



BULLETIN BIOLOGIQUE  
DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE

---

TOME LIV

1920

# BULLETIN BIOLOGIQUE

(Précédemment, BULLETIN SCIENTIFIQUE)

DE LA FRANCE  
ET DE LA BELGIQUE

FONDÉ PAR

ALFRED GIARD.

TOME LIV

NOEL BERNARD  
1874 1911



PARIS

Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 3, rue d'Ulm  
Léon LHOMME, rue Corneille, 3.

LONDRES

DULAU & Co, Soho-Square, 37.

## TABLE

---

### I. TRAVAUX ORIGINAUX

---

	Pages
CAULLERY (M.) et MESNIL (F.). — <i>Ancyroniscus Bonnierii</i> C. et M., Epicaride parasite d'un Sphéromide ( <i>Dynamene bidentata</i> Mont. (avec 13 figures) . . . . .	1
GUILLIERMOND (A.). — Les constituants morphologiques du cytoplasme (avec 24 figures) . . . . .	465
KILLIAN (CHARLES) — La sexualité des Ascomycètes et leurs relations avec les autres Champignons (avec 28 figures) . . . . .	179
KREMPF (ARMAND). — <i>Ceolopiana gonoctena</i> (avec 1 planche double et 18 figures) . . . . .	252
MESNIL (F.). — V. CAULLERY.	
NAGEOTTE (J.). — L'organisation du nerf périphérique (avec 14 figures) . . . . .	61
PÉREZ (CHARLES). — Un élevage de Scyphystomes de <i>Cyanea capillata</i> . . . . .	168
ROCHON-DUVIGNEAUD (Dr A.) — La vision et l'œil des Oiseaux (avec 9 figures) . . . . .	109
THOMPSON (WILLIAM-R.). — Recherches sur les Diptères parasites. — I. Les larves des Sarcophagidæ (avec 46 figures et 18 planches) . . . . .	393
TUR (JAN). — Observations sur l'Oogénèse chez le Hanneton ( <i>Melolontha vulgaris</i> L.) (avec 2 planches doubles et 1 figure dans le texte) . . . . .	37
VIRIEUX (J.). — Structure et division cellulaires chez <i>Coscino-discus Grani</i> (avec 1 figure) . . . . .	58

### II. BIBLIOGRAPHIA EVOLUTIONIS

6<sup>e</sup> année, 1920.

TABLE ANALYTIQUE.

---

Le tome LIV a été publié en 3 fascicules sortis des presses aux dates ci-après :

FASCICULE 1 (pages 1 à 107) ; 14 septembre 1920.

FASCICULE 2 (pages 109 à 312 ; *Bibl. evol.* 1 à 80), 31 janvier 1921.

FASCICULE 3;4 (pages 313 à 512 ; *Bibl. evol.*, 81 à 172), 30 avril 1921.

16703

« CŒLOPLANA GONOCYTES »

Biologie, Organisation, Développement.

(Mémoire préliminaire avec 18 figures et la planche V)

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION . . . . .	253
BIOLOGIE. — Habitat. Hôte . . . . .	254
Rapports de <i>Cœloplana gonocytis</i> avec son hôte. — Mimétisme. — Parasitisme temporaire ; relation avec l'évolution ovarienne.	256
MORPHOLOGIE. . . . .	259
<i>Morphologie externe.</i> — Axes cardinaux des Ctenophores et des Anthozoaires . . . . .	260
Face orale. Face aborale. Orifices excréteurs des follicules testi- culaires simples et des testicules composés . . . . .	261
Gaines tentaculaires ; signification morphologique. . . . .	266
Symétrie générale de l'animal. Chiasosymétrie . . . . .	268
<i>Morphologie interne</i> . . . . .	268
<i>Tube digestif.</i> Bouche. Pharynx. Entérotaxelles . . . . .	268
<i>Cavité gastrovasculaire.</i> Homologie des canaux. Réseau méri- dien ; réseau pharyngien ; cils endodermiques. Bourrelets d'endoderme archentérique. Rosettes ciliées . . . . .	275
<i>Appareil tentaculaire.</i> Développement du massif musculaire et du massif colloblastique. Homologies avec la ténio-columelle des Acalèphes . . . . .	281
<i>Appareil gonadique.</i> — Hermaphroditisme protérandrique. Rareté de femelles. Abondance des mâles. . . . .	285
Testicules ; origine, évolution. Oaires . . . . .	286
Parallélisme morphologique entre l'appareil gonadique et l'appa- reil tentaculaire . . . . .	292
Evolution des Oocytes ; dégénérescence lécithogène . . . . .	294

	Pages
<i>Développement.</i> — Larve Cydippe . . . . .	296
Question de la bouche et du pharynx . . . . .	298
Lobes pleuraux, tentacules, vaisseaux . . . . .	303
<i>Régénération.</i> — Etude expérimentale . . . . .	305
Formes à symétrie bilatérale. Comparaison avec la larve des Hexacoralliaires . . . . .	305
Conséquences . . . . .	306
CONCLUSIONS . . . . .	307

Les Cténophores planariformes, ne sont représentés jusqu'à présent, dans nos connaissances, que par un fort petit nombre d'êtres, sur l'organisation desquels nous n'avons que des données très incomplètes.

Les généralisations que leur découverte et leur étude ont provoquées n'ont fait que poser un problème dont les difficultés se précisent parallèlement à la marche de nos progrès, mais malgré leur haut intérêt et leur utilité elles sont encore loin de répondre à la réalité des choses ; elles sont loin d'avoir trouvé une forme d'équilibre durable.

Il ne faut donc pas s'étonner de voir un des derniers travaux, le plus étendu et le plus détaillé que nous possédions sur ces animaux, celui de MORTENSEN (1912), s'engager dans une voie toute différente de celle qui semblait s'offrir à ses prédécesseurs immédiats.

MORTENSEN, en effet, dans son beau mémoire sur *Tjalfiella tristoma* Mortensen, après une longue critique des faits et des conceptions de ses devanciers, revient aux idées anciennes exprimées en 1884 par LANG : il adopte intégralement et dans toutes leurs conséquences les conclusions de l'auteur de la monographie des Polyclades sur les relations de filiation directe des Planaires et des Cténophores plats. Il se trouve ainsi conduit aux mêmes vues générales que son guide sur les rapports des axes cardinaux des Cténophores et des Platodes, et par là sur les rapports des animaux rayonnés avec les bilatéraux.

A ce dernier point de vue, l'étude assez complète que j'ai pu faire d'une espèce nouvelle du genre *Cæloplana*, me permet de présenter à mon tour des conclusions très différentes de celles auxquelles a été amené MORTENSEN.

Les notions générales concernant l'orientation comparée et l'homologie des axes directeurs des rayonnés et des Métazoaires bilatéraux, qu'il m'a été donné d'atteindre en observant cette forme nouvelle, sont d'ailleurs en harmonie parfaite avec celles qui se dégagent de mes recherches sur l'embryogénie des Anthozoaires 1919-1920. Je pense que cette concordance suggestive sera de nature à faire réfléchir tous ceux qui ont suivi CLAUS (1886), dans sa tentative d'assimilation du plan sagittal conventionnel des Cténophores avec le plan sagittal des animaux supérieurs ; elle constitue un hommage naturel rendu à la pénétration d'esprit dont ont fait preuve CHUX (1881) et WILLEY (1896) en saisissant la grande importance morphologique du plan tentaculaire chez les Cténophores et en prévoyant son rôle en morphogénie générale.

### 1. Biologie.

J'ai trouvé le *Platycténide* qui fait l'objet de ce mémoire préliminaire sur les bords de la mer de Chine pendant l'été de l'année 1916. On le rencontre en grande abondance sur les falaises sous-marines des points rocheux de la côte d'Annam. Les échantillons que je vais étudier ici, proviennent de la baie de Nha-trang.

Pendant toute la belle saison, c'est-à-dire tant que souffle la mousson du Sud-Ouest et pendant les premiers jours et les derniers du régime de la mousson du Nord-Est, on peut se procurer aisément ces animaux en explorant les promontoires formés de roches primitives qui constituent les principaux accidents géographiques de la côte, à l'intérieur de la baie et ceux des îles que renferme cette baie. Le faciès rocheux exposé à l'action des fortes houles et au régime de la haute mer est le seul qui lui convienne. C'est en effet une forme à laquelle sont indispensables, bien qu'elle ait une vie sédentaire et un habitat côtier, les conditions de la vie océanique au grand large : elle ne peut supporter la moindre dessalure et malgré l'extrême fragilité de ses tissus, elle se complait sur des surfaces qui reçoivent chaque année durant des mois, au cours de la mauvaise saison, l'assaut furieux de toutes les houles du Nord-Est. Ces points sont complètement inaccessibles au pêcheur et au Zoologiste depuis

la fin de l'automne jusqu'au commencement du printemps. Par contre pendant les beaux jours, ils sont protégés des brises du Sud-Ouest par les hautes falaises qui les dominent presque toujours ; ils sont alors d'un abord facile : les excellents abris qu'ils offrent à ce moment leur valent d'être fréquentés par une faune pélagique extrêmement riche dans laquelle dominent les Cténophores et en particulier les Cténophores lobés.

Le niveau marin recherché par *Cæloplana gonoctena* commence à la limite inférieure du balancement des marées ; il s'étend à quelques mètres au-dessous. Au point de vue biologique cet horizon peut se définir d'un mot : c'est, dans les mers chaudes, le niveau des Hexacoralliaires constructeurs de récifs, c'est celui des récifs coralliens. Il aurait pour équivalent sur les côtes des régions tempérées la zone des Laminaires. Mais les Hexacoralliaires ne sont pas les seules formes caractéristiques de cet horizon. Dans la région Indo-Pacifique, ils sont accompagnés, je devrais même dire légèrement précédés par les Octocoralliaires. Sur les côtes de la mer de Chine on constate, en outre, que les Octanthides se substituent aux Hexacoralliaires, dans le même niveau marin, lorsque certaines conditions d'agitation des eaux, d'exposition directe au choc des lames, peut-être aussi de nature minéralogique du fond, sont réalisées. Or il se trouve que le faciès à *Cæloplana* réunit précisément toutes ces conditions. C'est donc avec cet entourage d'Octocoralliaires variés que vit la forme dont nous entreprenons l'étude. Cette remarque nous conduit à dire que *Cæloplana gonoctena* ne mène pas dans ce milieu une vie libre et indépendante : parmi ces nombreux Octocoralliaires elle a adopté pour support et pour hôte l'un d'eux à l'exclusion de tous les autres.

J'ai adressé en 1918 plusieurs échantillons de cet Octocoralliaire à M. HICKSON qui a consenti à les examiner. Il a fait une étude approfondie de cet Anthozoaire qu'il considère comme une espèce nouvelle : il a bien voulu me la dédier (*Alcyonium Kremphi*) (Hickson). Au cours de son travail (1919) M. HICKSON est conduit à envisager la question des relations biologiques de l'Alcyonaire avec le Cténophore, et moi-même à la suite du mémoire du savant professeur de l'Université de Manchester, j'ai donné dans une note complémentaire (1919) un résumé des connaissances que j'ai acquises, en fréquentant les côtes de la mer de

Chine, sur la physiologie des rapports de ces deux Cœlentérés. Voici ce qu'il faut en retenir.

*Alcyonium Kremphi* (Hickson) ne se rencontre jamais qu'en faciès rocheux. Mais je distinguerai dans cet habitat général trois physionomies secondaires. Premièrement : roches exposées au choc direct des houles du Nord-Est et soumises à des variations périodiques de la salure de l'eau (proximité de l'embouchure d'une rivière torrentielle). Deuxièmement : roches à régime marin jamais atteintes par les apports d'eau douce, mais abritées du Nord-Est. Troisièmement : roches à la fois balayées par le Nord-Est et baignées par les eaux toujours pures du large. Lorsque dans la baie de Nha-trang on rencontre dans ce dernier habitat des colonies encroûtantes d'*Alcyonium Kremphi* on peut être assuré de les trouver abondamment pourvues de *Cæloplana gonoctena*. Il n'est pas rare en effet de voir des colonies de ce coralliaire, grandes comme la moitié de la main, donner asile à une cinquantaine d'individus de *Cæloplana*, quelquefois même davantage. Signalons que l'on trouve sur les échantillons d'*Alcyonium Kremphi* vivant dans le faciès qui convient à *Cæloplana gonoctena* toute une série de parasites ou de commensaux. Je citerai : un Polyelade, un Crabe de petite taille appartenant au groupe des Portunidés, un Ophiure, une Annélide, enfin une espèce nouvelle d'Hydraire, *Clava Kremphi* (Billard) décrite en 1918 par M. BILLARD et considérée par lui comme nettement parasite.

Envisageons maintenant les rapports du Cténophore avec son hôte. Il est tout d'abord difficile, sans un examen très attentif, de se rendre compte de la présence de *Cæloplana gonoctena* sur une colonie d'Alcyonaire, tant ces deux Cœlentérés offrent de points communs de ressemblance superficielle extérieure. Le coralliaire, demi contracté à sa sortie de l'eau, se montre pourvu d'une coloration gris perle très claire. Sur ce fond général se détachent de petits points bruns qui représentent les portions encore visibles des polypes qui n'ont pas eu le temps d'abriter sous le cœnenchyme la portion exsertile et fortement colorée en brun de leur corps (colonne et disque buccal). Comme son support, le Cténophore est d'une teinte générale très claire : il est d'un blanc laiteux, parsemé de taches brunes qui paraissent capricieusement disposées lorsque l'animal par son adhérence

intime à l'ectoderme de son hôte épouse toutes les irrégularités de sa forme extérieure. Il faut alors des yeux exercés pour reconnaître *Cæloplana gonocytina* dans le voile opalescent, ponctué de brun, qu'elle semble former sur le Coralliaire.

La présence du Cténophore est beaucoup plus facile à déceler lorsqu'il se détache partiellement de l'Alcyon pour ramper au-dessus de lui en prenant point d'appui sur les extrémités supérieures de ses saillies mamillaires : c'est dans cette attitude que l'animal a été saisi par la photographie représentée fig. 3, planche 5.

Je ne crois pas que les dispositions mimétiques que nous venons de signaler soient d'une bien grande utilité pour la forme qui les présente. Je ne pense pas non plus que ce mimétisme, dont la perfection est très grande pour l'œil humain, ait été favorisé et accentué par la sélection ; il me paraît résulter d'une simple conjonction entre quelques-uns des caractères de ces deux êtres qui ont poursuivi, chacun de leur côté et pour leur propre compte, le développement de leurs aptitudes morphologiques (<sup>1</sup>).

Les rapports de *Cæloplana gonocytina* avec *Aleyonium Kremphi* semblent paisibles durant la plus grande partie de l'année. Le Cténophore est d'une extrême nonchalance, il reste des heures à la même place sans un mouvement si rien ne vient le troubler. Il semble vivre sans causer aucun dommage, ni aucune gêne à son hôte. Cette immobilité presque complète, cette torpeur surprenante chez un être pourvu d'un système musculaire remarquablement développé, incite à se demander quel peut être son régime alimentaire. Je n'ai jamais rien trouvé dans son tube digestif ou dans sa cavité gastrovasculaire qui fut susceptible de fournir une indication à ce sujet. Il est possible qu'il absorbe les sécrétions produites en très grande abondance par l'ectoderme du coralliaire, soit qu'il utilise directement leurs substances solubles, soit qu'il transforme par un véritable travail de digestion leurs éléments constitutifs les plus

(<sup>1</sup>) Ce mimétisme diffère essentiellement de celui qui a été observé par GIARD (1873) et par FRANCOIS (1898) sur *Cycloporus papillosus* Lang. Cette planaire qui vit sur des Botrylles présente une coloration variable en rapport avec celle de l'ascidie composée sur laquelle elle s'établit et aux dépens de laquelle elle semble s'alimenter.

importants, les mucines par exemple. Une telle alimentation ne semble d'ailleurs pas suffisante pour assurer le cycle évolutif complet de *Cæloplana gonoctena* : nous voyons en effet vers le milieu de l'été cet animal transformer radicalement son régime, et s'attaquer directement au Coralliaire dont il paraît jusqu'à ce moment n'avoir été que le commensal. Le dommage qu'il fait subir à la colonie de l'Aleyonaire est très important. Les dégradations entament le cœnenchyme et les polypes de l'Octocoralliaire ; elles vont jusqu'à l'abrasion complète de ses saillies mamillaires. Une pareille transformation des mœurs du Cténophore n'entraîne d'ailleurs pas de modification apparente de son port ni de ses habitudes musculaires. Il conserve toute sa nonchalance et se contente seulement pour dissoudre les tissus de son hôte d'ouvrir la bouche toute grande et d'appliquer intimement et directement sur le coralliaire les surfaces digestives de son estomac : il se comporte donc à peu de choses près, dans cette circonstance, comme le ferait une Étoile de mer vis-à-vis de sa proie.

Cette période redoutable pour la colonie d'*Aleyonium Krempfi* prend fin au commencement de l'automne. Je suis porté à croire, sans pouvoir en fournir la preuve, qu'il y a chez *Cæloplana gonoctena* une relation entre les causes déterminantes de cette transformation temporaire de son régime et le développement de ses gonades femelles.

Avant de laisser ce sujet, remarquons que l'avenir de l'Aleyonaire n'est pas compromis par les lésions souvent très profondes et en apparence très graves que lui fait subir le Cténophore durant les quelques jours pendant lesquels ses mœurs deviennent celles d'un carnassier. A la faveur du long répit qui lui est accordé, le coralliaire répare ses pertes ; il régénère ses polypes et son cœnenchyme, il reconstitue même ses saillies mamillaires abrasées.

Il est intéressant de constater que les trois formes de Platycénides les plus récemment découvertes et décrites, *Tjalfiella tristoma* 1910-1912, *Cæloplana gonoctenu* 1916-1919-1920, et *Cæloplana Bocki* Taku Komai 1918-1920, ont été trouvées vivant en commensal sur des Aleyonaire. Ni MORTENSEN pour *Tjalfiella*, ni TAKU KOMAI pour *Cæloplana Bocki* ne signalent de faits comparables à ceux que je viens de faire connaître ; mais il

semble cependant que l'on soit autorisé à faire le rapprochement suivant : *Tjalziella tristoma*, *Cæloplana gonoctena*, *Cæloplana Bocki*, espèces recueillies sur des Alcyonaires étaient pourvues de gonades mûres à la fois mâles et femelles ; toutes les autres formes de Platyténidés recueillies sur des substratums indifférents étaient incomplètement mûres (gonades mâles seulement) *Ctenoplana Kowalewsky* (WILLEY), ou totalement immatures, *Ctenoplana Kowalewsky* (KOROTNEFF), *Cæloplana Metschnikovi* (KOWALEWSKY), *Cæloplana Mitsukuri* et *Cæloplana Willeyi* (ABBOTT).

Nous ne tirerons pas d'autres conclusions de ces faits ; nous sommes encore trop ignorants de la biologie des êtres qui constituent ce groupe, mais nous avons tenu à les présenter sous la forme d'un rapprochement critique.

## 2. Morphologie de « *Cæloplana gonoctena* ».

Pour étudier l'organisation de *Cæloplana gonoctena*, il est indispensable de la séparer de son hôte : ce n'est pas toujours facile : l'adhérence du Cténophore à l'ectoderme du Coralliaire est très grande, d'autre part la fragilité de ses tissus est extrême.

De plus pour arriver à lire clairement la disposition de leurs organes il est nécessaire d'observer des sujets spontanément étalés, à système vasculaire bien dilaté. Enfin il faut en même temps alimenter l'animal. Je suis parvenu à satisfaire à ces deux dernières exigences en soumettant mes élevages à l'action d'un bain nutritif à base d'acides aminés : la durée de ce bain n'excédait pas une demi-heure ; il était répété tous les jours. Sous son influence les animaux s'épanouissent et s'étalent au point de devenir transparents : il est alors facile soit de les observer vivants, soit de les fixer dans des attitudes favorables à l'étude qu'il eût été impossible d'obtenir autrement.

Grâce à cette méthode que j'exposerai un jour en détail, j'ai pu conserver en bon état pendant plusieurs mois des animaux séparés de leur hôte : c'est à elle encore que je dois d'avoir pu suivre et analyser dans d'excellentes conditions la remarquable aptitude à la régénération que présente *Cæloplana gonoctena*.

### A. — *Morphologie externe.*

L'animal arraché à son support naturel se laisse tomber sans grande réaction, au fond du vase dans lequel on le dépose. Après quelques minutes d'efforts accomplis avec des gestes lents et paresseux, jamais avec cette promptitude, cette vivacité qui caractérise l'activité des Polyclades, il adhère au nouveau substratum qui lui est offert, avec autant de force que sur son hôte. La photographie grandeur naturelle (fig. 4, planche 5) nous le montre dans cette attitude. On voit qu'il s'agit d'un être ayant toutes les apparences d'une Planaire. Sa taille varie de 1 à 3 centimètres en longueur sur 1/2 à 1 centimètre en largeur. Son épaisseur est très faible ; sous certaines influences elle se réduit à moins d'un dixième de millimètre : l'animal devient alors presque complètement transparent.

Avant d'aller plus loin, nous devons prévenir le lecteur que dans ce travail, nous avons orienté toutes nos figures conformément à une conception nouvelle des rapports des axes cardinaux des Cténaires avec ceux des Anthozoaires. Je considère le plan tentaculaire des Cténophores, encore appelé plan de l'entonnoir ou plan transverse, comme homologue du plan dorso-ventral des Anthozoaires (<sup>1</sup>).

Par assimilation avec la larve des Anthozoaires, à son stade biradiaire et à son stade tétraradiaire, j'oriente verticalement le plan tentaculaire des Cténophores, suivant lequel sont disposées leurs structures biradiaires.

Fidèle à la même assimilation, lorsque je constate une dissymétrie entre ces structures biradiaires antagonistes, et ce cas est précisément réalisé chez *Cæloplana gonoclena*, j'oriente dorsalement la plus développée d'entre elles, ventralement la moins développée. Il en résulte que l'axe stomacal, encore appelé axe sagittal et considéré, tout à fait arbitrairement, comme comparable à l'axe sagittal des Métazoaires supérieurs, devient dans mes figures et dans mes descriptions un axe pleural.

Ces remarques étant faites, j'aborde la description de *Cælo-*

(<sup>1</sup>) A ce sujet il sera utile de lire une série de notes que j'ai publiées sur l'embryogénie de ces animaux au cours des années 1919-1920.

*plana gonotena*, description au cours de laquelle les innovations qui concernent son orientation se trouveront justifiées.

Je ne dirai que quelques mots de la face orale de cet animal ; c'est par elle que s'établit la forte adhérence de l'animal avec

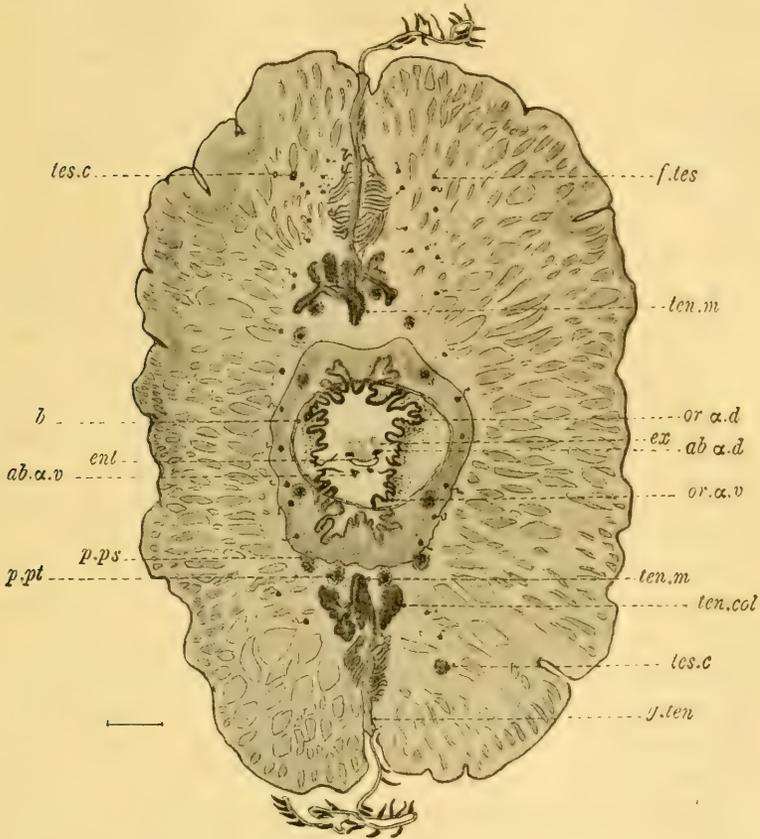


Fig. 1. — *Cæloplana gonotena* vue par sa face orale. *tes. c* = testicule composé. *F. tes* = follicule testiculaire. *ten. m* = massif musculaire du tentacule. *b* = bouche. *or. α. d* = portion orale de l'entérotaxelle alpha dorsale. *ex* = orifice de l'un des deux canaux excréteurs visible par transparence sur l'un des côtés de l'organe aboral. *ab. α. d* = portion aborale de l'entérotaxelle alpha dorsale. *ent*. = orifice de l'entonnoir. *ab. α. v* = portion aborale de l'entérotaxelle alpha ventrale. *or. α. v* = portion orale de l'entérotaxelle alpha ventrale. *p. ps* = papille aborale du canal parastomacal. *p. pt* = papille aborale du canal paratentaculaire. *ten. m* = massif musculaire du tentacule. *ten. col* = massif colloblastique du tentacule. *tes. c* = testicule composé. *g. ten* = gainé tentaculaire (Le trait de repère représente 1 millimètre).

les surfaces sur lesquelles il rampe ou stationne. Cette face orale est ciliée sur toute son étendue.

Elle est percée, à peu près en son centre, d'un large orifice très dilatable pourvu d'un léger sphincter ; c'est la bouche qui est légèrement ovoïde à grand axe perpendiculaire au plan tentaculaire ou plan dorso-ventral (fig. 1 du texte (b)).

*Cæloplana gonoctena* dans sa position physiologique se présente à l'observateur par sa face aborale ; la circonstance est heureuse, car cette face offre un grand intérêt et son étude nous permet de pénétrer profondément dans la connaissance de l'organisation des Plactycténides.

Elle est dépourvue de toute ciliation et beaucoup plus riche que la face orale en éléments glandulaires. Elle ne présente aucune trace de palette. On observe en son centre un organe aboral, pourvu de son otolithe, mais privé de champs latéraux différenciés ; l'organe aboral est en outre flanqué de deux orifices excréteurs situés dans un plan perpendiculaire au plan tentaculaire, c'est-à-dire suivant l'axe pleural. Ces deux orifices sont inégalement développés, l'un est toujours sensiblement plus petit que l'autre. En observant l'animal vivant, j'ai eu l'occasion de voir ces deux pores s'ouvrir très largement et se refermer immédiatement après ; entre le début de l'ouverture et la fin de la fermeture, il s'écoule environ trois secondes. Ce phénomène ne se répète pas assez fréquemment pour qu'il m'ait été possible d'établir s'il obéissait à un rythme régulier. Toute la région que je viens de décrire attire l'attention de l'observateur par sa forte pigmentation brun acajou (voir fig. 1 et 2, planche V).

En s'éloignant de l'organe aboral et en se dirigeant vers les deux extrémités dorsale et ventrale de l'animal, mais sans s'écarter beaucoup de son plan médian dorso-ventral, on constate, sur les individus bien épanouis, à droite et à gauche de ce plan médian, des rangées régulières de papilles semblables à celles qui ont été décrites par ABBOTT chez *Cæloplana Willeyi* et *Cæloplana Mitsukuri*. Mais, contrairement au dispositif réalisé par les deux espèces précédentes, les papilles de *Cæloplana gonoctena* sont simples et régulièrement coniques : elles ne sont ni assemblées en groupe comme chez *Cæloplana Willeyi*, ni frangées ou ramifiées comme chez *Cæloplana Mitsukuri*.

Elles présentent en outre une systématization qui n'a pas été observée par ABBOTT sur les *Cæloplana* japonaises : ces papilles se trouvent en effet réparties suivant les huit canaux homologues des canaux méridiens des Cténophores pélagiques. A l'examen des figures 1 et 2, planche V qui les représentent en plein épanouissement, on serait tenté de croire qu'il n'y a que quatre rangées de ces organes ; ce serait une interprétation erronée.

En réalité, les deux papilles les plus dorsales et les deux papilles les plus ventrales de chacune des quatre rangées observables à l'examen extérieur direct n'appartiennent pas aux quatre séries qu'elles paraissent prolonger distalement ; elles ont une valeur anatomique différente, elles sont situées sur un autre canal ; on remarquera d'ailleurs que sur ces deux figures, elles sont sensiblement plus volumineuses que leurs voisines ; ce sont les papilles qui émanent des deux canaux méridiens paratentaculaires dorsal et ventral. Quant aux autres, elles émanent des deux canaux méridiens para-stomacaux dorsal et ventral. Leur alignement en quatre rangées n'est qu'une illusion descriptive ; anatomiquement, elles se répartissent entre les huit canaux méridiens caractéristiques de tous les Cténophores. Ces papilles dressées vers le pôle aboral, qu'ABBOTT envisage en physiologiste lorsqu'il leur attribue le rôle fonctionnel d'organe respiratoire, sont avant tout des structures morphologiquement représentatives de la portion aborale des canaux méridiens qui se terminent, comme on le sait, en culs de sac noyés dans la mésoglée chez les Cténophores ordinaires. La disparition ou, plus exactement, la condensation de la mésoglée chez les Cæloplanides a isolé et pour ainsi dire disséqué ces culs de sac ; elle les a laissés en saillie sur la face aborale du corps de ces animaux comme un témoignage de la disposition normale chez les formes pélagiques à mésoglée hypertrophiée.

Ces papilles sont érectiles. La figure 1, du texte les représente aplaties, vues par transparence à travers toute l'épaisseur de la préparation qui a été obtenue par compression légère ; papilles des canaux paratentaculaires p. p. t., papilles des canaux para-stomacaux p. p. s. Un collier de pigment brun-acaïou entoure ces organes à leur base ; quelques taches du même pigment sont disséminées sur leur surface.

Faisant morphologiquement suite à ces huit rangées méridiennes de papilles érectiles, se trouvent huit rangées de petits pores très difficiles à observer sur l'animal vivant ; leur présence n'est pas constante et leur nombre est variable, car ils sont en rapport avec la maturité sexuelle des échantillons examinés ; il y en a de dix à quinze environ pour chaque rangée ; ce sont les orifices externes d'autant de petits follicules testiculaires.

Je viens de dire que ces huit rangées de testicules prolongeaient les rangées de papilles érectiles. Cette façon de présenter les choses répond à la réalité profonde, mais non pas à leur apparence anatomique directe, car les rangées testiculaires et les rangées papillaires semblent au premier examen parallèles entre elles. Cela tient à ce que les canaux méridiens qui présentent en même temps ces deux séries de formations ont un trajet récurrent ; partis du pôle aboral, ils se dirigent d'abord vers l'extrémité dorsale et l'extrémité ventrale du corps de l'animal : c'est leur portion papillaire ; puis ils reviennent sur eux-mêmes après une réflexion de  $180^\circ$  et s'orientent de telle façon que leur branche directe soit proximale, leur branche récurrente distale par rapport au plan médian dorso-ventral. C'est sur la branche récurrente distale que sont réparties les structures testiculaires et leur orifice à l'extérieur. La figure 4, pl. 5, montre ces rapports ; la figure schématique du texte les explique.

*Cæloplana gonioctena* est complètement dépourvue de palettes. Mais on remarquera que suivant les huit lignes méridiennes qu'il faudrait morphologiquement assigner à l'insertion en série de ces organes, s'ils existaient, nous trouvons disposés les huit rangées d'orifices sexuels que je viens de décrire : de sorte que, à ce caractère tout à fait troublant chez un Cœlentéré de la présence de gonades débouchant directement à l'extérieur en plein ectoderme, par un canal et un orifice propre, paraît répondre cette autre disposition non moins singulière chez un Cténophore : l'absence totale de palettes. Je considère cette relation qui n'a jamais été saisie chez aucun autre Platycétéride comme étant d'un haut intérêt ; elle doit en effet donner beaucoup à penser si l'on veut bien se représenter que tous les Cténophores pélagiques ont leurs gonades réparties par groupe

folliculaire dans leurs canaux méridiens immédiatement au-dessous de leurs rangées de palettes. L'évolution des produits sexuels se fait tout entière à l'intérieur des canaux méridiens chez les formes pourvues de palettes. Que ces mêmes palettes viennent à disparaître et nous voyons l'appareil gonadique mâle rompre ses relations avec l'endoderme de la cavité gastro-vasculaire et en contracter d'inattendues avec l'ectoderme du tégument externe.

J'ai tenu à ce que la forme nouvelle que je décris ici, rappelés par une désignation spécifique caractéristique la constatation de ce rapprochement.

Il pourrait m'être objecté, j'en fais tout de suite la remarque, que *Ctenoplana Kowalewski*, d'après une étude que nous devons à WILLEY, présente à la fois des gonades mâles en relation avec l'extérieur par un canal propre et des palettes. En outre, chose beaucoup plus grave, les rangées de palettes chez cette espèce alternent avec les gonades; enfin, aux huit rangées de palettes répondent seulement quatre masses testiculaires. Ces faits qui ne semblent tout d'abord guère s'accorder avec l'esprit de la relation que nous venons de présenter, lui deviennent au contraire favorables quand ils sont compris. L'examen du détail de la disposition des orifices sexuels chez *Cæloplana gonocytis* nous permet de résoudre l'apparente difficulté sur laquelle nous venons d'attirer l'attention; cette étude montre en effet que les huit rangées de follicules testiculaires précédemment indiquées se fusionnent deux à deux aux extrémités dorsale et ventrale du corps de l'animal ainsi que le font d'ailleurs quelquefois les rangées de palettes chez les Cténophores pélagiques (1).

Il résulte de cette fusion quatre masses testiculaires beaucoup plus volumineuses que les autres puisqu'elles se trouvent composées d'un grand nombre de follicules primaires assem-

(1) Malgré la grande importance de ce fait, je ne puis insister ici sur son étude: je dirai seulement qu'il traduit une disposition primitive. Au cours de la segmentation, on discerne en effet de très bonne heure les éléments qui seront appelés à former les huit rangées de palettes: ils dérivent de quatre groupes de micromères qui résultent eux-mêmes du clivage suivant un plan dorso-ventral (plan tentaculaire), de deux groupes initiaux représentant les ébauches des deux foyers primitifs dorsal et ventral de l'appareil ciliaire des Cténophores.

blés. Ces quatre testicules de grande taille paraissent donc alterner avec les huit rangées de follicules testiculaires simples. Ils sont homologues des quatre testicules de *Cténoplana* dont ils expliquent à la fois les véritables connexions et les rapports apparents avec les quelques palettes qui ont persisté chez cette forme. Ils sont pourvus chacun d'un canal qui débouche à l'extérieur au sommet d'une grosse papille saillante attirant immédiatement l'attention par sa forte pigmentation brune lorsque l'on fait l'examen d'un mâle à maturité sexuelle.

Telle est la disposition la plus générale des orifices gonadiens mâles de *Cœloplana gonoctena*. Mais elle offre de nombreuses variations dont les figures 1 et 2 planche V, représentent la plus fréquente et la plus rare. La première, figure 2, consiste dans la suppression des deux testicules composés à l'extrémité ventrale du corps de l'animal; elle est extrêmement fréquente. La deuxième est tout à fait exceptionnelle, fig. 1, planche V. Voici en quoi elle consiste: les deux masses testiculaires gauches sont conservées aux deux extrémités dorsale et ventrale du corps; les deux droites sont supprimées.

Disons pour achever la description des organes de l'appareil gonadien observable de l'extérieur que les follicules testiculaires simplés sont fréquemment visibles par transparence par suite de la présence, autour d'eux, d'une gaine de pigment blanc opaque; un examen attentif de la figure 1, pl. V, permet de les discerner à peu près comme il est possible de le faire, dans la nature, sur l'animal vivant.

Notons enfin l'existence fréquente, mais non constante, de quatre rangées de taches pigmentaires brun acajou séparant deux à deux les huit rangées testiculaires. Ces quatre rangées de taches pigmentaires alignées ont été représentées figure 2, planche V.

Les deux figures de cette même planche consacrées à l'organisation extérieure de *Cœloplana gonoctena* laissent voir à chacune des extrémités de l'axe dorso-ventral (axe tentaculaire) de l'animal et allongés suivant cet axe deux volumineux organes cylindriques en saillie au-dessus de la surface aborale. Tous deux sont pourvus d'un orifice distal: ce sont les gaines des deux tentaculés. Elles présentent suivant leur génératrice aborale une série de taches pigmentaires brun acajou. Par leur orifice s'échappe, lorsque l'on excite l'animal, un long

tentacule pinné qui peut atteindre 8 à 10 centimètres quand il est à sa limite d'extension maxima ; les figures de la planche V représentent ce tentacule alors qu'il est presque entièrement rétracté à l'intérieur de sa gaine. L'orifice de la gaine tentaculaire est cilié de même que le canal qui lui fait suite et la structure de l'épithélium de revêtement de ce canal rappelle celle de l'épithélium de la face orale de l'animal. D'ailleurs, répondant aux deux orifices de ces gaines on observe toujours à une très faible distance d'eux sur le bord marginal du corps de *Cœloplana* et des autres Platyeténides une échancrure de ce bord marginal qui fait penser à la possibilité d'une continuité morphologique entre la cavité de la gaine tentaculaire et la surface orale de ces Cténophores.

Cette possibilité se trouve réalisée d'une manière objective chez *Tjalfiella tristoma* par les singuliers organes que MORTENSEN (1912), a fort bien décrits sous le nom de « cheminées ». Ce sont des gaines tentaculaires en communication directe avec la surface orale : elles ne sont qu'une expansion de cette surface.

Les phénomènes de soudure qui délimitent les deux cheminées tentaculaires de *Tjalfiella* en prenant plus d'importance chez les autres Cténophores ont isolé complètement de la région orale les organes qui sont devenus les gaines tentaculaires normales de ces animaux. Le bord du manteau des Mollusques acéphales se trouve être le siège de phénomènes de même nature ; ils aboutissent chez eux à la formation des organes qui sont bien connus sous le nom de siphons. De ces remarques, il résulte que l'on doit envisager le tentacule des Cténophores comme un organe qui a été isolé, séparé de la région orale et rejeté loin de la bouche dans le voisinage du pôle aboral. C'est une formation, morphologiquement en rapport avec le pôle oral, qui en a été détachée et qui cernée par des structures émanant du pôle aboral, s'est trouvée anatomiquement rattachée à ce dernier. La gaine qui protège le tentacule est un lambeau oral que cet organe a entraîné avec lui dans son exode vers le pôle aboral.

Avant de passer à l'étude de l'organisation intérieure de *Cœloplana gonocytina*, jetons un coup d'œil d'ensemble sur les dispositions relatives à la symétrie générale que permet de saisir l'étude de sa forme extérieure.

Je dirai tout d'abord que si l'on prend soin d'orienter cet animal comme nous l'avons fait dans ce travail, en plaçant verticalement son axe tentaculaire, il saute aux yeux, après comparaison, que cet axe est homologue avec l'axe dorso-ventral de la larve des Anthozoaires au stade biradiaire et au stade tétraradiaire (KREMPF 1919-1920). L'homologie va d'ailleurs plus loin : elle s'étend, chez le Ctenophore que nous étudions, jusqu'au mode d'altération de leur symétrie biradiaire que nous avons désignée sous le nom de dyssymétrie dorso-ventrale et dont nous avons fait connaître le rôle capital dans la morphogénèse de l'Anthozoaire.

Toutes les figures d'ensemble de la planche V montrent chez *Ceoloplana gonoctena* une tendance légère, mais parfaitement nette, à la réalisation de cette dyssymétrie dorso-ventrale.

C'est une question de premier ordre sur laquelle j'insiste dans un autre travail : je ne puis la traiter ici plus longuement ; je préfère attirer l'attention sur une autre particularité de la symétrie biradiaire du même animal, particularité que la fig. 2 planche V met bien en évidence. Nous la ferons connaître en l'étudiant sur le mode de distribution des papilles aborales des canaux méridiens. L'examen comparé de leur série alignée révèle l'existence d'une symétrie croisée entre les structures du foyer dorsal et celles du foyer ventral. Par cette expression de symétrie croisée j'entends exprimer ce fait que le côté droit du foyer dorsal est différent du côté gauche du même foyer, mais qu'il est semblable au côté gauche du foyer ventral et réciproquement. Cette chiasmométrie, dont je dois me borner à signaler l'existence, paraît être une disposition étendue chez les Cœlentérés supérieurs ; je l'ai constatée chez plusieurs Acalèphes au cours de leur développement ; elle est en particulier très marquée sur les larves de *Cassiopea Andromeda* et sur celles d'*Halicystus octoradiatus*.

## B. — Morphologie interne.

### a) Tube digestif.

J'ai indiqué précédemment la position de la bouche de *Ceoloplana gonoctena* ; elle est sensiblement au milieu de sa

surface orale de reptation. La détermination des rapports de cet orifice présente chez les Cœloplanides un très grand intérêt : de l'exactitude de cette détermination dépend en effet l'exactitude de notre conception des homologues générales des Platyténides avec les autres Cténophores, je puis même dire de tous les Cténophores avec les autres Cœlentérés.

Un matériel passablement contracté et insuffisamment fixé, ainsi que l'absence de toute observation sur l'animal vivant, ont conduit MORTENSEN (1912-1913) à considérer comme représentant l'orifice buccal, chez la remarquable forme qu'il a découverte, l'ensemble des trois orifices suivants : le premier est immense ; il est limité par le bord marginal du corps de l'animal qui sépare sa surface aborale de sa surface orale. Le Platyténide étudié par MORTENSEN se trouverait donc étalé sur son substratum et fixé sur lui par sa bouche largement ouverte. Mais ce n'est pas tout : les orifices des cheminées tentaculaires qui dérivent embryologiquement de la même formation primitive que la surface orale de reptation, et qui d'ailleurs, chez l'adulte, continuent à communiquer comme deux siphons avec cette même région orale, ont la même signification morphologique qu'elle. Il faut donc les envisager comme représentant les deux commissures dorsale et ventrale de la bouche secondairement isolées de la portion centrale de ce dernier orifice par un pont qui s'est constitué aux dépens du tégument externe. Ainsi que l'indique fort bien la désignation spécifique choisie par son auteur pour attirer l'attention sur ce caractère, *Tjalfiella tristoma* a son orifice buccal scindé en trois parties comme nous venons de l'expliquer.

Il résulte de cette façon de concevoir les choses que toute la surface orale de ce Platyténide ainsi que celle de ses deux cheminées tentaculaires, représente l'intérieur de la cavité digestive : la surface de reptation des Cténophores planariformes correspondrait donc au pharynx des Cténophores pélagiques qui se serait dévaginé, déployé et largement étalé.

C'est à la même conclusion qu'arrive TAKU KOMAI (1920), après son étude de l'organisation et du développement de *Cœloplana Bocki*.

C'est à une conclusion toute différente que nos recherches sur *Cœloplana gonocytina* nous ont conduit. Ces recherches sont

appuyées sur l'étude de plusieurs centaines d'adultes vivants, sur celle d'échantillons préparés parfaitement étalés et fort bien fixés, enfin sur celle de l'embryogénie et des métamorphoses de la larve.

J'ai pu observer, chez *Ceoloplana gonoctena*, une bouche bien individualisée : elle est percée au centre de la surface orale ciliée que MORTENSEN et TAKU KOMAI considèrent comme pharyngienne et qui n'est autre chose qu'une portion du tégument externe du pôle oral. Cette bouche (fig. 1, b) est pourvue d'un sphincter peu développé, mais suffisant cependant pour lui assurer une grande contractilité. Malgré sa mobilité, l'orifice buccal a une forme propre : il est ovoïde, à grand axe perpendiculaire au plan tentaculaire, comme chez tous les Cténophores (fig. 1). Il conduit directement dans une vaste cavité aplatie conformément à l'architecture générale de l'animal. Vue par le pôle oral cette cavité se présente avec le contour d'un hexagone assez régulier qui aurait été étiré légèrement suivant l'axe tentaculaire. Vue en coupe passant par le plan dorso-ventral, aussi bien que par un plan pleural, elle a la forme d'une lentille très aplatie. Une telle cavité n'offre aucune difficulté d'interprétation : c'est le pharynx des Cténophores ordinaires. Il n'a en somme subi qu'une modification superficielle consistant en une extrême réduction de son axe oro-aboral compensée par une expansion de sa surface dans un plan perpendiculaire à ce dernier axe.

C'est le véritable tube digestif de l'animal. Toute sa surface est tapissée par un tissu histologiquement très différent de celui qui constitue le tégument externe cilié de la face orale. Il est de même nature que celui qui forme le revêtement intérieur du pharynx des Cténophores pélagiques : il se fait remarquer par son extrême richesse en éléments glandulaires. Les colorants métachromatiques, la thionine en particulier, mis en présence de cet épithélium s'y résolvent en différenciations d'une variété déconcertante. Je ne puis les analyser ici. Mais j'insiste sur la conclusion à laquelle m'a conduit cette analyse : le pharynx possède un revêtement histologique original hautement différencié qui fait contraste autant avec l'ectoderme de la face orale et de la face aborale du corps qu'avec le revêtement des canaux de la cavité gastrovasculaire.

Sur le plancher de la lentille pharyngienne on observe en outre une formation qui attire immédiatement l'attention par sa netteté et son développement : elle est constituée par un jeu d'arceaux bien représentés fig. 1, et très bien rendue par les photographies figures 5 et 6 de la planche V. Ce sont les bourrelets et les arcs ciliés des Cténophores ordinaires (*Pharyngeal folds* des auteurs anglais. *Magenwülste* des auteurs germaniques). Ils présentent chez *Cæloplana gonocyena* un très beau développement. Mes préparations m'ont permis d'en faire une étude assez étendue. Ces données, jointes à celles que m'ont fournies mes observations sur l'évolution de ces mêmes organes, m'autorisent à en donner la description suivante.

Ils sont constitués par un épais bourrelet épithélial à éléments très fortement ciliés. Ils sont disposés, ainsi que le montrent les figures 1 et 2, en deux groupes antagonistes, un dorsal et un ventral<sup>(1)</sup>. Ces deux groupes sont séparés l'un de l'autre par un orifice dont nous n'avons pas encore parlé, c'est l'orifice de l'entonnoir : il a la forme d'une fente allongée comme la bouche dans un plan perpendiculaire au plan tentaculaire. Il est situé, comme la bouche, suivant l'axe oro-oboral. Il est percé dans le plancher de la cavité lenticulaire du pharynx comme la bouche est percée dans son plafond : de sorte que par l'orifice de cette dernière lorsqu'elle est largement ouverte (voir fig. 1 du texte et fig. 6 planche V), on aperçoit parfaitement la fente de l'entonnoir qui conduit dans la cavité gastrovasculaire. C'est donc dorsalement et ventralement par rapport à l'orifice de l'entonnoir percé dans le plancher pharyngien que se trouvent groupés les deux systèmes d'arceaux dont la fig. 2 donne une représentation schématique.

Chacun des groupes antagonistes de cet ensemble est constitué de la façon suivante. Il présente un grand arc très développé, orienté oralement, c'est-à-dire dont la convexité regarde

(1) Pour qu'il ne s'établisse aucune confusion dans l'esprit du lecteur au sujet de la signification des deux termes dorsal et ventral, je prends soin de rappeler que par suite du mode d'orientation que j'ai adopté dans ce travail (voir page 260), ces désignations sont employées ici rigoureusement dans le même sens que chez les Anthozoaires. Elles n'ont aucun rapport avec l'attitude physiologique des Cténophores plats : la surface ciliée sur laquelle rampent ces derniers animaux est orale et non ventrale ; la surface non ciliée au centre de laquelle se trouve le statocyste est aborale et non dorsale.

l'orifice buccal. Sous la forme d'une encoche très facile à observer, située dans son plan médian dorso-ventral, cet arc montre une tendance au clivage en deux portions droite et gauche, tendance à laquelle répond le clivage réel d'un second arc, beaucoup moins développé que le premier, et orienté aboralement, c'est-à-dire dont la convexité regarde l'orifice de l'entonnoir ; à la suite de ce clivage effectif, le deuxième arc qui constitue la

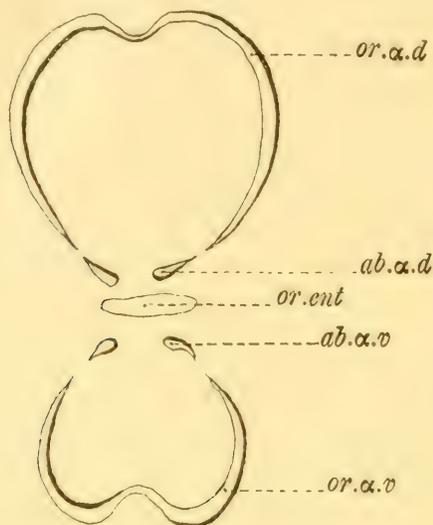


Fig. 2. — Disposition morphologique des entérotoxelles de *Caeo plana goniotena*. *or. α. d* = portion orale de l'entérotoxelle alpha dorsale. *ab. α. d* = portion aborale de l'entérotoxelle alpha dorsale. *or. ent* = orifice de l'entonnoir. *ab. α. v* = portion aborale de l'entérotoxelle alpha ventrale. *or. α. v* = portion orale de l'entérotoxelle alpha ventrale.

réplique aborale du premier se trouve réduite à deux petits îlots représentés figures 1 et 2 ; *ab. α. d*, et *ab. α. v*.

Si pour comprendre ce dispositif nous cherchons à l'observer à son origine chez la larve suffisamment jeune, nous constatons l'existence d'un arc oral et d'un arc aboral parfaits formant un assemblage de deux éléments accouplés de telle façon que le plus grand des deux réponde à l'orifice oral, le plus petit à l'orifice de l'entonnoir (voir fig. 3).

Or, j'ai fait récemment connaître (1920) sous le nom d'entérotoxelles ( $\tau\omicron\delta\zeta\omicron\nu$  = arc) l'existence chez les Anthozoaires d'une for-

mation tout à fait comparable. En étudiant ces organes chez la larve de deux Hexacoralliaires, *Pocillopora cespitosa* Dana et *Seriatopora subulata* Lamarek, j'ai montré qu'ils étaient d'origine endodermique pure ; qu'ils apparaissaient dans une série d'ébauches métamériques superposées selon l'axe oro-aboral ; qu'au sein de ces ébauches ils naissaient suivant deux foyers antagonistes, un dorsal et un ventral, réalisant ainsi un système homogène biradiaire ; qu'enfin par leur rapprochement et leur

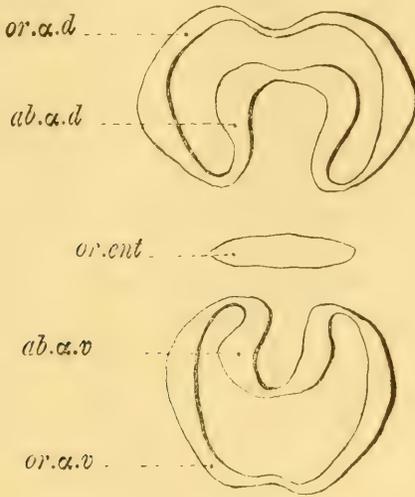


Fig 3. — Entérotoxelles embryonnaires. Mêmes lettres que figure 2.

concrecence au pôle oral de l'embryon, ils donnaient naissance au pharynx de l'Anthozoaire.

Dans une comparaison des entérotoxelles des Coralliaires avec celles des Cténophores, en particulier avec celles de *Cæloplana gonocytena* chez laquelle elles offrent un très beau développement, il importe de remarquer que chez cette dernière elles ne se présentent jamais en série métamérique : l'organisation générale des Cténophores ne comporte en effet que l'existence d'une seule des unités métamériques des Anthozoaires ; c'est la première, celle que j'ai désignée sous le nom de segment Alpha dans la série segmentaire que représente le strobile des Coralliaires. Il faut en outre tenir compte, dans cette comparaison, de ce fait que les entérotoxelles du premier et unique

segment des Cténaïres restent disposées en antagonisme l'une par rapport à l'autre, de part et d'autre de l'axe oro-aboral : ces organes conservent donc dans ce groupe l'individualité primitive qu'ils perdent si rapidement chez les Anthozoaires.

Mais leur disposition demeure fondamentalement la même et l'homologie de ces formations s'impose.

Des conséquences importantes résultent de ces comparaisons et des rapprochements auxquels elles conduisent.

La première, la plus simple, est relative à l'objet particulier de notre mémoire, aux Platyceténides eux-mêmes, elle a trait à la question que nous soulevions, en abordant ce paragraphe, au sujet de l'homologie de leur surface orale.

Il est bien évident, en effet, que la description que nous venons de donner de la cavité pharyngienne ne permet plus de douter de l'exactitude des assertions que nous avons avancées à son sujet : à savoir qu'elle était restée chez les Cténophores planariformes comme chez tous les autres Cténaïres, une cavité parfaitement individualisée et que la surface orale couverte de cils sur laquelle rampent les Platyceténides n'avait rien de commun avec elle.

Mais une conséquence plus intéressante encore et à portée plus étendue découle de la généralisation que nous venons de faire en proposant l'homologie des arcs ciliés des Cténophores avec les entérotaxelles des Anthozoaires.

J'ai montré (1919-1920) que dans ce dernier groupe ces organes embryonnaires, éléments constitutifs du complexe entéroïdo-pharyngien, étaient d'origine endodermique (1). On est entraîné à penser qu'il doit en être de même pour les éléments homologues des Cténophores : cette remarque jette un doute grave sur l'exactitude de l'interprétation actuelle de l'origine blastodermique du pharynx de ces animaux. Considéré jusqu'ici, sans preuve directe et rigoureuse d'ailleurs, comme formé aux

(1) Dans une note qui paraît au moment où j'écris ces lignes, M. DANTAN fait connaître des faits d'un grand intérêt qui apportent un appui sérieux à notre conception de l'appareil entéroïdo-pharyngien chez les Anthozoaires et à nos idées sur l'origine blastodermique de cet appareil : il a pu mettre en évidence en suivant l'évolution de très jeunes bourgeons de *Parantipathes larix* (Esper) et d'*Antipathella subpinnata* (Ellis et Solander) un mode de développement de leur pharynx conforme, dans ses grandes lignes, à celui que nous avons observé nous-même chez la larve de *Pocillopora cespitosa* et chez celle de *Seriatopora subulata*.

dépens de l'ectoderme, le pharynx des Cténophores doit être comparé, au point de vue de sa nature blastodermique, à celui des Anthozoaires si l'on vient à envisager sa structure sous le jour où l'introduction dans nos connaissances de la notion embryogénique d'entérotaxelle nous oblige à la voir.

Pour appuyer cette suggestion sur un fait observé, je dirais, ici, que j'ai pu étudier le développement du pharynx de *Cœloplana gonocytis* au cours de recherches expérimentales que j'ai entreprises sur la régénération de cette espèce. Des fragments de quelques dixièmes de millimètre, à condition qu'ils soient pourvus d'ectoderme et d'endoderme, régénèrent l'animal complet avec une grande facilité. J'ai pu suivre le rétablissement de l'équilibre morphologique de pareils fragments et j'ai constaté que le pharynx se différencie aux dépens de l'endoderme de la cavité gastrovasculaire comme les entérotaxelles des larves des Anthozoaires se différencient aux dépens de l'endoderme archentérique.

La solution définitive du problème que posent ici nos observations nécessitera une révision des phénomènes du développement embryonnaire des Cténophores au point de vue de l'organogénèse de leur pharynx.

#### b) Cavité gastrovasculaire.

Nous avons vu que l'on passait de la cavité pharyngienne dans la cavité gastrovasculaire par un petit orifice percé dans le plancher du pharynx. Cet orifice en forme de fente allongée dans un plan perpendiculaire au plan tentaculaire conduit directement dans la cavité de l'entonnoir qui n'est en réalité, chez *Cœloplana gonocytis*, qu'un carrefour où viennent largement déboucher tous les éléments d'un appareil vasculaire morphologiquement construit sur le même type que celui des Cténophores pélagiques.

Une pareille conclusion ne s'impose cependant pas au premier examen : en effet les auteurs qui jusqu'ici ont tenté d'établir une assimilation entre les vaisseaux des Platycytenides et ceux des Cténophores cydippiens ont éprouvé quelque embarras à la poursuivre dans ses détails. ABBOTT (1907) constate chez

les deux *Cæloplanides* qu'il étudie l'absence de canaux méridiens et de canaux pharyngiens ; il admet néanmoins le principe de l'homologie des grands troncs vasculaires. MORTENSEN (1912) dans son travail sur *Tjalffiella tristoma*, s'est trouvé en présence d'un cas assez troublant de simplification exceptionnelle du système des vaisseaux qui ne lui a pas permis d'interpréter comme canaux méridiens les cavités sur la paroi desquelles se forment les gonades et comme canaux pharyngiens les vaisseaux, dont les ramifications se répandent à travers le parenchyme mésogléen de la forme très curieuse et très primitive qu'il a étudiée.

Malgré l'apparence troublante que présente chez *Cæloplana gonoctena* le réseau complexe de ces canaux, cet appareil vasculaire se laisse ramener au plan fondamental caractéristique des Cténophores si l'on s'inspire dans la recherche des homologues du dispositif réalisé chez les Lobés et les Béroës.

Le fait important qu'il faut mettre tout de suite en évidence et qui jusqu'ici n'a été dégagé de l'étude d'aucun Platycténide, c'est qu'il existe chez *Cæloplana gonoctena*, et vraisemblablement aussi chez les autres Cténophores planariformes, deux systèmes vasculaires superposés. Chez *Cæloplana gonoctena* ces deux systèmes forment deux réseaux anastomotiques en communication l'un avec l'autre. Le premier est en relation avec toute la face aborale du corps de l'animal et une partie seulement de la face orale : c'est le plus développé et le plus étendu. Il atteint le bord marginal du corps et se répand jusqu'à ses extrémités dorsale et ventrale. A l'examen extérieur c'est surtout lui qui s'impose à l'attention de l'observateur. Un trait essentiel le caractérise : il porte les gonades. Celles-ci sont réparties dans ses mailles suivant des trajectoires régulières et définies qu'il faut homologuer aux canaux méridiens et l'ensemble de ce réseau que j'appelle le réseau méridien ou réseau gonadien, devient assimilable au réseau méridien des Béroës.

Quant au deuxième réseau dont j'ai annoncé l'existence, il est en rapport avec la face orale et uniquement avec la portion péri-pharyngienne de cette face. Il embrasse de ses mailles la lentille pharyngienne. Il est difficile à voir sur l'animal vivant : il est à peu près invisible quand on examine ce dernier par sa face aborale. C'est là d'ailleurs une disposition avantageuse pour

l'investigateur, car elle lui permet d'étudier à l'état de parfait isolement le réseau aboral ou réseau gonadien. Les coupes seules permettent de se rendre compte de l'existence et de la disposition du réseau le moins développé que j'appellerai le réseau pharyngien, car il représente le système des canaux pharyngiens des Cténophores pélagiques. Il est latéralement en communication large et directe avec le réseau gonadien ou réseau méridien : les mêmes rapports et les mêmes dispositions générales sont, nous le savons, réalisées chez les Lobés par les canaux pharyngiens qui sont en relation avec les canaux méridiens paratentaculaires et chez les Béroës par leur anneau pharyngien complet ou incomplet.

Voilà ce qu'il fallait tout d'abord faire ressortir avant de présenter les homologues que précise la figure schématique 4 dans laquelle, pour plus de clarté, j'ai indiqué les réseaux gonadiens et pharyngiens comme de larges cavités sans organisation intérieure et sans mailles.

Il me reste à décrire les canaux dits excréteurs pour montrer combien est complète la similitude d'organisation de l'appareil vasculaire des Cœloplanides avec celui des Cténophores pélagiques : ces canaux se réduisent à deux courtes branches directes non bifurquées qui glissent le long de la cupule de l'organe aboral, et qui vont s'ouvrir par deux orifices latéraux dont j'ai déjà indiqué plus haut la position par rapport à l'organe aboral : ils sont situés à sa droite et à sa gauche, c'est-à-dire dans un plan perpendiculaire au plan tentaculaire. L'un d'eux est toujours sensiblement plus développé que l'autre.

La structure fine des canaux de la cavité gastrovasculaire de *Cœloplana gonocytis* concorde à tous les points de vue avec celle des autres Cténophores. Grâce à l'emploi de fixateurs appropriés (Liquides osmiques), je puis ajouter un trait nouveau à la liste des caractères de ressemblance histologique déjà connus : l'endoderme de *Cœloplana gonocytis* est, comme celui des formes pélagiques, pourvu de cils très fins faciles à voir sur le vivant, impossibles à retrouver sur les coupes lorsque le matériel n'est pas fixé d'une manière irréprochable.

Il existe chez tous les Cténophores des bourrelets d'endoderme épaissi qui sont systématiquement répartis à l'intérieur des canaux de la cavité gastrovasculaire et suivant la longueur

de ces canaux. Dans un travail en voie d'achèvement je montre l'homologie de ces formations avec les bourrelets d'endoderme

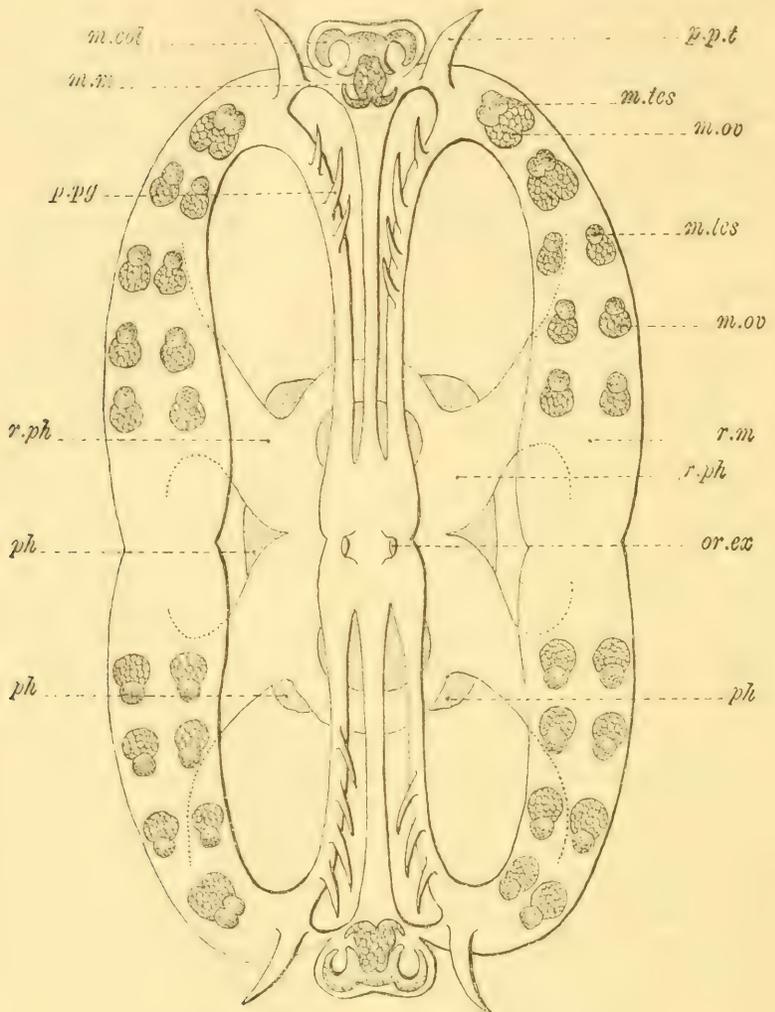


Fig. 4. — Représentation idéale d'un Cténophore plat destinée à faire comprendre : 1° les rapports des canaux et du réseau méridien avec le réseau pharyngien ; 2° le parallélisme morphologique de l'appareil tentaculaire et de l'appareil gonadien. *p. pt* = papilles aborales paratentaculaires. *m. col* = massif colloblastique du tentacule. *m. m* = massif musculaire du tentacule. *m. tes* = massif testiculaire. *m. ov* = massif ovulaire. *p. pg* = papilles aborales paragastriques. *r. ph* = réseau pharyngien. *r. m* = réseau méridien. *ph* = pharynx. *or. ex* = orifice excréteur.

archentérique décrits depuis longtemps chez les Anthozoaires : ce sont de véritables organes vraisemblablement caractéristiques de tous les Cœlentérés supérieurs. Ils sont fort bien représentés chez *Cœloplana gonocytina*.

Enfin j'indiquerai la présence de nombreuses rosettes ciliées dans les canaux du réseau anastomotique que nous étudions. ABBOTT (1907) a été le premier à signaler ces curieux organes chez les Cœloplanides. MORTENSEN les a entrevus (1912) chez *Tjalpfiella tristoma*, mais n'a pu les étudier par suite de la fixation insuffisante de son matériel. Il m'a été possible d'observer ces rosettes en grand détail chez *Cœloplana gonocytina*. Elles ne sont pas développées d'une manière égale chez tous les individus : j'ai remarqué à cet égard dans la statistique de leur répartition d'un échantillon à l'autre des variations fort curieuses qui restent pour moi inexplicables. Mais en outre j'ai pu constater que certaines de ces rosettes offrent une disposition particulière des plus intéressantes. Bien qu'ayant atteint un développement complet au point de vue du nombre de leurs cellules et des caractères de leur appareil ciliaire, elles ne débouchent pas dans la lumière du canal de la cavité gastrovasculaire qui les porte : construites en elles-mêmes comme des rosettes normales, ces formes spéciales se trouvent recouvertes par l'épithélium à hautes cellules qui tapisse les parois de la cavité gastrovasculaire. De plus, il arrive fréquemment que leur grand axe soit oblique par rapport à la surface épithéliale qui les recouvre. Devant l'impossibilité de suivre l'évolution de ce petit appareil sur l'animal vivant, je ne puis dire s'il persiste dans cette attitude et dans cette situation ou bien s'il est appelé à déboucher plus tard dans la cavité gastrovasculaire et à redresser son axe. Je ne puis pas davantage affirmer que semblable dispositif soit propre aux Platycyténides. Peut-être le rencontrera-t-on chez les Cténophores pélagiques si l'on fait un jour une étude comparative étendue de leurs rosettes ciliées.

Quoi qu'il en soit, en présence de ces petits organes pourvus d'une cavité close à l'intérieur de laquelle bat une belle flamme vibratile, il est difficile de s'interdire un rapprochement avec l'ampoule vibratile excrétrice caractéristique des vers plats, avec celle des Némertes en particulier. Quand nous

aurons assisté à l'évolution du testicule chez *Cœloplana gonoc-tena*, ce rapprochement se présentera plus impérieusement encore à notre esprit ; une telle évolution nous permettra de comprendre, en effet, comment une structure d'origine endodermique peut abandonner ce feuillet, pénétrer dans la mésoglée et venir se mettre en relation directe avec l'ectoderme et avec l'extérieur.

Il est bien certain que si la rosette ciliée venait à prendre à nos yeux de l'importance en nous fournissant des données sur la signification phylogénique et les origines de l'appareil néphridien des Métazoaires bilatéraux, il faudrait se demander de quel groupe de Cœlentérés moins évolué la tiennent les Cténophores eux-mêmes.

Je pense qu'il faudrait alors songer aux Siphonophores.

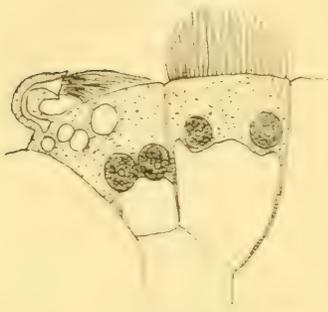


Fig. 5. — Cellules à entonnoir vibratile du bourrelet gastrique des Siphonophores (*Apolemia uvaria*) (d'après Caux).

Il y aurait, à mon avis, grand intérêt à reprendre l'étude de la cavité gastrovasculaire de ces animaux avec l'intention d'y observer ces grandes cellules ciliées réunies par groupes de deux qui me paraissent être les homologues les plus directes de la rosette ciliée des Cténaires. La figure 5, reproduite d'après CAUX, (1889-1892) donne une idée de la disposition et de la structure de ces éléments : ils présentent un cytoplasme granuleux, deux

noyaux, une grande vacuole et un revêtement ciliaire abondant susceptible de revêtir des formes curieuses comme celles que montre la cellule de gauche du groupe figuré ci-contre. Enfin un dernier caractère remarquable de ces formations ciliées des Siphonophores est leur distribution systématisée à l'intérieur de la cavité gastrovasculaire. Il me semble donc qu'il y a déjà dans ce que nous connaissons de ces organes plus qu'il n'en faut pour exciter la curiosité des Zoologistes et faire penser à un rapprochement possible avec les rosettes ciliées des Cténophores.

c) *Appareil tentaculaire.*

L'appareil tentaculaire des Platycétémidés est très facile à comprendre à la condition de bien connaître la structure de son homologue chez les Cténophores pélagiques. Si cette condition n'est pas remplie et pour peu que le matériel examiné ne soit pas très bien étalé ou très bien coupé, il devient impossible de voir clair dans la disposition compliquée qu'entraînent pour les différentes parties du tentacule adulte les modifications de la forme générale du corps propre



Fig. 6. — Bourgeon d'endoderme archentérique constituant le rudiment embryonnaire de l'appareil tentaculaire (Le trait de repère représente 10  $\mu$ ).

aux Cténophores planariformes. Il n'est donc pas surprenant que les descriptions de cet appareil fournies par les premiers auteurs, se soient trouvées très imparfaites.

En faisant l'historique et la critique de cette question, MORTENSEN (1912) a relevé ces imperfections et les a corrigées; il a montré

avec clarté que le tentacule des Platycéténiides était construit sur un type commun à tous les Cténophores. L'étude de *Cæloplana gonocœna* me permet de confirmer cette conclusion générale et d'y ajouter des remarques nouvelles. Pour exposer ces remarques, je résumerai le développement de l'appareil tentaculaire tel qu'il m'a été permis de l'observer au début de la régénération de fragments de très petite taille réduits à un noyau d'ectoderme recouvert d'ectoderme.

L'appareil tout entier a pour origine un bourgeon d'ectoderme archentérique qui s'isole de l'épithélium de revêtement du canal tentaculaire et s'inclut dans la mésoglée, figure 6. Après s'être ainsi individualisé, il grossit puis se scinde en deux éléments superposés suivant un plan perpendiculaire au plan dorso-ventral, figure 7. Je désignerai ces deux formations sous le nom d'élément proximal et d'élément distal. Le premier en rapport de contiguïté avec la région pharyngienne est constitué par un volumineux massif de cellules embryonnaires qui bientôt commence à se différencier pour donner naissance à des fibrilles musculaires ; c'est l'association de ces fibrilles suivant un ordre déterminé qui formera la musculature du tentacule.

Quant à l'élément distal, son évolution l'amène d'une part à recouvrir, à coiffer le massif musculaire tout en conservant son individualité, et d'autre part à se mettre en rapport avec l'ectoderme. Il arrive à ce double résultat de la façon suivante : une cavité se creuse d'abord en son centre ; le développement de cette cavité, en dilatant sa paroi, l'applique d'une part sur le massif proximal ou massif musculaire sur la surface duquel cette paroi se moule, et d'autre part contre l'ectoderme : sous l'influence de la poussée exercée par la vésicule en voie de croissance que représente l'élément distal, l'ectoderme en rapport avec la paroi de cette vésicule et cette vésicule elle-même se rompent : l'intérieur de l'élément distal se trouve donc mis en relation directe avec le milieu extérieur, il y restera pendant toute la vie de l'animal et l'épithélium qui formait le revêtement intérieur de sa cavité jouera désormais le rôle d'ectoderme bien que son origine blastodermique soit toute différente. C'est cet épithélium qui constituera la couche à colloplastes et qui réalisera le revêtement externe continu du tentacule.

Ainsi la valeur blastodermique de cette couche à colloblastes que l'on considérait comme une différenciation de l'ectoderme nous apparaît maintenant sous un jour tout nouveau ; cette couche dérive de l'endoderme. Le massif embryonnaire par lequel

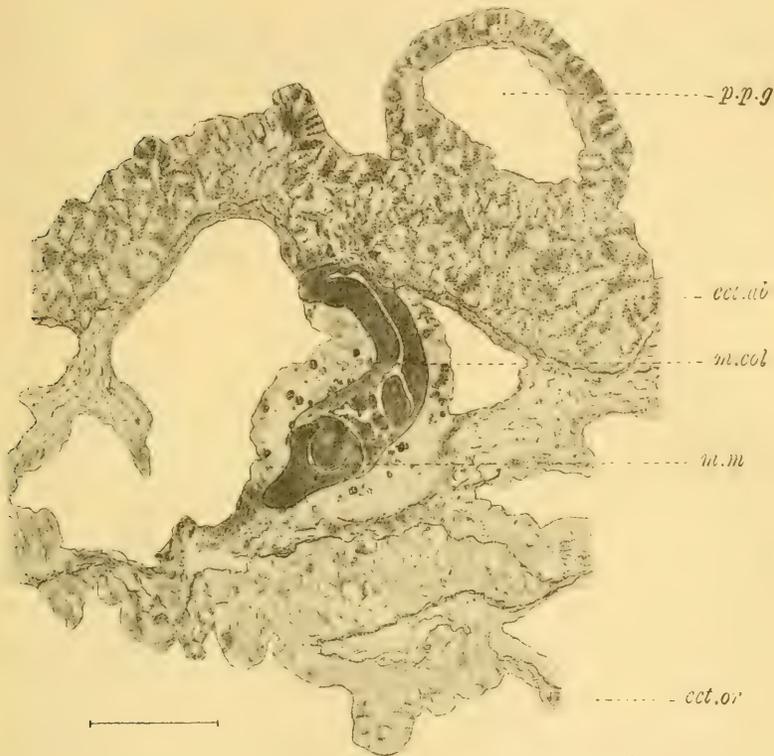


Fig. 7. — Coupe à travers un appareil tentaculaire très jeune destinée à montrer les rapports du massif à colloblastes avec le massif musculaire. *p. p. g* = papille aborale paragastrique. *ect. ab* = ectoderme aboral. *m. col* = massif à colloblastes. *m. m* = massif musculaire. *ect. or* = ectoderme oral (Le trait de repère représente 100  $\mu$ ).

elle a débuté s'est creusé d'une cavité qui l'a transformée en vésicule close. Cette vésicule est ensuite venue crever à la surface du tégument externe mettant ainsi en relation avec l'extérieur son revêtement interne constitué par des colloblastes en voie de formation.

Nous connaissons déjà la communauté d'origine du massif à colloblastes et du massif musculaire ; on peut donc se

demander si, comme conséquence de ce point de départ unique, l'évolution de ces deux massifs ne comporte pas quelque trait de ressemblance digne d'être signalé.

Il en existe en effet ; nous n'envisagerons ici que le plus saillant et le plus facile à décrire. Le massif musculaire, pendant les premières heures de son existence, est, lui aussi, comme le massif à colloblastes, un organe creux ; mais sa cavité, au lieu de se développer, s'oblitère assez vite et il n'en reste comme trace dans le cordon musculaire du tentacule de l'animal adulte, qu'un axe de mésoglée dont la continuité est d'ailleurs souvent interrompue par des trainées de cellules embryonnaires, qui sont les derniers témoins de l'existence d'un espace vide à l'intérieur du massif musculaire au début de son évolution.

Dès maintenant, on perçoit donc clairement une harmonie morphologique entre les deux éléments qui constituent par leur assemblage le tentacule des Cténophores, entre l'organe musculaire et l'organe colloblastique. Cette harmonie est susceptible de s'étendre plus loin encore ; la croissance de ces deux organes se poursuit, comme on le sait, durant toute la vie du Cténaire et elle se trouve assurée par le jeu d'une forte réserve d'éléments embryonnaires qui appartiennent en propre à chacun des deux massifs du tentacule. Or, cette croissance se trouve réglée de façon telle qu'à une période d'activité de production musculaire correspond une période d'activité de formation pour les colloblastes ; les structures périodiques du tentacule connues sous le nom de tentilles résultent du parfait ajustage de ces deux rythmes de croissance.

De cet exposé sommaire, il découle :

1° Que le massif à colloblastes et le massif musculaire du tentacule des Cténophores ont pour origine une ébauche commune qui dérive du revêtement de la cavité archentérique.

2° Que ces deux massifs individualisés de très bonne heure sont voués à un avenir histologique différent, mais conservent un parallélisme évolutif qui révèle l'existence entre eux d'une harmonie morphologique profonde ;

3° Que ce complexe à deux massifs superposés offre les plus grandes ressemblances avec la tœnio-columelle des Acalèphes,

elle aussi formée par deux massifs superposés dérivant du dédoublement d'un massif unique.

Ces ressemblances deviennent saisissantes si l'on prend soin d'ajouter, premièrement : que chez les Acalèphes le massif proximal donne naissance à la puissante musculature tœnio-columellaire de même qu'il forme la musculature tentaculaire chez les Cténophores. Deuxièmement : que le massif distal chez les Acalèphes constitue une énorme accumulation de nématoblastes de même que chez les Cténophores il assure la formation et le renouvellement constant des colloblastes.

Un parallélisme aussi rigoureux entraîne l'homologie du tentacule des Cténaires avec la tœnio-columelle des Acalèphes et nous fournit sur les rapports et les affinités morphologiques de ces deux groupes de précieuses indications.

#### d) Appareil gonadien.

*Cæloplana gonocytina* est hermaphrodite. Je dois dire cependant que je n'ai jamais rencontré d'individus à maturité mâle et femelle simultanée. L'activité mâle et l'activité femelle chez un même individu se trouvent réparties en périodes successives suivant un rythme qu'il m'est impossible de fixer. Cette tendance vers la séparation des sexes se trouve accentuée par le fait qu'il existe un très grand nombre de mâles et en toutes saisons, tandis qu'au contraire on ne trouve de femelle qu'à la fin de l'été, et toujours en très petit nombre.

Toutes les femelles qu'il m'a été donné d'observer étaient de grande taille, tandis que j'ai vu de nombreux mâles dont la taille ne dépassait pas quelques millimètres. Je pense donc que l'hermaphroditisme est protérandrique et que seuls les mâles âgés et de grande taille arrivent à développer et à nourrir leurs glandes femelles. Ce phénomène a lieu vers la fin de l'été ; il paraît coïncider avec le moment où, de commensal, le Cténophore devient parasite.

La question se pose de savoir ce que deviennent les femelles après la ponte. Ce problème est encore très obscur pour moi. On peut penser qu'elles meurent. Mais d'autre part il faut savoir que tous les mâles qui atteignent une certaine taille sont porteurs de produits d'origine ovulaire en voie de dégé-

nérescence. Ces produits localisés dans la région morphologiquement assignée à l'ovaire semblent les témoins d'une période d'activité ovarienne antérieure. Ce sont des matériaux léicithiques comme on en trouve d'ailleurs dans l'ovaire des Ctenophores pélagiques où leur étude m'a montré qu'ils provenaient d'ovules arrêtés dans leur évolution. Il reste donc possible qu'après avoir mené à bien sa ponte, l'animal ayant pris quelque repos, voie s'ouvrir pour lui, sans retard, une nouvelle période d'activité sexuelle qui se manifeste par l'apparition et le développement de nouveaux follicules testiculaires. Des observations plus nombreuses et plus étendues que les miennes pourront seules permettre la solution de ce problème.

La morphologie des gonades de *Caloplana gonoclena* et d'une manière générale des Platycténides présente un haut intérêt.

Cette étude n'a pas été favorisée par les circonstances matérielles. Les premiers observateurs se sont en effet trouvés en présence d'animaux immatures, et WILLEY qui a découvert l'existence des gonades chez *Ctenoplana* n'a jamais observé de femelles.

C'est à cet auteur que nous devons néanmoins la connaissance du fait capital qui concerne l'organisation de l'appareil mâle de ces animaux; WILLEY a fort bien vu et décrit que le massif testiculaire chez *Ctenoplana*, rompait au cours de son développement toute relation de continuité avec la cavité gastrovasculaire pour en acquérir de directes avec l'ectoderme du tégument externe. Il a vu s'établir les communications du testicule avec l'extérieur par l'intermédiaire d'un canal pourvu d'un orifice propre.

C'était un fait unique chez les Cœlentérés: on saisit toute la portée de l'introduction d'une pareille donnée en morphogénie générale. WILLEY l'a exposée avec une clarté parfaite mais d'une façon assez sommaire. Pour asseoir ses dires il a pensé qu'il suffirait de quelques dessins, alors qu'il eut été utile, devant la gravité exceptionnelle du fait qu'il voulait établir, de donner pour l'appuyer irréfutablement une série de coupes complète. Cette nécessité ne se fit sentir qu'à l'apparition du travail de MORTENSEN sur *Tjalfiella tristoma*, (1912). Ce dernier auteur, constatant chez l'espèce sexuellement

mûre qu'il étudiait, des gonades mâles et femelles conformes au type normal chez les Cténophores pélagiques, met en effet en doute l'exactitude des assertions de WILLEY ; il les considère comme résultant d'une interprétation incorrecte de ses coupes.

De ce fait la question se trouve n'avoir rien perdu de son intérêt primitif : elle mérite d'être entièrement reprise. Je dirai donc tout de suite que mes observations confirment pleinement celles du zoologiste anglais : ainsi que nous allons le voir, elles les étendent en outre singulièrement.

Pour comprendre la disposition d'ensemble des gonades mâles, il faut se reporter aux figures et à la description que j'ai données en faisant connaître les caractères extérieurs de l'animal. Il faut également se souvenir de ce que j'ai dit des canaux méridiens de *Cæloplana gonocytis* lorsque j'ai décrit l'organisation de sa cavité gastrovasculaire. Je ne reviens pas sur ces différents points et je me contente de rappeler mes conclusions.

Les gonades mâles sont distribuées systématiquement dans le réseau méridien suivant des lignes qui représentent morphologiquement la trajectoire des canaux méridiens des Cténophores pélagiques. Ces gonades sont représentées par des rangées de follicules testiculaires tous munis d'un canal excréteur s'ouvrant à l'extérieur par un pore qui occupe dans chaque bande ectodermique méridienne la place assignée aux palettes chez les Cténophores qui en sont pourvus.

Aux extrémités distales de ces rangées, un certain nombre de follicules testiculaires appartenant à deux rangées voisines se groupent en un amas assez homogène pour donner l'illusion de l'unité. Les testicules composés ainsi formés, ont un canal excréteur unique débouchant à l'extérieur au sommet d'une papille saillante très visible. Ils sont morphologiquement au nombre de quatre. Mais par suite de l'atrophie du groupe ventral, ce nombre est souvent réduit à deux : il est d'ailleurs quelquefois porté à cinq. Dans ce dernier cas les testicules composés sont alors ainsi répartis : trois sont dorsaux, deux sont ventraux.

Envisageons maintenant la structure individuelle de ces follicules gonadiens. Nous examinerons d'abord le cas d'un testicule simple formé d'un seul follicule avec son canal excréteur et son orifice (voir fig. 8).

Arrivé à maturité c'est une petite vésicule creuse de 35  $\mu$  de diamètre contenant des spermatozoïdes. Ces derniers sont quelquefois encore groupés en deux faisceaux, mais le plus souvent ils forment un peloton compliqué dans lequel aucune systématisation n'est reconnaissable. Un canal excréteur légèrement sinueux part de la vésicule et se dirige vers l'ectoderme qu'il atteint après un parcours d'environ 50  $\mu$  : il débouche alors à l'extérieur par un orifice extrêmement petit ; le conduit intérieur

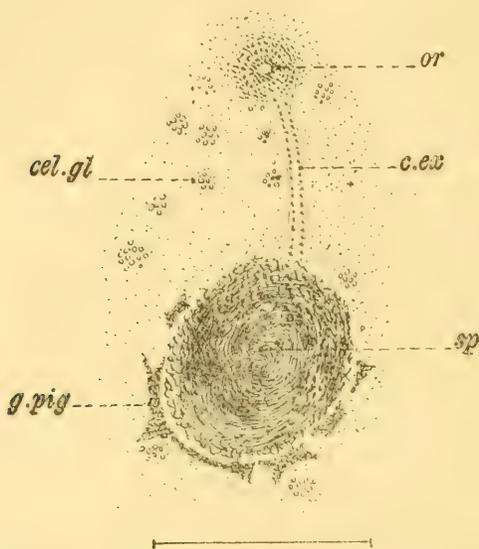


Fig 8. — Follicule testiculaire. *or* = orifice du canal excréteur. *c. ex* = canal excréteur. *cel. gl* = cellules glandulaires de l'ectoderme. *sp* = sperme. *g. pig* = gaine pigmentaire du testicule (Le trait de repère représente 400  $\mu$ ).

du canal excréteur a lui-même une lumière punctiforme. La vésicule et son canal sont plongés dans la mésoglée qui est très riche en fibrilles musculaires et en cellules pigmentaires ; ces dernières s'accumulent autour du follicule de manière à lui constituer une véritable gaine pigmentaire qui contribue à le rendre perceptible à l'examen extérieur sur l'animal vivant : dans ces conditions d'observation il se présente sous la forme d'une petite masse opaque arrondie d'un blanc quelquefois éclatant. Les très nombreuses et très fines granulations de ces

cellules pigmentaires sont en effet blanches et très opaques, ce qui leur donne un grand éclat à la lumière réfléchie, tandis qu'elles paraissent absolument noires en lumière transmise.

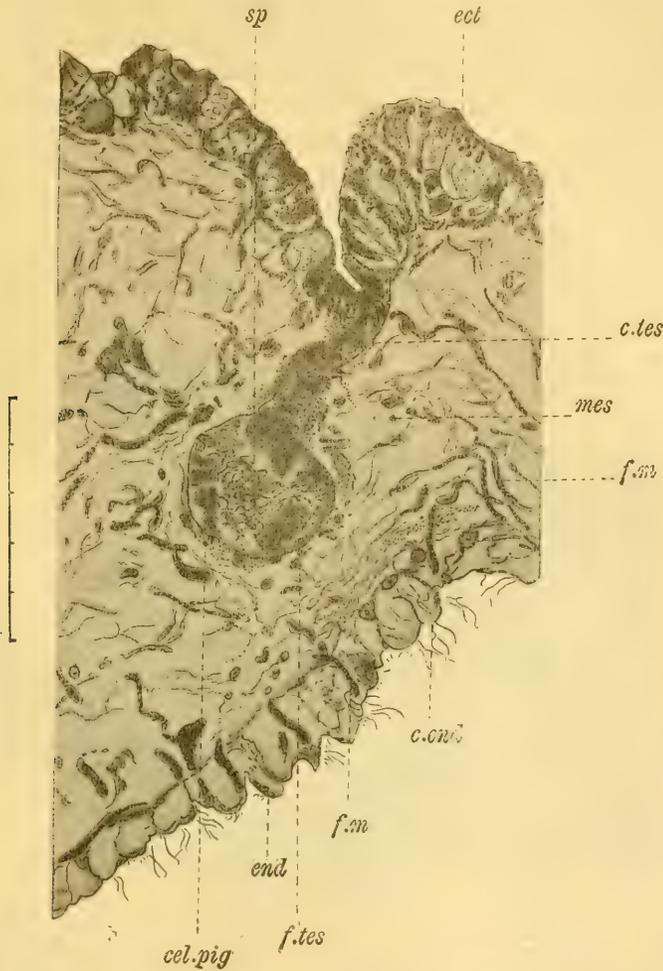


Fig. 9. — Coupe passant par un follicule testiculaire et son canal excréteur. *ect* = ectoderme aboral. *sp* = spermatozoïdes. *c. tes* = canal excréteur du testicule. *mes* = mésoglée. *f. m* = fibres musculaires. *c. end* = cils de l'épithélium endodermique. *f. tes* = follicule testiculaire. *end* = endoderme. *cel. pig* = cellules pigmentaires engainant le follicule testiculaire (Le trait de repère représente 50  $\mu$ ).

La fig. 9 reproduit un de ces organes vu en coupe passant par son canal et son orifice excréteur.

Avant de faire connaître les résultats de mes premières observations sur l'animal qui fait l'objet de ce travail, j'ai tenu à être définitivement renseigné sur la signification exacte de cette formation qui m'a vivement intéressé dès le premier instant : les recherches qu'il m'a fallu faire pour atteindre ce but ont donc apporté quelque retard à la publication de mes matériaux, mais il n'y a pas lieu de le regretter, car en agissant ainsi, j'ai pu m'assurer de la véritable nature de cet organe singulier : c'est bien un follicule gonadien mâle qu'il représente. J'ai pu l'établir en suivant son évolution que je vais résumer rapidement.

Cette structure, qui à l'examen de la fig. 9, paraît être une

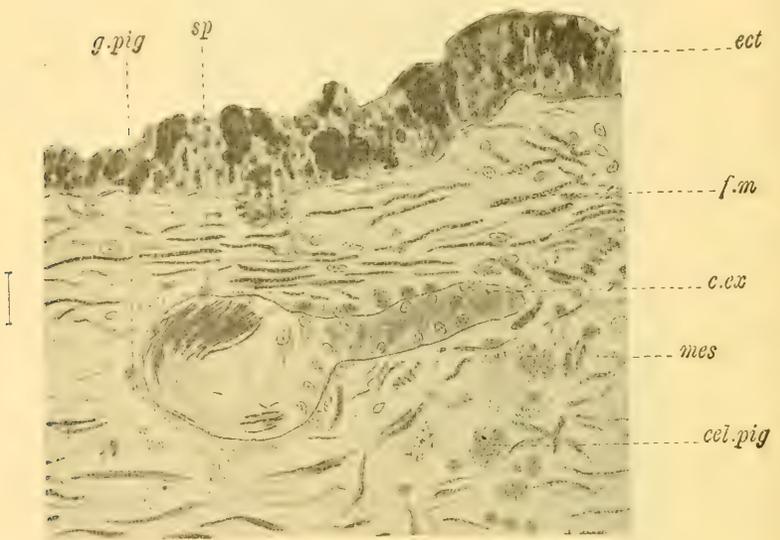


Fig. 10. — Follicule testiculaire en voie de développement. Le rudiment du canal excréteur est encore plein ; il se termine en cul-de-sac dans la mésoglyée ; ses relations avec l'ectoderme ne s'établiront que plus tard. *g. pig* = gaine pigmentaire entourant le follicule testiculaire. *sp* = spermatozoïdes. *ect* = ectoderme. *f. m* = fibrilles musculaires. *c. ex* = canal excréteur du follicule testiculaire. *mes* = mésoglyée. *cel. pig* = cellules pigmentaires de la mésoglyée (Le trait de repère représente 10  $\mu$ ).

incontestable dépendance de l'ectoderme n'a aucun rapport d'origine blastodermique avec le feuillet externe. Le follicule testiculaire prend naissance dans l'épithélium de revêtement

des canaux de la cavité gastrovasculaire. Comme le tentacule, il a pour origine un massif d'endoderme archentérique qui s'isole dans la mésoglée, grossit et évolue de manière à présenter bientôt l'aspect d'une masse arrondie pourvue d'un bourgeon latéral. Pendant que le bourgeon latéral, formé de cellules en voie de croissance active, continue à s'allonger en se dirigeant vers l'ectoderme, la masse arrondie se creuse d'une cavité centrale et c'est dans la paroi de cette cavité que se déroulent toutes les phases de la poussée de spermatogénèse qui aboutit à la formation de deux faisceaux de spermatozoïdes. La fig. 10 représente une coupe de follicule testiculaire à ce moment de son évolution; on y remarquera que le bourgeon latéral déjà bien développé est absolument plein et qu'il n'est pas encore en relation avec l'ectoderme: ces deux faits excluent toute objection concernant la provenance des spermatozoïdes que l'on trouve dans la vésicule.

Lorsque le bourgeon latéral entre en rapport avec l'ecto-

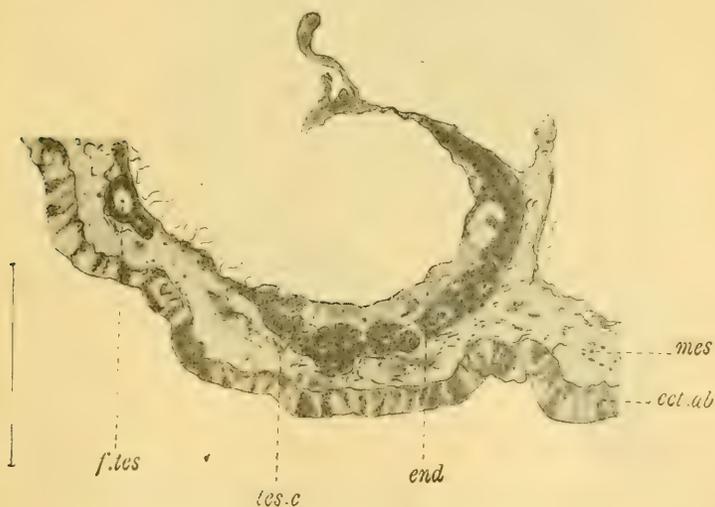


Fig. 11. — Testicule composé très jeune. *mes* = mésoglée. *ect. ab* = ectoderme aboral. *end* = endoderme. *tes. c* = tissu embryonnaire du testicule composé. *f. tes* = follicule testiculaire voisin du testicule composé, mais indépendant de lui (Le trait de repère représente 100  $\mu$ ).

derme, le cordon cellulaire plein qui le constitue se creuse d'une lumière axiale et la cavité du follicule spermatique

jusqu' alors close se trouve mise en communication avec l'extérieur. Il en a été de même, il faut nous en souvenir, dans l'évolution du massif colloblastique dont nous avons vu la cavité tout d'abord close se mettre, avec son revêtement de colloblastes, en relation avec le milieu extérieur.

Le cas du testicule composé ne diffère guère de celui que

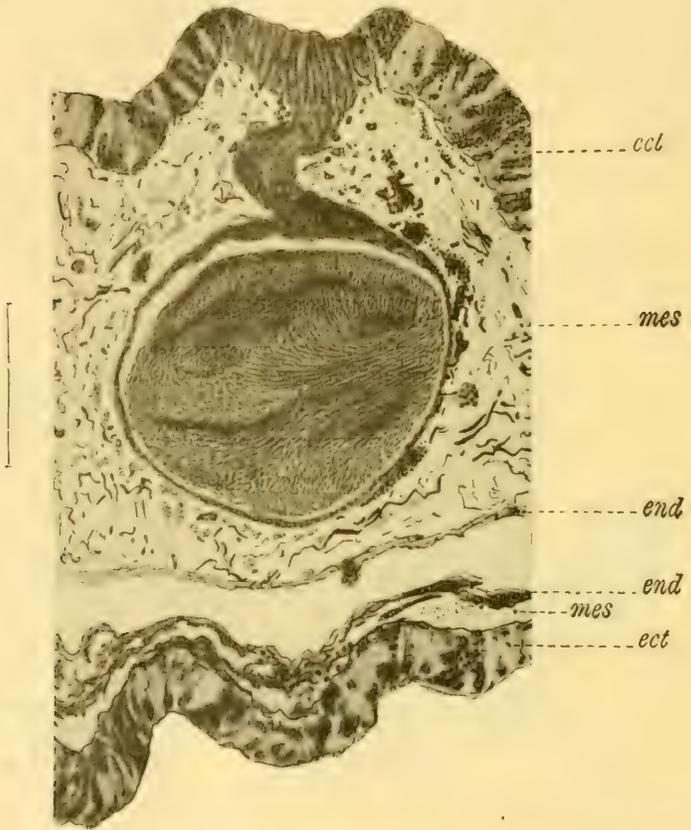


Fig. 12. — Testicule composé à maturité. *ect* = ectoderme. *mes* = mésoglée. *end* = endoderme (Le trait de repère représente 50  $\mu$ ).

nous venons de décrire : la nature endodermique de son ébauche initiale est plus facile encore à mettre en évidence que celle du follicule simple. La condescence des éléments qui le constitue est plus ou moins marquée ; ils sont quelquefois très distincts les uns des autres. Le canal excréteur est unique et prend

un développement en rapport avec son caractère collectif. Les figures 11 et 12 donnent une idée suffisante de ces différents traits d'organisation pour me dispenser de les décrire plus longuement.

On ne peut donc plus douter ni de l'origine endodermique des gonades mâles de *Cæloplana gonocytus*, ni des rapports qui s'établissent à la fin de son évolution entre cet appareil et l'ectoderme. Qu'il s'agisse de testicules formés d'un follicule simple ou de testicules composés de follicules associés, le phénomène reste le même. En outre, je le répète, il y a parallélisme morphologique entre ce dispositif et celui que réalise le massif colloblastique du tentacule.

Si, à la lumière de ces notions on envisage la description de l'appareil gonadien donné par TAKU KOMAI dans un mémoire récent (1920) que vient de publier cet auteur sur l'organisation de *Cæloplana Bocki*, on reconnaîtra sans peine les follicules testiculaires simples dont nous venons de faire connaître la structure et l'évolution : ce sont les organes dont l'auteur japonais signale l'existence page 377. Il les présente comme de profondes invaginations de la surface aborale du corps réparties suivant le trajet des canaux paratentaculaires et parastomacaux immédiatement au-dessus des tractus ovariens. Leur forme est identique à celle des follicules testiculaires que nous avons observés chez *Cæloplana gonocytus* : comme ses organes enfin, elles contiennent de nombreux spermatozoïdes. Mais TAKU KOMAI en donne une interprétation toute différente de la nôtre : n'ayant pu suivre leur évolution et les ayant vus uniquement en relation avec le revêtement externe de la surface aborale du corps, c'est-à-dire avec l'ectoderme, il les considère comme de simples invaginations de ce tégument aboral jouant le rôle de réceptacles séminaux : TAKU KOMAI n'a soupçonné ni l'origine endodermique de ces formations qui viennent déverser leurs produits à la surface de la peau ni leur nature gonadienne directe.

Pour achever l'histoire de ces mêmes organes il faudrait revenir sur la question des tubes ciliés décrits dans l'ectoderme aboral par MORTENSEN (1912) chez *Tjalffella tristoma* et interprétés par lui comme des organes sensoriels. Enfin pour épuiser complètement ce sujet il faudrait reprendre l'étude des tractus

soi-disant ectodermiques décrits par R. HERTWIG 1880) chez *Callianira bialata* (Delle Chiaje) et considérés par lui comme constituant la preuve de l'origine ectodermique des gonades chez les Cténophores. Je ne puis songer à entreprendre ici ce travail et je me bornerai à dire qu'il y a, pour moi, un lien d'homologie entre ces différentes formations et le follicule testiculaire de *Cæloplana gonoctena* dont j'ai donné la description et dont j'ai pu suivre l'évolution.

Ainsi que j'en ai déjà fait la remarque, les individus en période d'activité ovarienne sont beaucoup plus rares que les mâles ; ils diffèrent en outre sensiblement de ces derniers par leur aspect extérieur : ils offrent une épaisseur plus grande ; leurs tissus paraissent moins résistants et semblent tuméfiés ; leur teinte générale est plus lactescente.

Je connais beaucoup moins bien l'histoire de l'ovaire de *Cæloplana gonoctena* que celle de son testicule. Néanmoins j'ai vu ses ovocytes en cours de développement, ce qui me permet de préciser la position et les rapports de l'appareil gonadien femelle.

Il occupe dans le réseau gonadien la région orale des vaisseaux méridiens qui ont présenté des follicules testiculaires dans leur région aborale : de telle sorte que chaque canal méridien peut se décrire comme étant pourvu d'une génératrice femelle qui répond à la face orale du corps et d'une génératrice mâle qui répond à sa face aborale.

Ces données m'amènent à ébaucher l'exposé d'un rapprochement morphologique entre l'appareil gonadien et l'appareil tentaculaire.

Quand on a présenté comme nous venons de le faire, les relations réciproques des massifs embryonnaires mâles et femelles de l'appareil gonadien, il est suggestif de constater, que si le canal tentaculaire au lieu de se terminer très rapidement en cul-de-sac dès qu'il aborde le massif du tentacule poursuivait dans la profondeur de ce massif une marche conforme à la direction que semble annoncer son trajet initial, il se réaliserait un dispositif dans lequel les deux ébauches du massif colloblastique et du massif musculaire affecteraient l'une vis-à-vis de l'autre et par rapport au canal tentaculaire, les mêmes dispositions générales que celles que présentent entre eux le mas-

sif testiculaire, le massif ovarien, et le canal méridien. L'ébauche musculaire du tentacule se trouverait située sur la génératrice orale du canal tentaculaire comme le follicule ovarien se trouve localisé sur la génératrice orale du canal méridien ; le massif colloblastique se trouverait sur la génératrice aborale du canal tentaculaire comme le follicule testiculaire se trouve sur la génératrice aborale du canal méridien.

Je ne fais qu'indiquer aujourd'hui très sommairement les termes les plus généraux de ce parallélisme : j'en développerai les conséquences dans un travail ultérieur où j'exposerai une série de faits relatifs à l'évolution et à la signification du colloblaste.

Le développement des ovocytes de *Cœloplana gonotena* n'a pu être suivi dans tous ses détails comme celui des follicules testiculaires. Ce que j'en sais me permet cependant de dire qu'ils naissent de l'épithélium endodermique et qu'ils abandonnent rapidement cet épithélium pour s'isoler dans la mésoglyce où ils achèvent de grossir et de se transformer. J'ignore comment ils sont émis au dehors et comment ils sont fécondés : je ne sais rien de l'origine de la coque transparente qui les entoure.

Mais je puis donner quelques informations sur une modification fort intéressante que subissent bon nombre d'ovocytes au cours de leur évolution. Ces éléments femelles spéciaux chargés de granulations vitellines et probablement plus riches en vitellus qu'en cytoplasme n'arrivent jamais à la maturité ovulaire, ils dégénèrent sur-place. Quelques-uns d'entre eux sont absorbés par des voisins plus vigoureux ; ils servent ainsi à l'accroissement des ovules appelés à un avenir sexuel. Ce phénomène que j'ai d'ailleurs observé, bien qu'avec moins d'ampleur, chez les Cténophores pélagiques, fait immédiatement songer aux appareils vitellogènes qui prennent un si grand développement chez les Platodes. Mais ce qui arrête particulièrement la pensée sur la possibilité d'une telle homologie, c'est que, chez *Cœloplana gonotena*, une grande partie des matériaux vitellins ayant pour origine le processus de dégénérescence ovulaire que nous venons d'indiquer, échappe à l'activité phagocytaire des éléments normaux de l'ovaire : ils se groupent, se fusionnent plus ou moins entre eux, pour constituer un véritable

organe inclus dans la mésoglée et compris entre l'épithélium endodermique des mailles du réseau méridien et l'épithélium cilié de la face orale du corps de l'animal. Après chaque période sexuelle, pendant de longs mois la volumineuse masse de matériaux lécithiques dont nous venons d'indiquer l'origine demeure séquestrée dans la mésoglée : son aspect histologique et les réactions colorantes de ses éléments rappellent alors singulièrement les formations lécithogènes des vers plats.

Ces réserves abondantes jouent certainement, par la suite, un rôle important dans la nutrition de l'animal car on les voit diminuer progressivement de volume et finalement disparaître. Leur utilisation directe comme réserve est encore moins douteuse dans les cas de régénération naturelle et expérimentale que j'ai pu observer.

### 3. Développement.

Jusqu'à l'apparition du travail de MORTENSEN sur *Tjalfiella tristoma* (1910-1912) nous sommes restés dans une ignorance complète au sujet du développement des Platycténides. Ce travail en même temps qu'il ajoutait une forme particulièrement curieuse à la liste très courte des Cténophores planariformes, nous apportait la preuve que ces êtres, avant de subir les transformations qui les rendent à nos yeux si difficiles à comprendre, présentaient une larve hautement caractéristique de leurs affinités. *Tjalfiella tristoma* possède en effet une très belle larve cydippienne.

L'abondant matériel de *Ceoloplana gonoctena* que j'ai eu à ma disposition sur la côte d'Annam pendant l'été et l'automne de 1916, m'a permis de constater que cette espèce, comme *Tjalfiella tristoma*, possédait elle aussi une larve cydippienne. Tout récemment enfin, ТАКУ КОМАИ vient de décrire (1920) le développement de *Ceoloplana Bocki* qu'il a observé au Japon pendant l'été de 1918. Cette embryogénie répond dans ses grandes lignes à celle que j'ai étudiée sur l'espèce de la mer de Chine qui fait l'objet de ce travail.

Voici un résumé de mes propres observations.

Les œufs protégés par une coque sphérique résistante et transparente comme du verre sont émis par un mécanisme que

je n'ai pu pénétrer. Il semble que l'animal qui les a pondus se tienne sur eux, tout au moins pendant un certain temps. Je ne serai d'ailleurs pas surpris que les œufs fussent rejetés au dehors directement, par rupture de l'épithélium ectodermique cilié de la face orale. Ce qui me disposerait à croire que les choses se passent ainsi, c'est que la femelle au moment de la ponte présente une modification générale de tous ses tissus : cette modification est sensible à l'examen extérieur et se traduit fonctionnellement par leur grande altérabilité : ils sont œdématisés et prêts à se dissocier ; à la moindre occasion ils macèrent et se dissolvent. Ce sont là les raisons pour lesquelles la ponte est une crise redoutable au cours de laquelle bon nombre d'individus trouvent la mort. A la faveur de cette altération générale de la résistance et de la solidité de tous les tissus de l'animal au cours de sa période d'activité ovarienne, il n'est pas impossible que la mince barrière d'épithélium ectodermique séparant les œufs de l'extérieur ne vienne à céder sous la pression du contenu de l'ovaire gorgé de produits mûrs. Ce mode de libération des œufs rendrait très bien compte, en particulier, des relations de la mère avec sa ponte au moment où celle-ci vient d'être émise.

A l'abri de leur coque, les œufs se transforment rapidement en un minuscule embryon qui présente tous les traits d'organisation caractéristiques du *Cydidippe*. Les figures 13, 14, 15 et 16 donnent une idée de sa structure.

Ce petit être de 3 à 4 dixièmes de millimètre présente 8 rangées de palettes accouplées deux à deux, chaque rangée étant constituée par 5 ou 6 palettes alignées suivant un plan méridien ; deux tentacules rudimentaires avec leur gaine et leur revêtement spécifique de colloblastes embryonnaires ; un organe aboral de forme ovoïde à grand axe perpendiculaire au plan tentaculaire : la cupule sensorielle de cet organe aboral contient dans son intérieur deux massifs de granulations otolithiques appelées plus tard à se fusionner en une seule masse médiane, mais chez les très jeunes larves, ces deux massifs

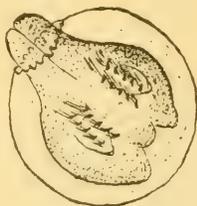


Fig. 13. — Embryon de *Cœloplana gonocytens* sortant de la coque de son œuf, le pôle oral en avant.

primitifs de granulations sont nettement séparés et disposés en deux foyers orientés dans le plan tentaculaire. Enfin, on constate, au pôle opposé à celui qu'occupe l'organe aboral, un grand orifice en forme de fente dont il importe maintenant d'établir la signification par une étude attentive, (voir figures 15 et 16, *in or*).

Il s'attache en effet un intérêt de premier ordre à la détermination exacte de la signification morphologique de cet orifice.

L'idée la plus simple et la plus naturelle que l'on puisse s'en

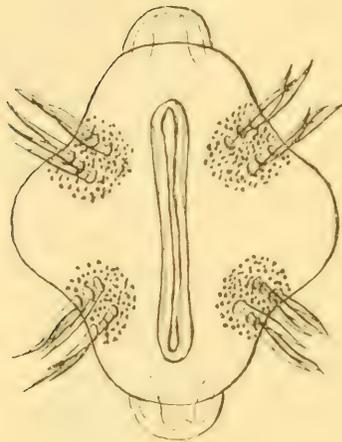


Fig. 14. — Embryon de *Cæloplana gonoctena* vu par le pôle oral. La longue fente orientée suivant le plan tentaculaire représente l'orifice de l'invagination orale.

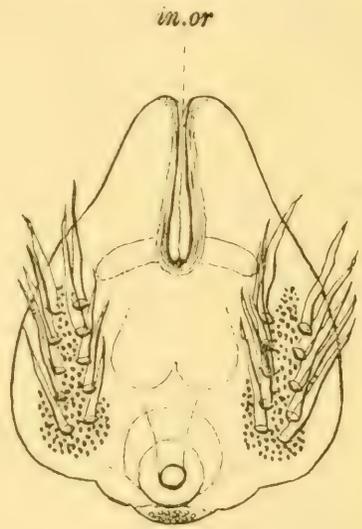


Fig. 15. — Embryon de *Cæloplana gonoctena* vu par le plan dorso-ventral *in. or* = invagination orale (Le trait de repère représente 100  $\mu$ ).

faire est qu'il représente la bouche du Cydippe et du Cténophore adulte (MORTENSEN, 1912-1913, TAKU KOMAI, 1920).

Un fait frappera cependant tous les observateurs : la fente buccale des Cténophores est disposée suivant un plan perpendiculaire au plan tentaculaire ; or on voit sur les figures 15 et 16 que l'orifice du pôle oral de *Cæloplana gonoctena* est fendu suivant le plan tentaculaire lui-même ; il en est de même chez *Tjalpfiella tristoma* et *Cæloplana Bocki*.

Un examen détaillé de l'embryon montre que cette longue fente ne représente pas la bouche; pas plus que la cavité dans laquelle elle donne accès ne représente le pharynx. Ce sont des formations très archaïques qui ont leur équivalent mal développé et à peine perceptible chez les Ctenophores adultes du type Cydippien, mais qui se trouvent au contraire hautement caractéristiques de l'organisation de tous les Cnidaires :

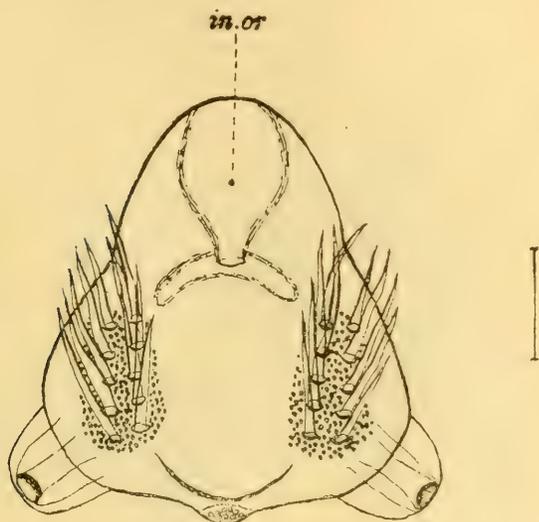


Fig. 16. — Embryons de *Cæloplana gonocytens* vu par le côté.  
in. or = invagination orale (Le trait de repère représente 100  $\mu$ ).

elles ont pour homologue, dans l'ensemble du groupe des Cœlentérés, une structure ectodermique très primitive connue chez les Méduses craspédotes sous le nom de noyau médusaire et chez les Anthozoaires sous celui d'invagination ou de bourgeon stomodéal.

Qu'il s'agisse d'Anthozoaires ou de Platyeténides, cet organe embryonnaire fondamental est équivalent, non pas comme on l'a cru jusqu'ici au pharynx et à la bouche de l'adulte, mais au disque tentaculaire des uns et à la surface de reptation des autres. Ces territoires anatomiques tout à fait extérieurs à la bouche et à l'appareil digestif, sont morphologiquement comparables à la sous-ombrelle des Méduses. Il en

est de même chez la larve de *Cæloplana gonoctena* pour le grand orifice en fente allongée suivant le plan tentaculaire et pour la vaste cavité qui lui fait suite, voir figure 17, ces structures sont sans aucune relation évolutive avec le tube digestif. Par contre, c'est aux dépens de cette cavité par écartement latéral des deux lèvres volumineuses qui encadrent son orifice et par leur étalement dans un plan perpendiculaire à l'axe oro-

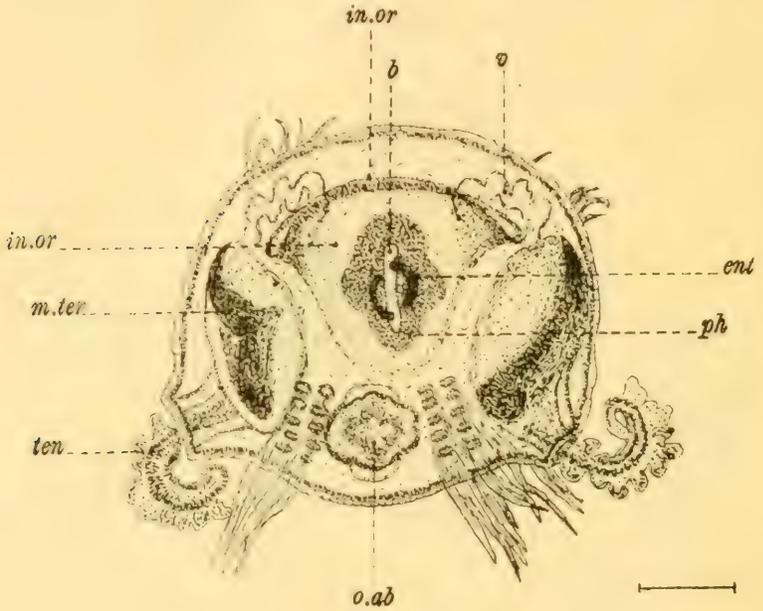


Fig. 17. — Préparation d'un embryon de *Cæloplana gonoctena* obtenue par compression légère. *in. or* = invagination orale. *b* = bouche. *v* = vaisseau. *ent* = entérotelles. *m. ten* = massif tentaculaire. *ph* = cavité pharyngienne. *ten* = tentacule. *o. ab* = organe aboral (Le trait de repère représente 100  $\mu$ ).

aboral que se constituera la large surface orale ciliée sur laquelle rampera plus tard l'adulte. Cette surface de reptation ne représente donc pas un pharynx dévaginé comme le pensent MORTENSEN et TAKU KOMAI. C'est sur leur disque tentaculaire, si l'on prend comme terme de comparaison les Anthozoaires, ou sur leur sous-ombrelle étalée, si l'on préfère évoquer le souvenir de la forme Méduse, que les Cæloplanides et les Platyténides se sont laissées tomber sur le sol.

Quant à la bouche de la larve, son existence n'est pas fictive : elle est objectivement représentée par un orifice d'assez petite dimension (figure 17 *b*) situé au fond de la profonde dépression préorale dont nous venons d'indiquer les homologues. Cet orifice n'en impose ni par son grand développement ni par sa situation et l'on comprend qu'il ait pu passer inaperçu jusqu'ici, mais sa fente orientée perpendiculairement au plan tentaculaire et ses rapports avec le tube digestif ne laissent aucun doute sur sa véritable nature.

Il conduit en effet dans une cavité que nous connaissons déjà pour l'avoir décrite en traitant de l'organisation de l'animal adulte (voir page 270) ; c'est la cavité du pharynx. Notons, en passant un fait intéressant à retenir : le pharynx présente déjà, à ce stade, avant toute autre manifestation d'étalement de la larve, cette forme lenticulaire aplatie dans un plan perpendiculaire à l'axe oro-aboral que nous avons décrite chez l'adulte.

À l'intérieur de la cavité pharyngienne nous trouvons disposées suivant le plan tentaculaire les ébauches antagonistes des deux organes sur l'importance desquelles j'ai attiré l'attention page 272, je veux parler du système des entérotaxelles dorsale et ventrale.

Lorsque j'ai mis en évidence l'existence de ces organes en étudiant la formation du pharynx chez les Anthozoaires (1919-1920) j'ai montré que dans ce dernier groupe, ils se disposaient en série métamérique et que de leur juxtaposition accompagnée de coalescence suivant la génératrice oro-dorsale de la larve, résultait le tube pharyngien de l'adulte. Ces mêmes éléments architecturaux, pour lesquels la forme individualisée est transitoire et par là très difficile à saisir chez les Anthozoaires, persistent au contraire sous cette dernière forme chez les Cténo-phores adultes ainsi que nous l'avons vu plus haut. On les retrouve parfaitement caractérisés chez la larve de *Cæloplana gonocytæna* ; ils sont compris entre son orifice buccal et l'orifice de l'entonnoir ; ce sont les homologues des entérotaxelles des deux foyers antagonistes dorsal et ventral du segment alpha de la larve de *Pocillopora cespitosa*.

Ils se présentent avec un développement et un ensemble de caractères tels qu'il est possible de les étudier par

comparaison avec leurs homologues chez les Anthozoaires. Le parallélisme morphologique de ces deux séries de formation se poursuit dans tous les détails de leur organisation. La seule divergence que l'on observe entre elles est d'ordre purement évolutif: alors que chez les Anthozoaires, les entérotaxelles sont appelées à se souder rapidement entre elles par leur portion orale et à perdre ainsi, partiellement, leur individualité, elles la conservent au contraire durant toute la vie de l'animal chez les Cténophores; elles y constituent ces structures décrites depuis longtemps déjà par les anatomistes sous le nom de bourrelets pharyngiens, arcs ciliés, (*Magenwülste, pharyngeal folds*).

On saisit tout ce que cette homologie implique de conséquences. Sans parler de sa portée morphologique immédiate et de ce qui en découle pour notre compréhension du groupe des Cténophores ainsi que pour notre conception de leurs relations phylogéniques avec les Cœlentérés supérieurs, disons seulement que cette notion nouvelle nous permet d'établir sur des bases matérielles un mode d'orientation des Cténaires concordant avec celui des Anthozoaires.

Si, en effet, nous mettons en regard l'un de l'autre l'alignement suivant un plan dorso-ventral des entérotaxelles alpha dorsale et  $\alpha$  ventrale chez les Anthozoaires, avec l'alignement assigné jusqu'ici à ces mêmes organes chez les Cténophores, il nous apparaît que l'orientation classique attribuée, par pure convention aux Cténophores, dispose les structures homologues que nous étudions, à 90° l'une de l'autre, masquant ainsi une ressemblance fondamentale et s'opposant aux comparaisons les plus fécondes.

Il importe de rétablir une harmonie méconnue en homologant le plan tentaculaire des Cténophores avec le plan dorso-ventral des Anthozoaires.

Le développement ultérieur de l'embryon Cydippien de *Cœloplana gonoctena* nous met en présence de formes larvaires offrant les plus grandes analogies avec celles des Cténophores lobés. La figure 18 représente une de ces larves à un stade intéressant qui permet de saisir les rapports du Plactycténide adulte, voué par son organisation définitive à la vie rampante, avec sa forme jeune construite, comme celle

de tous les autres Cténaires, pour la vie pélagique. Cette figure nous fait assister au déploiement des deux lèvres de l'orifice en fente de l'invagination orale (*in. or*) figures 15, 16, 17, que nous avons décrite chez les larves plus jeunes ; on voit que les lobes (1) qui en résultent sont situés dans un plan perpendiculaire au plan tentaculaire. Ils sont par conséquent pleuraux suivant l'orientation que nous proposons dans ce travail.

Ce stade est suffisamment clair pour permettre au lecteur de

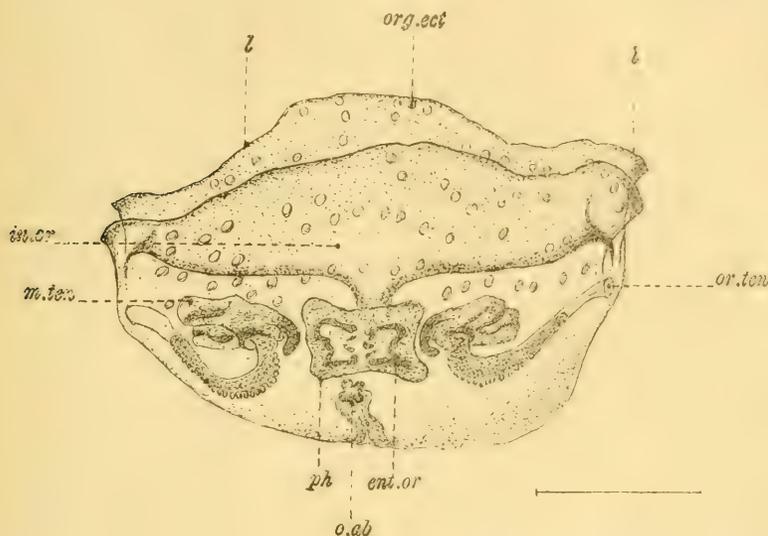


Fig. 18. — Embryon de *Cæloplana gonocytina* au moment de sa métamorphose. *org. ect* = organes ectodermiques disposés en série. *l* = lobes résultant du développement des lèvres de l'invagination orale (voir fig. 15, 16, 17). *in. or* = invagination orale. *m. ten* = massif tentaculaire. *ph* = cavité pharyngienne. *ent. or* = portion orale de l'une des entérotoxelles. *o. ab* = organe aboral (Le trait de repère représente 1 millimètre).

prévoir les phénomènes qui vont suivre : l'animal s'étale peu à peu sur la surface orale de ces grands lobes pleuraux ; les huit rangées de palettes ont déjà disparu ; il est possible que les organes ectodermiques alignés en files régulières (*org. ect*) indiqués figure 18 représentent leur rudiment en voie de régression définitive.

La larve possède encore une forme extérieure qui rappelle celle des Cœlentérés pélagiques, mais tout est déjà préparé pour une transformation radicale à la suite de laquelle nous

nous trouverons en présence d'un être ayant l'apparence et le port d'une Planaire.

Nous voudrions d'un mot attirer l'attention sur la signification générale du rôle joué dans cette évolution par les formations que nous avons désignées sous le nom de lobes pleuraux. Chez les Platyténides ce sont évidemment des organes essentiels : leur développement sans mesure domine toute l'organisation de ces animaux et leur impose cette physiologie particulière qui nous a si longtemps dérouté. Bien que sensiblement réduits déjà, ces organes se présentent encore avec une grande ampleur chez les Lobés : nous perdons leur trace chez les Béroës et les Cydippes. Mais nous les retrouvons en dehors du groupe des Cténophores, chez des formes où leur présence est caractéristique, chez les Méduses Acalèphes ; c'est là qu'ils se montrent avec leur forme la plus simple et la plus primitive ; c'est là qu'il faudra désormais aller les étudier si l'on veut arriver à la connaissance de leur signification morphologique.

Pendant que la forme extérieure de la larve évolue, des modifications s'accomplissent corrélativement dans la disposition de ses organes profonds.

Les deux appareils tentaculaires antagonistes subissent une rotation dans le plan dorso-ventral qui les amène à leur situation définitive. La comparaison des figures 17 et 18 permet de comprendre cette manœuvre : la valeur angulaire de leur rotation dépasse  $90^{\circ}$ .

Leurs colloblastes embryonnaires achèvent leur évolution et prennent les caractères des colloblastes adultes des Cténophores ordinaires.

Le système des vaisseaux se développe suivant le même plan général que chez les Lobés : les huit canaux méridiens se fusionnent en s'accouplant deux par deux. En outre, ils se répandent, comme chez les Béroës, en un réseau anastomotique qui cache bientôt sous sa richesse et sa complexité la nature simple de ses origines ; c'est le réseau méridien ou réseau gonadien. Les canaux pharyngiens se transforment eux aussi en un réseau pharyngien qui se met largement en rapport avec le réseau périphérique représentant les canaux méridiens fusionnés.

#### 4. Régénération.

Avant de terminer, signalons une particularité très remarquable de *Cæloplana gonocyta*, particularité qu'elle semble d'ailleurs partager avec un autre Platycténide, *Tjalfiella tristoma*. A toutes les époques de l'année, la forme que nous avons étudiée présente l'aptitude à se reproduire par lacération naturelle. Cette propriété peut être utilisée expérimentalement.

Un fragment minuscule de quatre dixièmes de millimètre séparé du corps de l'animal par une section franche, peut reconstituer rapidement un individu parfait à la condition que ce fragment possède à la fois de l'endoderme et de l'ectoderme. Il faut trois semaines environ, à la température de 28°, pour que la régénération soit complète. Elle se fait dans des conditions qui sont très avantageuses pour l'observateur. J'ai mis à profit cette circonstance et j'ai pu ainsi recueillir quelques observations qui ne sont pas dénuées d'intérêt.

Un fait morphologique important se dégage de cette étude expérimentale.

L'animal ne régénère pas synchroniquement les deux éléments antagonistes de sa symétrie biradiaire, c'est-à-dire son foyer dorsal et son foyer ventral. De ce décalage chronologique temporaire résultent des formes qui, ne présentant qu'un seul tentacule et une seule entérotoxelle, ont perdu leur symétrie rayonnée; elles sont dyssymétriques. Mais de l'altération de leur harmonie radiaire primitive naît une harmonie nouvelle: cette forme originellement pourvue de deux foyers antagonistes et par là biradiaire, réduite maintenant à un foyer unique, est devenue bilatérale.

Il faut rapprocher ce fait de celui que nous offre la larve d'un Cténophore pélagique, *Thoë paradoxa*, décrit depuis longtemps par CHUX: ce Cténaire se présente avec un tentacule unique et CHUX a fait preuve d'un grand esprit de finesse et de pénétration en comprenant immédiatement le parti que l'on pouvait tirer de cette disposition pour la comparaison des axes des Cténophores avec ceux des Métazoaires bilatéraux; il a considéré, avec raison, cette forme comme traduisant une tendance à l'atrophie de l'une de ses deux structures radiaires opposées et se plaçant à un point de vue identique à celui

auquel j'ai été amené moi-même par l'étude des Anthozoaires, il a homologué le plan tentaculaire de *Thoë paradoxa* au plan de symétrie bilatéral, c'est-à-dire au plan sagittal ou plan dorso-ventral des bilatéraux.

Il est regrettable que l'auteur de la grande monographie de 1881 n'ait pas développé entièrement cette conception, qu'il ne l'ait pas imposée par sa terminologie, qu'il soit revenu ultérieurement sur la manière de voir exprimée dans son travail fondamental, et qu'il ait finalement accepté l'orientation classique, purement conventionnelle, des Cténaïres. Les contradicteurs de CHUX, CLAUS (1886) et MORTENSEN (1911) se sont montrés animés d'un instinct moins sûr et moins heureux en critiquant ses idées sur *Thoë paradoxa* et la conséquence de sa conception applicable à la morphogénie générale de la symétrie bilatérale.

MORTENSEN reconnaît toutefois que le cas de *Thoë paradoxa* serait « un argument valable pour regarder l'axe tentaculaire des Cténophores comme homologue avec l'axe sagittal des animaux bilatéraux » si on pouvait l'étendre à l'ensemble des Cténaïres. Ce qui rend MORTENSEN hostile à toute tentative de généralisation sur le phénomène essentiel présenté par *Thoë paradoxa*, c'est son caractère absolument exceptionnel. Mais du fait que *Cæloplana gonoctena* présente aussi pareille tendance au début de sa régénération intégrale aux dépens d'un fragment de son corps complètement dépourvu d'organisation initiale, l'isolement dans lequel se trouvait jusqu'ici *Thoë paradoxa* cesse.

Enfin, si l'on veut bien envisager la disposition générale des systèmes organiques des Cténophores sous le jour où je l'ai présentée dans ce mémoire par comparaison avec le stade primitif biradiaire de la larve des Anthozoaires, on se trouve amené par l'étude des Cténaïres et particulièrement par celle de *Cæloplana gonoctena* à une conclusion générale identique à celle à laquelle nous avons été conduit par nos observations sur le développement des Hexacoralliaires.

Cette conclusion peut s'exprimer ainsi : la symétrie bilatérale est une symétrie résiduelle ; elle dérive d'un dispositif primitif à symétrie radiaire constitué par deux éléments antagonistes. La régression partielle ou la disparition définitive par atrophie

complète de l'un des éléments de ce système, réduit l'élément persistant à la symétrie bilatérale. Anthozoaires et Cténophores, par la concordance des informations qu'ils nous apportent, nous éclairent simultanément et chacun conformément au génie propre de leur organisation, sur ce point capital de la morphogénie générale des Métazoaires bilatéraux.

Ces dernières réflexions contiennent implicitement mon jugement sur les relations des Cténophores avec les Platodes : elles font prévoir au lecteur averti que, m'appuyant sur des faits nouveaux et des rapprochements qui n'ont pas encore été présentés, je rejette, comme l'a fait WILLEY et à sa suite ABBOTT, l'homologie de l'axe longitudinal des Vers plats et des Métazoaires bilatéraux avec l'axe sagittal des Cténophores, homologie établie par LANG, acceptée par KEMNA et par MORTENSEN.

\*  
\* \*

### Conclusions.

En présentant dans ce mémoire très sommaire l'organisation de *Cæloplana gonoctena*, j'ai dû laisser de côté beaucoup de faits importants qui concernent cette forme nouvelle de Platycténoïde : j'ai sacrifié en particulier tout ce qui avait trait à sa structure fine, à son histologie ; j'ai pris cette mesure, non pas parce que je manque de documents sur ce sujet, mais parce que ce point de vue n'occupe pas le premier rang de mes préoccupations actuelles.

Je me bornerai à résumer en quelques mots ce que je pense de cette forme et des autres Cténophores planariformes : ce sont des êtres qui présentent un mélange de dispositions très archaïques (1) et de caractères très évolués (2). Ce sont avant tout des Cténophores. S'il me fallait les définir d'un mot, je

(1) Lobes ; développement de l'invagination orale chez la larve et de la surface orale chez l'adulte ; rapport du tentacule (tœnio-columelle) avec la surface orale (*Tjalffella tristoma*).

(2) Absence de palettes. Appareil gonadien mâle débouchant à l'extérieur par un conduit propre ; appareil gonadien femelle présentant une différenciation de ses ovocytes en ovules et en éléments lécthogènes ; complexité du réseau gastrovasculaire ; rosettes ciliées closes.

dirais, pour bien montrer ma façon d'envisager leurs relations avec les Lobés, que ce sont des Cténophores hyperlobés. Ils forment un groupe remarquable par l'harmonie avec laquelle s'allient chez eux les caractères les plus primitifs et les structures les plus complexes.

Etant partie de très bas et les ayant conduits très haut, leur évolution nous permet de saisir les affinités véritables et complètes du groupe entier des Cténophores que nous ne connaissons guère, jusqu'ici, que par des représentants néoténiques morphologiquement incomplets (tous les Cténophores pélagiques). Il ne faut donc pas considérer les Platyeténides comme des Cténophores aberrants, mais au contraire comme des Cténophores parfaits.

Envisagées sous le jour ou la connaissance des Cœloplanides et des autres Platyeténides nous permet désormais de les concevoir, les affinités des Cténophores se révèlent à nous comme étant doubles ; à l'analyse, elles se montrent aussi nombreuses et aussi solides avec les Cœlentérés supérieurs (Acalèphes, Anthozoaires), qu'avec les Vers plats (Némertiens, Turbellariés).

Mais, quelle que soit la valeur des homologies sur lesquelles ce jugement est appuyé, le problème des relations phylogéniques de ces êtres avec leurs voisins les plus immédiats se présente, dans son ensemble, d'une façon telle, que l'on ne peut songer à considérer ces relations comme exprimant une filiation directe : les Planaires et les Némertes ne dérivent pas plus des Platyeténides que des Cténophores lobés. Il y a seulement un radical Cténide commun à toutes ces formes. Nous retrouvons d'ailleurs ce même radical formant un lien fondamental entre les Cténophores, les Acalèphes et les Anthozoaires. En traduisant ces conclusions en langage phylogénétique cela revient à dire qu'il faut remonter très loin dans l'histoire de l'évolution des Cœlentérés pour retrouver l'ancêtre commun aux Platodes et aux Cténophores.

Comment alors doit-on envisager la question des étonnantes ressemblances que l'on peut relever entre les Platyeténides et

les Vers plats? Ne serait ce qu'un cas banal et simple de convergence grossière? Je ne le crois pas.

La haute généralité du phénomène de la planarisation chez ces êtres ne me paraît pas pouvoir être expliquée par la mise en jeu des facteurs habituels de l'analogie. J'y vois, pour ma part, l'expression d'une tendance unitaire que je rapporte à l'hérédité; tous ces groupes sont redevables à leur ancêtre commun, de cette tendance qui se manifeste pour chacun d'eux avec une force d'autant plus grande qu'il est plus évolué et plus élevé en organisation.

Ainsi compris, le phénomène de la planarisation, qui trouve son terme le plus parfait chez les Cténophores supérieurs et les Platodes, présenterait, pour nous, les étapes suivantes. Les structures décrites sous le nom de lobes marginaux chez les Acalèphes marqueraient sa première apparition. Ce n'est encore là qu'un essai très discret; cependant, chez les formes les plus évoluées de ce groupe, chez les Rhizostomides, nous voyons déjà ces lobes prendre une grande importance par suite du développement que présente dans leur épaisseur et à leur bord immédiat, un riche réseau vasculaire plat. Les progrès de la planarisation s'affirment chez les Cténophores lobés; enfin, elle domine complètement l'architecture générale de l'animal chez les Platyténides.

A partir de ce moment, l'influence fonctionnelle tout d'abord nulle de ce trait d'organisation devenu prépondérant, se montre telle, que la biologie des êtres qui le présente tombe sous son entière dépendance; c'est lui qui impose aux Cténophores planariformes l'abandon de la vie pélagique et qui les voue à la vie rampante. Il en est de même pour les Platodes.

Ainsi la grande ressemblance de ces êtres dans leur forme extérieure et dans leur structure profonde, loin de se laisser ramener à un cas de convergence analogique, loin de pouvoir s'expliquer par une identique adaptation à un même mode d'existence, nous apparaît au contraire comme relevant de causes morphologiques pures, originellement indépendante de leur activité fonctionnelle, hautement indifférente à toute finalité. L'organisation de ces animaux leur vient de plus loin que leurs réalisations physiologiques; elle devance leur genre de vie, elle l'implique, elle l'impose. En un mot, nous nous trou-

vons ici en présence d'un cas particulièrement ample de préadaptation.

Mieux que la notion de filiation à partir d'un ancêtre si lointain qu'il ne parait pas possible de lui assigner de caractères zoologiques précis, la notion chimique de série homologue permettrait de rendre compte des relations générales des Cténophores plats; elle permettrait de les exprimer sous une forme plus sûre et probablement plus favorable à la découverte de faits nouveaux.

Je dirai donc que bien qu'il n'y ait entre ces groupes aucune relation évolutive de filiation directe, les Platodes sont les homologues supérieurs des Platyténides (1). Némertes et Turbellariés, Trématodes et Cestodes dérivent chacun pour leur propre compte de formes inconnues non planarisées comparables aux Cténophores du type pélagique: ces formes inconnues sont les homologues supérieurs des Cténophores Cydippiens (2).

Le radical Cténide commun à tous ces groupes n'a jamais été observé: il n'a pu être isolé sous forme de personnalité concrète, mais nos connaissances commencent à nous permettre d'entrevoir son existence à travers ses combinaisons.

Sans vouloir chercher à préciser ici les caractères d'une forme que nos moyens d'analyse ne peuvent pas encore atteindre, je dirai seulement que nous aurons une idée approchée de sa constitution d'ensemble et de ses aptitudes en pensant à la structure individuelle de chacun des éléments périodiques qui constituent le strobile des Anthozoaires et en portant tout particulièrement notre attention sur le premier formé d'entre eux qui est aussi le plus régulier et le plus parfait, sur celui que nous avons décrit chez la larve de *Pocillopora cespitosa* sous le nom de segment alpha.

Sorbonne, le 10 Septembre 1920.

(1) Au même titre que les acides propionique et acétique sont les homologues supérieurs de l'acide formique.

(2) Comme le radical propyle et le radical éthyle sont les homologues supérieurs du radical méthyle.

## BIBLIOGRAPHIE

1902. ABBOTT (J. F.). — Préliminary Notes on *Cœloplana*, in : *Annotat. zool. Japon.*, vol. 4, p. 103.
1907. ABBOTT (J. F.). — The Morphology of *Cœloplana*, in *Zool. Jahrb.*, vol. 24, p. 41 à 70, pl. 8 à 10.
1919. BILLARD (A.). — Note sur une espèce nouvelle d'Hydroïde gymnoblastique (*Clava Kremphi*), parasite d'un Alcyonaire, in : *Bul. muséum Hist. Nat.*, n° 3, 1919.
1880. CHUN (C.). — Die Ctenophoren des Golfes von Neapel, in : *Fauna Flora Golf. Neapel Monogr.* 1.
- 1889-1892. CHUN (C.). — Cœlenterata, in : Bronn's Klassen und Ordnungen.
1886. CLAUS (C.). — Ueber *Deiopea Kaloktenota* (Chun) als Ctenophore der Adria, nebst Bemerkungen über die Architektonik der Rippenquallen, in : *Arbeit. zool. Inst. Wien.*, vol. 7.
1920. DANTAN (J. L.). — Le bourgeonnement chez les Antipathaires, in : *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, tome 171, 1920.
1898. FRANCOTTE (P.). — Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades, in : *Arch. Zool. Experim. et générale*, vol. VI, 3<sup>e</sup> série, 1898.
1873. GIARD (A.). — Histoire Naturelle des Synascidies, in : *Arch. Zool. Experim. et Génér.*, vol. II, 1873.
1880. HERTWIG (R.). — Ueber Bau der Ctenophoren, in : *Jena. z. Naturw.*, vol. 14.
1919. HICKSON, SYDNEY (J.). — Sur quelques spécimens d'un Alcyonium d'Annam, *Alcyonium Kremphi* (n. sp.), in : *Bulletin de la Société zoologique de France*, tome XLIV, 1919.
1903. KEMNA (Ad.). — Sur les rapports entre Clénaires et Polyclades, in : *Ann. Soc. R. zoolog. et malacol. de Belgique*, 38, p. LXXIX-LXXXVII.
1886. KOROTNEFF (Alex.). — Ueber *Ctenoplana Kowalewskii*, in : *Z. wiss. zool.*, vol. 43, p. 242.
1880. KOWALEWSKY (A.). — Ueber *Cœloplana Metschnikowii*, in : *Verhandl. d. zool. Section der VI. Versamme. russischer Naturf. v. Arzte*. Analysé in : *Zool. Anz.* III, p. 140, année 1880.
1919. KREMPF (A.). — Sur un stade primitif, essentiel, non encore reconnu dans le développement des Anthozoaires, in : *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, tome 169.
1919. KREMPF (A.). — Développement des ébauches musculaires chez la larve d'un Anthozoaire (*Pocillopora cespitosa* Dana) au stade primitif de la symétrie tétraradiaire, in : *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, tome 169.
1919. KREMPF (A.). — Indications complémentaires sur la biologie de *Alcyonium Kremphi*, in : *Bulletin de la Société zoologique de France*, tome XLIV.
1920. KREMPF (A.). — Sur les principales modalités du développement et des relations de l'Orthosepte et du Stérigmatosepte dans l'ensemble du groupe des Anthozoaires, in : *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, tome 170.
1920. KREMPF (A.). — Sur la métamérisation oro-aborale de la larve de deux Hexacoralliaires (*Pocillopora cespitosa* Dana; *Seriatorpora subulata* Lamarck), in : *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, tome 170.

1920. KREMPF (A.). — Extension de la notion de métamérie oro-aborale à l'organisation intérieure de la larve des Hexacoralliaires (*Pocillopora cespitosa* Dana; *Seriatorpora subulata* Lamarck.) in : *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, tome 170.
1920. KREMPF (A.). — Observations sur le développement de deux Hexacoralliaires (*Pocillopora cespitosa* Dana; *Seriatorpora subulata* Lamarck). Découverte de stades primitifs révélateurs de l'origine scyphostrobilaire des Anthozoaires, in : *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, tome 170.
1920. KREMPF (A.). — Origine blastodermique des Entéroïdes et du complexe entéroïdo-pharyngien, chez les Anthozoaires, in : *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, tome 170.
1920. KREMPF (A.). — Les dernières phases du développement des organes endodermiques métamérisés de la larve des Anthozoaires et l'achèvement du pharynx, in : *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, tome 171.
1920. KREMPF (A.). — Sur un Ctenophore planariforme nouveau, *Cæloplana gonoctena* (nov. sp.) in : *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, tome 171.
1920. KREMPF (A.). — L'appareil tentaculaire et l'appareil gonadien de *Cæloplana gonoctena* (Krempf), in : *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, tome 171.
1920. KREMPF (A.). — Développement larvaire de *Cæloplana gonoctena* (Krempf). Stade Cydippe. Transformations, in : *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, tome 171.
1884. LANG (Arnold). — Die Polycladen des Golfes von Neapel, in : *Fauna Flora Golf Neapel*, Monogr. 11.
1910. MORTENSEN (Th.). — *Tjalffiella tristoma* (n. g., n. sp.) a. sessile Ctenophore from Greenland. Preliminary notice. *Vid. Medd. Naturh. Foren.* Copenhagen, p. 249-253.
1912. MORTENSEN (Th.). — Ctenophora. 95 p., 10 pl., in : *Danish Ingolf-Exped.* Copenhagen, 1912.
1913. MORTENSEN (Th.). — Sur un Ctenophore sessile *Tjalffiella tristoma* et sa signification phylogénétique, in : IXe Congrès Internat. de Zoologie tenu à Monaco 1913.
1920. TAKU KOMAI. — Notes on *Cæloplana Bocki* (n. sp.) and its development, in : *Annot. zool. Japonenses*, vol. IX, Part. V, 1920.
1896. WILLEY (Arthur). — On *Ctenoplana*, in : *Quart. J. microsc. Sc.* (N. S.), vol. 39, p. 323.

PLANCHE III

## EXPLICATION DE LA PLANCHE III

---

- Fig. 1. — Scyphistome de *Cyanea*; stade à 12 tentacules, où commencent à s'indiquer les tentacules d'une 4<sup>e</sup> poussée; les flèches marquent le sens des courants de convection déterminés par le polype dans l'eau ambiante;  $\varepsilon$ , périsarque.  $\times 90$ .
- Fig. 2. — A. Polype repu, à tentacules rétractés, 2 heures après l'absorption d'un repas de foie de Poulpe; B. polype analogue, commençant à se réépanouir, 24 heures après le repas;  $x$ , amorce d'un bourgeon.  $\times 90$ .
- Fig. 3. — Polype nourri avec des ovules de *Psammechinus*,  $u$ , que l'on voit par transparence dans la cavité gastrale.  $\times 90$ .
- Fig. 4 et 5. — Croquis de polypes ayant avalé des Copépodes, dont on voit l'œil  $y$ .
- Fig. 6. — Jeune Scyphistome portant un bourgeon latéral  $j$ .
- Fig. 7. — Diagramme indiquant l'ordre normal de poussée des cycles de tentacules.
- Fig. 8. — Scyphistome extroversé; l'endoderme des poches gastrales,  $l$ , est seul coloré par les inclusions alimentaires; les tænioles,  $m$ , et le revêtement pharyngien,  $n$ , sont incolores.
- Fig. 9. — Coupe méridienne d'un Scyphistome extroversé;  $b$ , bord de la bouche;  $d$ , endoderme digestif des poches gastrales;  $ec$ , ectoderme latéral de la colonne du polype;  $g$ , cavité gastrale du pied, non dévaginée;  $o$ , ectoderme du disque oral;  $ph$ , revêtement du pharynx extroversé;  $q$ , fond d'une poche lobulaire;  $t$ , tentacule.  $\times 150$ .
- Fig. 10. — Jeune Scyphistome, montrant le début de la poussée d'un tentacule perradial dédoublé.
- Fig. 11. — Stades un peu plus avancés, avec tentacule perradial bifurqué, à branches inégales.
-









PLANCHE IV

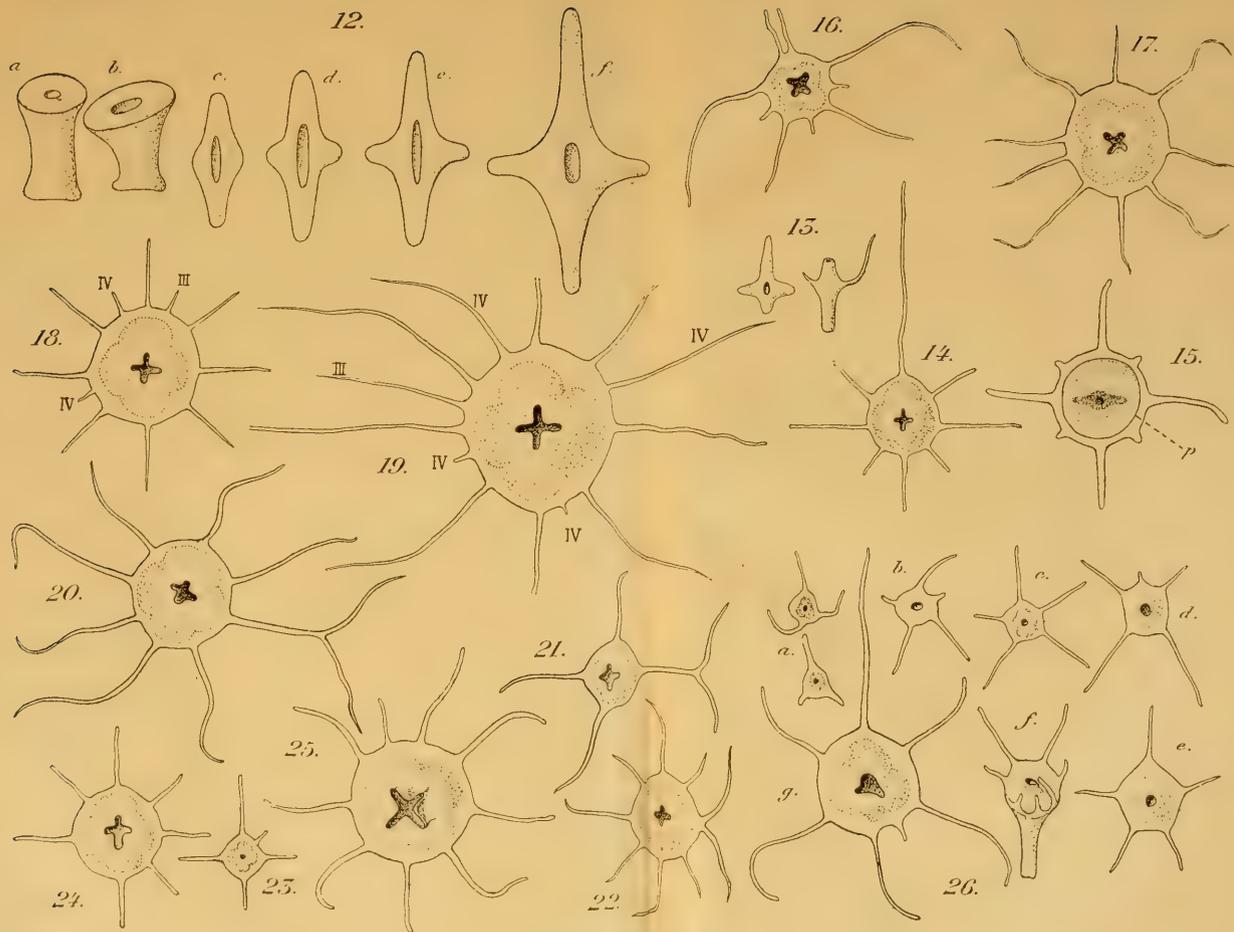
## EXPLICATION DE LA PLANCHE IV

---

- Fig. 12. — Premières étapes de la formation du Scyphistome, consécutives à la fixation de la planula. *a, b*, profil; *c...* *f* face orale.
- Fig. 13. — Deux jeunes Scyphistomes, avec deux tentacules opposés nettement inégaux (symétrie bilatérale).
- Fig. 14. — Persistance de la symétrie bilatérale jusqu'à un stade assez avancé.
- Fig. 15. — Polype à bouche démesurément ouverte, permettant de plonger jusque dans la cavité du pied, nettement bilatérale; *p*, bord de la bouche.
- Fig. 16. — Polype à tentacule interradianal dédoublé, avec perturbation de la symétrie.
- Fig. 17. — Autre cas de dédoublement d'un tentacule interradianal.
- Fig. 18 et 19. — Anomalies (hétérochronies) dans l'ordre de poussée des tentacules.
- Fig. 20, 21. — Tentacules perradiaux bifurqués en Y.
- Fig. 22. — Dédoublé d'un tentacule perradianal.
- Fig. 23 à 25. — Anomalies temporaires résultant de la poussée de cycles momentanément incomplets: un seul, ou trois interradianaux, un seul adradial.
- Fig. 26. — Monstruosités avec perversion du type de symétrie: *a*, types ternaires; *b-e*, types pentamères; *f*, type irrégulier à 7 tentacules; *g*, type hexamère.
-







Ch. Pérez del.

Scyphistomes de Cyanea



## EXPLICATIONS DE LA PLANCHE V

### *Cœloplana gonoctena* Krempf

---

Dans les figures de cette planche lorsque l'animal est représenté suivant son axe oro-aboral (fig. 8) le pôle oral a été placé en haut, le pôle aboral en bas. Lorsque l'animal est représenté suivant son axe dorso-ventral, le foyer dorsal (le plus développé) a été placé en haut (Nord); le foyer ventral (le moins développé) a été placé en bas (Sud).

Fig. 1. — *C. gonoctena* vue par sa face aborale reposant sur une lame de verre dans son attitude d'étalement normal. Au pôle aboral, fortement pigmenté, se voient l'organe aboral impair et médian ainsi que les deux pores excréteurs. Sur l'ensemble de la surface aborale on observe : les deux rangées de papilles érectiles aborales avec leurs taches pigmentaires; les deux gaines tentaculaires avec leur tentacule en voie de rétraction; huit rangées de follicules testiculaires pourvus de leur canal excréteur débouchant à l'extérieur par un pore excréteur : un examen attentif de la figure permet de les découvrir; ils se présentent comme de petits points blancs. Deux testicules composés avec leur papille turgescente présentant à son sommet un pore excréteur, ont été figurés sur le côté gauche de l'animal. Cette disposition des testicules composés est tout à fait exceptionnelle : ils sont, morphologiquement, au nombre de 4, deux dorsaux et deux ventraux. Gross. 5 diam.

Fig. 2. — Mêmes indications que fig. 1. L'attitude des deux tentacules en voie de rétraction reproduite ici est toute différente de celle qui a été représentée fig. 1. Deux testicules composés avec leur papille turgescente ont été figurés dans la région dorsale. C'est le dispositif le plus habituel : les testicules composés ventraux font le plus souvent défaut. Les 4 séries de taches pigmentaires disposées en rangées régulières représentent les intervalles qui séparent les rangées de follicules testiculaires. Une rangée pigmentaire sépare deux rangées testiculaires voisines. Ce pigment existe déjà chez la larve Cydippienne : il marque chez cette larve la place même occupée par les palettes.

La distribution des papilles aborales est ici particulièrement favorable à l'étude de la symétrie croisée (chiasmométrie) : la rangée droite du foyer dorsal est différente de la rangée gauche de ce même foyer; par contre elle est identique à la rangée gauche du foyer ventral; de même la rangée gauche du foyer dorsal est identique à la rangée droite du foyer ventral. Les deux attitudes, inverses l'une de l'autre des deux tentacules en voie de rétraction traduisent le même fait général. Gross. 5 diam.

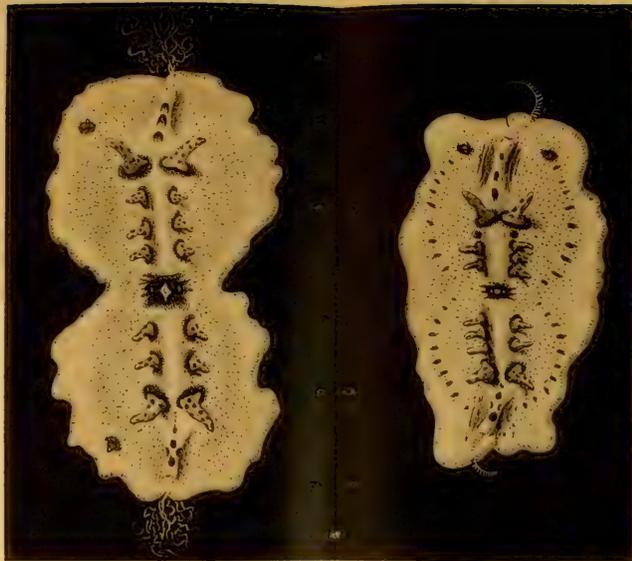
- Fig. 3. — Représente très légèrement réduite une colonie d'*Alcyonium Krempfi* (Hickson) hébergeant plusieurs individus de *C. gonoctena*.
- Fig. 4. — *C. gonoctena* ; un individu de grande taille étalé sur le fond d'un vase en verre. Grandeur naturelle.
- Fig. 5. — Photographie par transparence d'une préparation obtenue par compression légère. Vue par la face orale. Indication du réseau anastomotique. Les deux entérotelles orales des foyers dorsal et ventral se détachent bien sur le fond clair de la photographie. Gross. 7 diam.
- Fig. 6. — Photographie par transparence d'une préparation obtenue par compression légère. Ce document est complété par la figure 4 du texte qui a été légèrement schématisée. Gross. 7 diam.
- Fig. 7. — Photographie d'un follicule testiculaire avec son canal et son pore excréteur. Gross. 170 diam.
- Fig. 8. — Photographie d'un embryon pourvu de palettes.
- La fig. 17 du texte représente le même embryon étudié au microscope : la clarté de la figure du texte permet, mieux que la photographie, l'analyse de détails qui se sont perdus dans le cliché et dans sa reproduction phototypique. Gross. 140 diam.







5



1

2



6

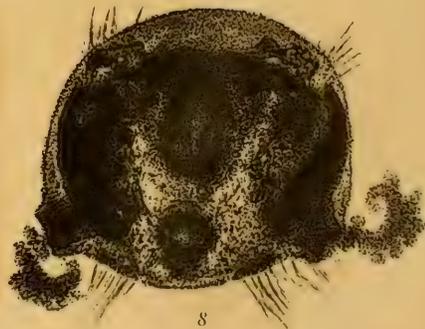


7



3

4



8

Krenspl et Jeantet, phot.

*Cœloplana gonoctena* (nov. sp.)

Imp. Catala frères. Paris.



PLANCHE V