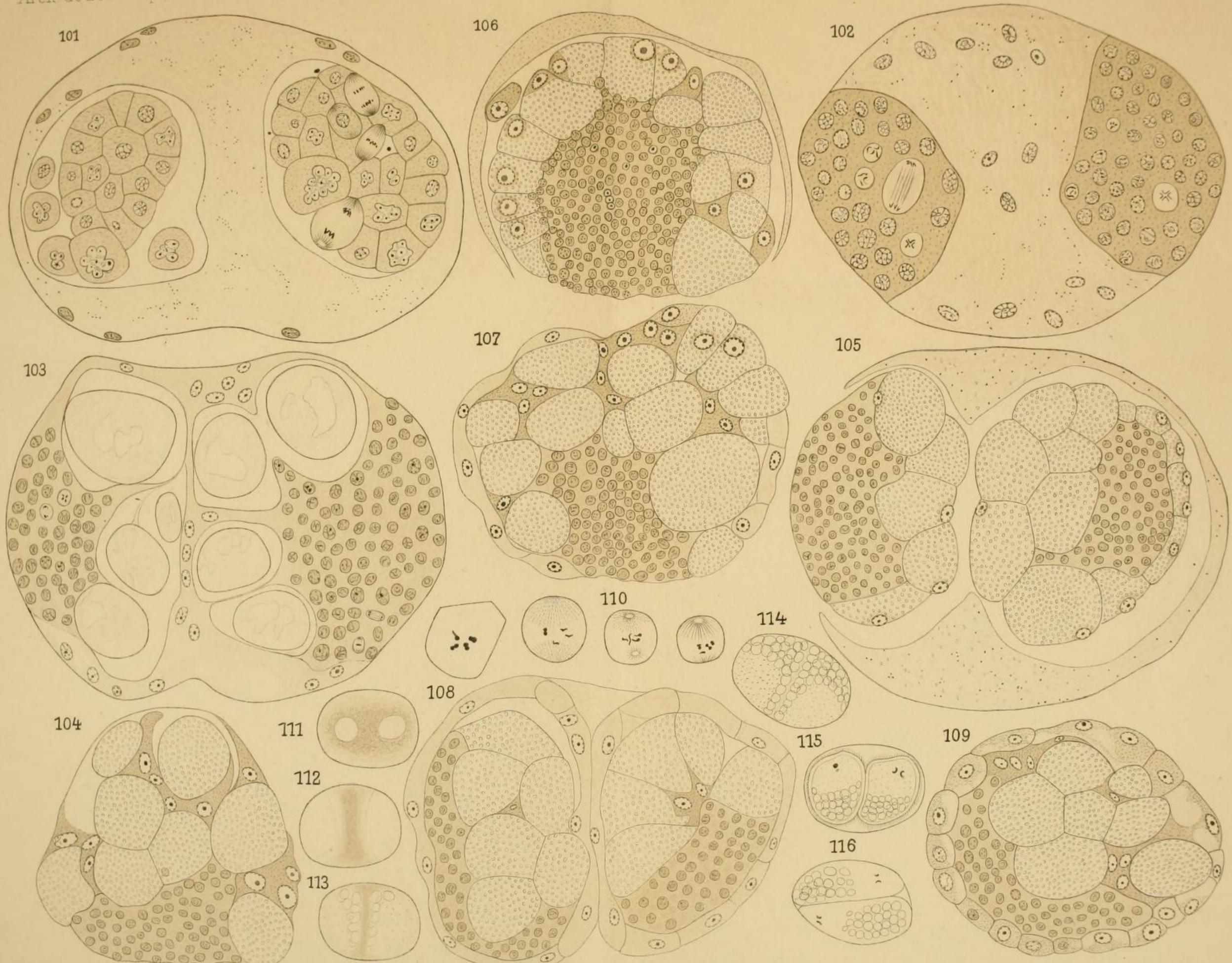
PARAVORTEX CARDII



P. Hallez del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

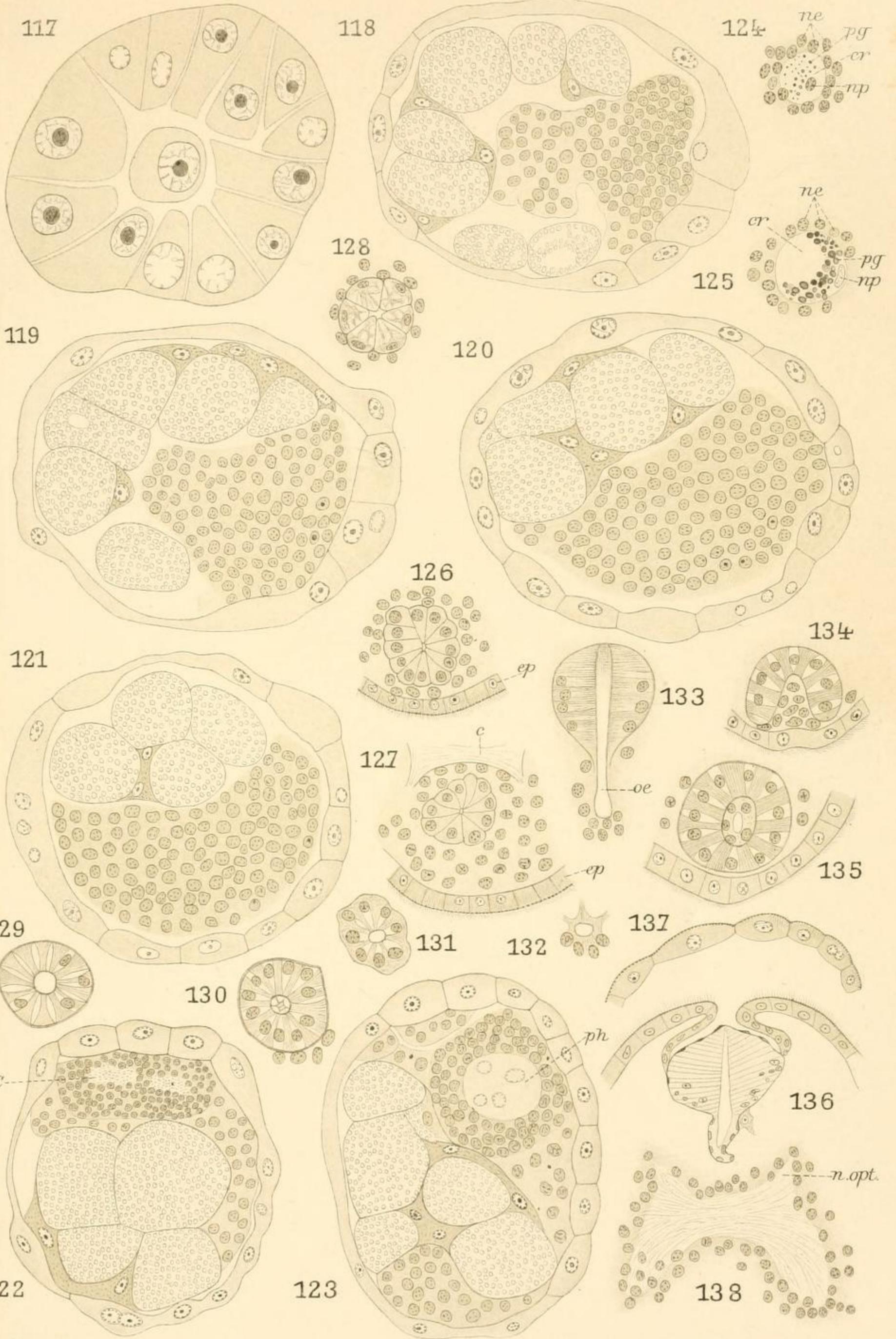
PARAVORTEX CARDII



P. Hallez del.

Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig.

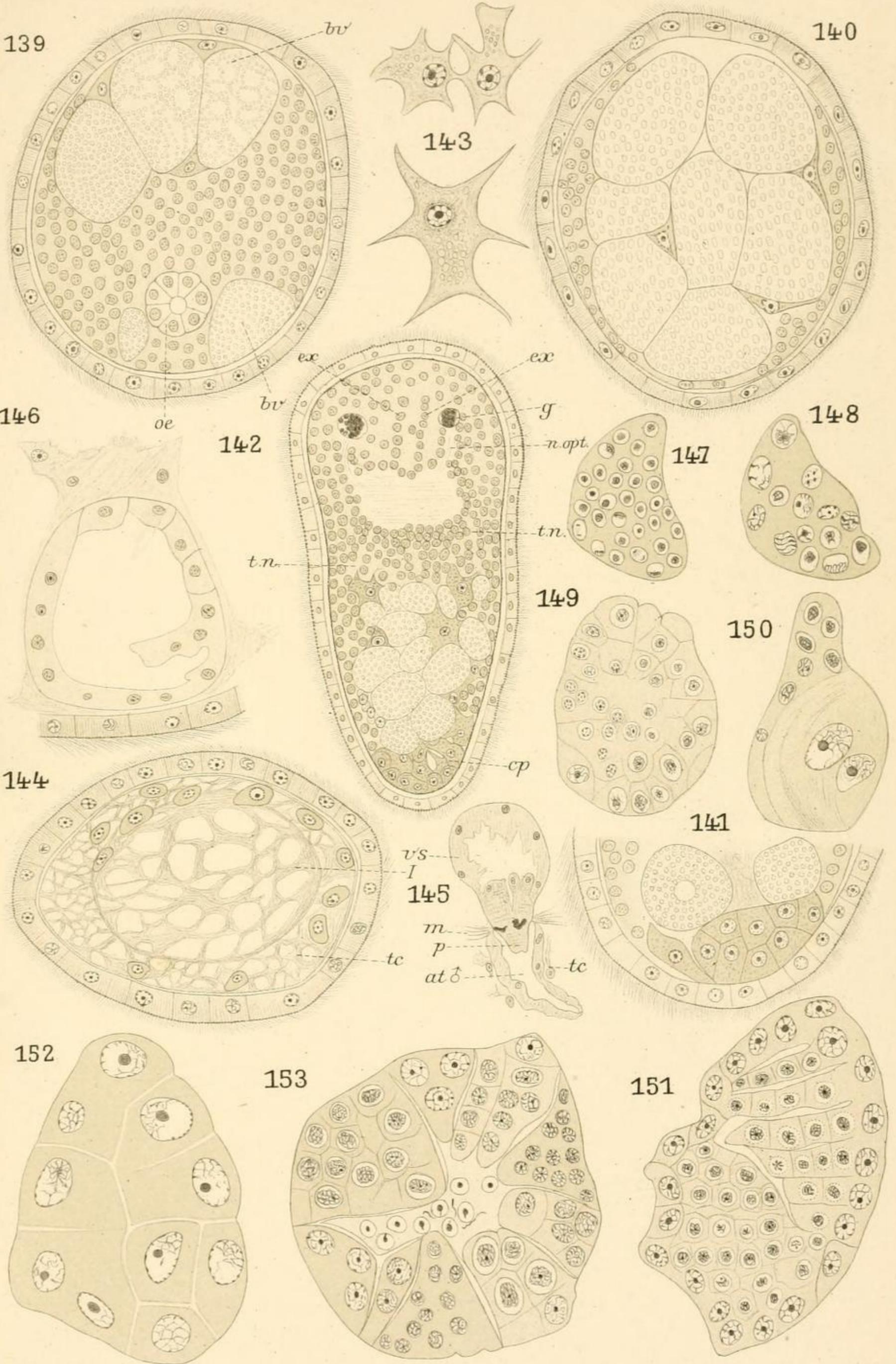
PARAVORTEX CARDII



P.Hallez del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

PARAVORTEX CARDII.



P. Hallez del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

PARAVORTEX CARDII.

a ✓