

Les formations épocardiques chez *Ciona intestinalis*,

PAR

D. DAMAS.

(Travail du Laboratoire de Zoologie de l'Université de Liège).

(PLANCHES I A III.)

INTRODUCTION.

Historique. — Kupffer ⁽¹⁾ a fait connaître chez *Ciona* l'existence d'une cavité occupant la partie postérieure du corps et entourant les organes viscéraux, cavité à laquelle il donne le nom de cœlome ou cavité du corps.

Elle est séparée des cavités péribranchiales par une cloison transversale ou septum traversé par l'œsophage, le rectum, et les canaux sexuels. La face antérieure de cette cloison est tapissée par l'épithélium péribranchial, la face postérieure par un endothélium. Entre ces deux lames cellulaires circule un réseau sanguin lacunaire. Cette lame s'insère sur la paroi du corps et, tandis que le feuillet péribranchial se réfléchit en avant, le feuillet endothélial tapisse la paroi du corps dans la région postérieure, délimitant une vaste cavité contenant les organes digestifs et génitaux, le péricarde, dont il recouvre la face externe et auxquels il constitue des mésentères. Cette cavité communiquerait avec l'espace péribranchial au

(¹) KUPFFER. *Tunicata*, page 203.

moyen d'une petite ouverture permettant à l'eau contenue dans la cavité antérieure de passer dans la cavité postérieure, ce qui a lieu à chaque contraction un peu forte.

L'endothélium délimitant cette cavité montre donc, en tapissant la paroi du corps, les rapports du feuillet pariétal d'un péritoine, dans ses relations avec les organes viscéraux ceux d'un feuillet viscéral. Aussi Kupffer attribue-t-il à la cavité elle-même le nom et la signification d'un cœlome ou cavité du corps.

Roule ⁽¹⁾, dans sa monographie de la *Ciona intestinalis*, décrit en détail les rapports de cette cavité, qu'il considère comme complètement close, aussi bien du côté péribranchial et branchial que du côté postérieur. Il n'y a donc aucune difficulté pour lui à voir dans cet espace postérieur une cavité du corps. La *Ciona* se diviserait en deux parties : une région antérieure ou branchiale, respiratoire, occupée par les deux siphons, le ganglion nerveux dorsal, une dilatation du pharynx et les cavités péribranchiales; une région postérieure ou viscérale occupée par les viscères et une large cavité du corps. Ces deux régions sont séparées par une cloison transversale, sorte de diaphragme, la membrane péritonéale, insérée sur la paroi du corps d'une part, d'autre part suivant la ligne médiane au fond de la branchie en un endroit correspondant exactement au raphé rétropharyngien ou postérieur. Elle est traversée par l'œsophage, le rectum, l'extrémité des conduits sexuels. Les viscères sont maintenus à l'intérieur de cette cavité par des mésentères, et de même le sac péricardique est contenu dans un repli de la paroi, lame mince qui est tendue obliquement de droite à gauche et d'avant en arrière dans l'intérieur de la cavité (lame péricardique.)

Roule a exposé au sujet du mode de développement de cette cavité une hypothèse qui attribue une grande importance à la formation des cavités péribranchiales. La cavité du corps,

(¹) ROULE *Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence*. Mém. 1, pages 105-114.

reste de la cavité générale primitive serait refoulée dans la région postérieure par l'accroissement des deux diverticules latéraux destinés à constituer les espaces péribranchiaux.

MM. Ed. Van Beneden et Julin ⁽¹⁾ reprenant dans leurs études sur la Morphologie des Tuniciers, les descriptions données par Kupffer et Roule, discutent au point de vue de leur signification, les détails anatomiques connus. Ils considèrent comme peu probable l'homologie de la cavité périviscérale des *Ciona* avec la cavité générale, à cause de l'observation positive de Kupffer qui constate la communication de cet espace avec l'une des cavités antérieures. Ils admettent deux possibilités : " ou bien, disent-ils, cette arrière-cavité dépend des espaces péribranchiaux, ce qui expliquerait l'existence de la communication signalée par Kupffer ; ou bien, et c'est là à notre avis, l'opinion la plus probable, elle constitue une dilatation de l'épicarde, auquel cas, elle devrait communiquer non pas avec les cavités péribranchiales, mais avec le sac branchial. „

Or, tandis que le fait que Roule n'a reconnu aucune communication avec les cavités péribranchiales permet de douter de l'existence de l'orifice signalé par Kupffer, une observation de celui-ci, et d'autre part celles de Heller, de Van Beneden et Julin eux-mêmes démontreraient la présence au fond du sac branchial de deux orifices symétriquement disposés sur les côtés du raphé rétropharyngien, dans une région correspondant exactement à l'insertion de la lamelle péritonéale qui sépare la cavité périviscérale des espaces péribranchiaux.

Il devenait dès lors fort probable, bien que non démontré, que ces ouvertures débouchent dans l'espace postérieur périviscéral et que cette cavité doit être homologue à la cavité épicaudique reconnue chez les *Ascidies* composées et sociales.

Pour trouver la signification de cette arrière-cavité, il fallait donc en étudier d'une façon précise les rapports et

(¹) ED. VAN BENEDEN et JULIN. *Recherches sur la morphologie des Tuniciers*. Arch. de Biologie, tome VI, page 430.

vérifier par l'étude du développement les conclusions tirées de l'anatomie.

Nous trouvant comme élève au laboratoire de zoologie de l'Université de Liège, nous avons été amené par des recherches sur le groupe des Tuniciers et par les conseils de notre savant professeur M. Ed. Van Beneden, à revoir en détail l'organisation de *Ciona intestinalis*. Comme l'étude que nous avons faite de l'espace périviscéral nous paraît suffisamment complète et l'intérêt attaché à cette question assez grand, nous publions aujourd'hui nos résultats en exprimant l'espoir d'aborder plus tard les autres points de l'organisation.

Nos recherches qui ont porté sur le développement aussi bien que sur l'anatomie définitive de cette cavité périviscérale a été faite sur des individus provenant de la station zoologique de Naples, matériel superbe et se prêtant admirablement à des études d'anatomie où les contractions mêmes légères peuvent être la cause des erreurs les plus grossières. Nous aurions ici encore à remercier M. le professeur Ed. Van Beneden pour la libéralité avec laquelle il a mis à notre disposition son propre matériel et les individus dragués sur les côtes de Belgique pendant les années 1885-1886.

CAVITÉS PÉRIVISCÉRALES CHEZ *CIONA INTESTINALIS*.

Contrairement à l'opinion de Kupffer, Roule, Heller qui le considéraient comme formé d'une cavité unique, l'espace périviscéral postérieur est constitué par deux cavités que, d'après leur disposition par rapport au plan médian, nous pouvons désigner comme cavité périviscérale droite et cavité périviscérale gauche. Elles ne sont pas complètement symétriques, la cavité gauche l'emportant de beaucoup en amplitude sur la cavité droite qu'elle refoule hors du plan médian. Les figures 1, 2, 3, qui représentent trois coupes choisies dans une série de sections microscopiques frontales à travers la partie postérieure du corps d'une *Ciona* adulte permettent de constater, en effet, que l'espace libre entourant les viscères de la région

abdominale est traversé par une lame insérée d'une part au fond de la branchie, d'autre part à la paroi du corps, donc inclinée de gauche à droite et d'avant en arrière, depuis la ligne médiane jusqu'à la face droite du corps. L'examen d'une série entière de préparations permet de se rendre compte du fait que cette lame n'est percée d'aucune ouverture et que la séparation des cavités périvercérales droite et gauche est complète. Ajoutons que les dissections même et les détails anatomiques donnés par M. Roule sont conformes à cette vue.

Ces espaces occupent toute la région postérieure au sac branchial et aux cavités péribranchiales. De ces dernières ils sont séparés par une lame insérée au fond de la branchie sur la ligne médiane et latéralement à la paroi du corps. Elle a une direction oblique d'avant en arrière. C'est le *septum* de Kupffer, la lame péritonéale de M. Roule (fig. 1, 2, 3 *l. pt.*). Cette cloison est traversée dans la région dorsale par l'œsophage, l'intestin, les conduits sexuels, dans la région ventrale par le cœcum postérieur de l'endostyle. Elle est formée de deux lames cellulaires dont l'une dépend de l'épithélium péribranchial, l'autre de l'épithélium des cavités périvercérales. Les deux feuillets sont séparés par une mince couche de tissu conjonctif. Il s'en détache des sinus qui se rendent à la branchie. La lame cellulaire délimitant la face postérieure se continue à la surface des organes qui traversent le diaphragme péritonéal, de façon qu'aucune communication n'existe entre les cavités péribranchiales antérieures et les cavités périvercérales postérieures. La relation de Kupffer de l'existence d'un orifice, dans cette région, ne correspond à rien de réel ou plutôt doit être interprétée, nous verrons plus loin, dans quel sens.

Tandis qu'il existe des rapports de contact très étendus entre les cavités péribranchiales et les espaces périvercéraux, les relations entre la branchie et ces dernières cavités sont beaucoup moins considérables, mais autrement intéressantes. La lame péritonéale vient suivant la ligne médiane s'accoler contre la face externe du sac branchial, tandis que l'épithélium des

cavités postérieures se réfléchit dans la lame mitoyenne aux deux cavités ou lame péricardique de M. Roule. Le contact entre ces cavités se fait suivant une très étroite bande correspondant exactement au raphé rétro-pharyngien. Là viennent se rencontrer cinq cavités : la cavité branchiale, les deux espaces péribranchiaux, les deux espaces périviscéraux. C'est dans cette même bande de contact qui s'étend tout le long du raphé postérieur que se trouvent deux orifices, mettant en communication la cavité du sac branchial et les cavités postérieures. Si on examine le fond d'une branchie séparé par une section transversale, on peut voir (fig. 4) dans la région ventrale un peu au-dessus de la convergence des raphés postérieur et endostylaire, deux orifices symétriques en forme de croissant à concavité externe, de 0,4 mm. de long. On peut aussi se rendre compte du fait qu'ils établissent une communication entre le sac branchial et les espaces périviscéraux. Mais des coupes comme celles que nous représentent les fig. 2 et 2a ne laissent aucun doute à ce sujet : on y voit, en effet, l'épithélium délimitant les cavités postérieures se continuer dans l'épithélium du sac branchial, le long de deux orifices symétriquement placés de part et d'autre du raphé rétro-pharyngien.

Ce sont certainement ces orifices qui ont été observés par Kupffer, Heller et Traudstedt et signalés comme mettant en relation les cavités branchiales et péribranchiales. Nous avons vu que MM. Van Beneden et Julin ont mis ces relations en doute. Mais les rapports de ces orifices avec les cavités postérieures d'une part et d'autre part avec la branchie n'ont jamais été prouvés.

Au point de vue physiologique, ce fait explique le mécanisme du passage de l'eau du sac branchial dans la cavité périviscérale et nous fait comprendre pourquoi M. Roule n'a trouvé, dans le liquide qui baigne les viscères, que les éléments observables, en plus grande quantité, dans les cavités antérieures.

Tandis que les faces antérieures présentent des rapports identiques pour les deux cavités périviscérales, il n'en va pas de même pour les faces latérales qui se montrent complètement

dissymétriques et que nous aurons à étudier séparément dans la description particulière des deux cavités périviscérales.

Cavité périviscérale droite. — La cavité périviscérale droite (fig. 1, 2, 3 c. ep. d) présente la forme d'une fente ménagée entre l'estomac, le sac péricardique et la paroi du corps. Elle présente deux faces, une externe ou pariétale, l'autre interne ou viscérale. La première est en rapport avec le tissu conjunctivo-vasculaire de la paroi du corps en arrière, en avant elle prend part à la formation de la cloison antérieure qui sépare les cavités périviscérales, des cavités péribranchiales et branchiales et que nous avons décrite plus haut. La face interne contribue à la formation de la lame mitoyenne aux deux cavités et que M. Roule a nommée lame péricardique. Elle est accolée, en effet, au sac péricardique.

Cette face de la cavité périviscérale droite est aussi en rapport avec la face droite de l'estomac. En avant, cette cavité atteint le fond du sac branchial ; en arrière, elle ne s'étend pas jusqu'à la ligne médiane, l'insertion de la lame péricardique étant fortement rejetée hors du plan médian. Du côté ventral, elle est contiguë au cœcum de l'endostyle, du côté dorsal à l'œsophage. La capacité de cette cavité est encore diminuée par les soulèvements de l'épithélium de la face interne correspondant aux faces externes convexes de l'estomac et du sac péricardique.

Cavité périviscérale gauche (fig. 1, 2, 3, c. ep. g.). -- L'amplitude de cette cavité dépasse beaucoup celle de la cavité droite correspondante et ses rapports sont beaucoup plus complexes. Elle seule entoure et contient les organes viscéraux. On peut voir particulièrement dans les coupes fig. 2 et 3, la différence considérable qui existe entre les deux cavités postérieures sous le rapport de la capacité. Cette cavité est réelle, non virtuelle, des espaces libres remplis par l'eau de mer existant entre les organes et la paroi du corps.

Si on suit la paroi de la cavité droite à partir de l'insertion de la lame antérieure ou péritonéale contre le fond de la bran-

chie, on trouve qu'elle est en rapport en avant avec les cavités péribranchiales, latéralement avec la paroi du corps. Postérieurement se remarquent les insertions de deux mésentères, un intestinal, un ovarien (més. int., més. ov.). Ceux-ci sont formés par un repli de l'épithélium, contenant une masse de tissu conjonctivo-vasculaire traversé par les organes digestifs ou reproducteurs. Le mésentère intestinal affecte la forme d'un U dont l'ouverture est dorsale ; il règne donc sur ses côtés une gouttière externe et une gouttière interne. Celle-ci est occupée en partie par l'insertion du mésentère ovarien. La longueur des insertions de ces mésentères est moins grande que celle des organes qu'ils relient au derme.

La face interne de la cavité est en rapport avec la face gauche de l'estomac et le péricarde et concourt à la formation de la lame péricardique.

On sait que l'organe cardio-péricardique affecte chez *Ciona*, la forme d'une fourche. Il est entièrement compris dans l'intérieur de la lame mitoyenne aux deux cavités postérieures et que M. Roule a nommée pour cette raison, lame péricardique. Les extrémités divergentes refoulent la face droite de cette lame et diminuent d'une façon correspondante la cavité périviscérale droite. Le manche de la fourche, au contraire, proémine uniquement dans la cavité gauche. L'axe principal du sac péricardique est, en effet, incliné par rapport à la direction générale de la lame de haut en bas, d'avant en arrière et de gauche à droite. Le sac péricardique se trouve de toutes parts enveloppé par l'épithélium des cavités périviscérales.

Connaissant ces dispositions, il est facile en se rappelant que le cœur chez *Ciona*, comme chez la plupart des Tuniciers, est formé par introflexion d'une partie de la paroi péricardique etaccolement des deux bords de ce refoulement, il est facile de conclure que le raphé cardiaque ou ligne d'union des bords de l'introflexion cardiaque, se trouve de toutes parts recouvert par l'épithélium des cavités périviscérales (fig. 2) et que les deux ouvertures situées au sommet des branches divergentes de la fourche se trouvent béantes à l'intérieur même de la lame péricardique.

Devant ces deux ouvertures se trouvent deux vastes lacunes creusées dans le tissu conjonctivo-vasculaire entre les deux lames épithéliales qui forment cette cloison. L'un de ces canaux sanguins est dorsal et se rend à l'œsophage (sinus cardio-viscéral de M. Roule), l'autre est ventral et va à l'endostyle (sinus branchio-cardiaque.) Le même rôle est rempli par l'épithélium des cavités postérieures en d'autres endroits de la circulation générale. Citons par exemple, les branches stomaco-ovariennes, ovario-branchiales, viscéro-branchiales du système lacunaire qui circulent contre cet épithélium.

Rapports des cavités périviscérales avec les vaisseaux de la tunique. — Il arrive fréquemment qu'en enlevant la tunique externe en vue d'une dissection, le tronc d'origine du système des vaisseaux du test reste attaché en partie à la paroi du corps. Si on détache alors la partie postérieure du corps on peut obtenir une image semblable à celle représentée par la fig. 5. On y voit le système de muscles longitudinaux converger vers l'extrémité postérieure du corps. Autour de ce point se disposent en cercles plus ou moins concentriques les muscles transversaux et obliques. Du centre de ce système sort le tronc d'origine des vaisseaux du test composés de deux troncs sanguins parallèles séparés par une mince lamelle. Celle-ci provient de la paroi de la cavité périviscérale gauche qui s'enfonçant dans le tissu conjonctif gagne la base de l'origine des vaisseaux. Il est à remarquer que le point de sortie de ce tronc se trouve sur la ligne médiane, région ventrale, donc, contre la cavité périviscérale gauche exclusivement et que les lames stolonales dépendent par conséquent de la paroi de cette cavité gauche seule.

La relation de l'épithélium tapissant les cavités périviscérales avec la lamelle de séparation des vaisseaux du test, nous amène à revoir la structure de ces formations.

Nous n'avons ici qu'à confirmer des détails antérieurement connus par les relations de M. Roule et surtout de M. Herdman. On sait que l'arbuscule que forment les expansions du derme

rampe à l'intérieur de la tunique externe, dans la région postérieure du corps. Il se compose d'un tronc d'origine d'où partent des branches ramifiées dichotomiquement et terminées par de petits renflements. Chaque branche est formée par deux canaux sanguins séparés par une mince lamelle dont nous venons de voir les relations avec l'épithélium des cavités périviscérales. Elle se termine à la base des renflements par un bord libre autour duquel les deux canaux sanguins se continuent l'un dans l'autre.

Faisons remarquer que la cavité virtuelle qui existe entre les deux faces accolées de la lame stoloniale est la prolongation de la cavité gauche des espaces périviscéraux.

Nous avons ainsi à distinguer dans la région postérieure de la tunique externe deux catégories bien distinctes de formations, des *villosités* dépendant du test lui-même et des *prolongements stoniaux* de la tunique externe (st_1). Les premiers servent à la fixation de l'animal, les autres sont des canaux sanguins dont la fonction ne nous apparaît pas clairement ici, mais qui sont certainement homologues au stolon des Ascidies sociales et composées.

Epithélium des cavités périviscérales. — Les cavités postérieures sont tapissées d'un épithélium plat à cellules polyédriques dont les bords sont rectilignes et non sinueux, comme le dit et figure M. Roule; le corps protoplasmique cellulaire est finement granuleux et le noyau faiblement colorable par les réactifs (fig. 7, pl. I).

DÉVELOPPEMENT.

Le premier indice de la formation des cavités périviscérales se rencontre chez *Ciona* à une époque très tardive du développement. Pour la trouver, il faut s'adresser à de jeunes individus déjà fixés et présentant un aspect sur beaucoup de points conformes à celui de l'individu adulte. On doit attribuer à ce fait l'ignorance où nous sommes quant à l'origine et au mode de

formation de cette cavité dans notre espèce, l'attention ayant surtout été portée sur les premiers stades de l'évolution. Les larves figurées par Willey au point de vue de l'étude du sac branchial et du développement général des organes ne présentent que l'ébauché aux dépens de laquelle il se développera, ainsi que nous le montrerons dans la suite, de cette étude.

L'individu que nous figurons pl. II, fig. 8 et qui servira de point de départ à notre description est sensiblement plus âgé que le dernier stade représenté par Willey. L'animal est fixé par un prolongement des tunique externe et interne (lobe préoral),

Son développement embryonnaire est terminé. Il est surtout remarquable par la constitution de son sac branchial qui présente six séries transversales de trémas, correspondant chacune à un stigmate primitif et limitées par cinq barres transversales ce qui définit le moment de l'évolution.

Il diffère complètement de l'adulte par les rapports de la partie postérieure de la branchie avec la paroi du corps. Au lieu de s'insérer contre le raphé postérieur et d'être relié au derme par l'intermédiaire d'une lame péritonéale, le bord postérieur de la branchie s'insère directement contre la paroi du corps par l'extrémité de ses derniers trabécules trématiques (fig. 8 *a* et 8 *b*). Cette constitution particulière du sac branchial a pour conséquence de laisser un espace libre entre l'insertion postérieure de la branchie et le raphé postérieur de la dilatation pharyngienne. Elle se trouve réalisée par le développement même des cavités péribranchiales et la formation des stigmates primaires devenus secondairement les trémas branchiaux.

On voit qu'à ce stade, il n'existe pas de cavités périviscérales. Les organes viscéraux postérieurs sont enveloppés par le tissu conjunctivo-vasculaire et proéminent dans la cavité branchiale dont ils dépriment la face postérieure et il y a lieu de distinguer deux gouttières limitées extérieurement par l'insertion de la branchie sur le derme et intérieurement par le raphé rétro-pharyngien qui divise à la façon d'un diamètre le cercle de base postérieur du cylindre branchial et réunit l'extrémité

postérieure de l'endostyle à l'entrée de la bouche œsophagienne. Dans ce trajet, il longe la face gauche du péricarde, passe sur la courbure intestinale et la face gauche de l'estomac. Il se présente comme une gouttière et est tapissé d'un épithélium vibratil. Cette bande différenciée divise l'épithélium plat du fond du sac branchial en deux moitiés droite et gauche.

A ce moment, il est déjà intéressant de considérer les rapports de cet épithélium. Ils ne sont évidemment immédiats qu'avec le tissu conjonctivo-vasculaire dérivant du mésoderme. Mais médiatement, l'épithélium recouvre les organes digestifs, génitaux, péricardiques. Les faces droites de l'estomac et du péricarde sont seules recouvertes par la moitié droite de cet épithélium, tandis que la face gauche de l'estomac et du péricarde, la courbure de l'intestin, l'ébauche génitale se trouvent sous la moitié gauche. Ces organes proéminent dans la cavité branchiale et y déterminent des soulèvements correspondants de l'épithélium. On peut aussi faire remarquer dès maintenant l'inégalité des deux régions épithéliales, la région gauche étant sensiblement plus étendue en surface que la région droite, par suite de la position non parfaitement médiane du raphé postérieur et de l'inégale disposition des organes viscéraux.

Le second stade que représente la fig. 9, pl. II, diffère du précédent, non seulement par les caractères du sac branchial relatifs au nombre et à la disposition des séries de barres transversales, mais aussi par les caractères suivants :

1° Par le mode d'insertion de la branchie sur la paroi du corps, auquel elle est reliée par l'intermédiaire d'une lame dont une des faces dépend des cavités péribranchiales, l'autre des gouttières postérieures.

2° Par la présence entre les viscères (péricarde et estomac) et le raphé rétropharyngien d'une lame cellulaire.

Ces deux faits ont pour conséquence de mieux caractériser les gouttières postérieures.

3° Par la position des viscères qui proéminent dans les gouttières postérieures. Elles sont sorties du tissu conjonctif du derme auquel les relie de faux mésentères : un mésentère intestinal et un ovarien.

Le développement ultérieur de cet épithélium et la transformation des gouttières indiquées dans le premier stade en cavités closes, comporte donc un certain nombre de changements qui intéressent toute la partie postérieure du corps et en particulier le fond du sac branchial, le raphé postérieur, les cavités péribranchiales. Nous devons enfin tenir compte du développement progressif des organes viscéraux, particulièrement du péricarde et des glandes génitales.

Il y a tout d'abord à considérer un allongement général du corps ayant pour effet de séparer plus nettement une région antérieure ou branchiale et une région postérieure, viscérale. Tandis que dans le premier stade représenté par la fig. 8, l'animal étant vu latéralement, la ligne postérieure d'insertion du sac branchial, sur le derme, se projette sur les organes digestifs et génitaux; dans les individus plus âgés (fig. 9, 10) et surtout dans l'animal développé, le sac branchial est nettement séparé de la partie postérieure du corps. Par suite de l'allongement général qui donne à l'animal une forme plus élancée, les sillons creusés autour de l'intestin, des organes génitaux et du péricarde deviennent plus profonds, ou plutôt gagnent en hauteur. La cavité gagne en amplitude et l'on peut déjà alors considérer à sa paroi, au point de vue de la description, une portion viscérale et une portion pariétale.

En même temps le raphé postérieur subit un déplacement en avant qui le maintient à la même hauteur que la ligne postérieure d'insertion de la branchie sur le derme, déplacement pendant lequel il reste parallèle à lui-même. Ce mouvement s'effectue de la manière suivante (comparez fig. 8*a*, 8*b* et fig. 9*a*, 9*b*, 9*c*, 9*d*) : Sous le raphé se forme une lame au sommet de laquelle est portée la gouttière rétropharyngienne, l'accroissement de cette lame le portant à une distance de plus en plus considérable des organes digestifs et du péricarde. C'est l'origine de la lame péricardique.

Ajoutons que la partie postérieure de l'endostyle qui, au début, descend jusqu'à l'origine du stolon, ne suit qu'en partie ces déplacements du sac branchial. Son extrémité demeure en

arrière du reste du raphé postérieur, ce qui donne naissance au cul-de-sac postérieur du raphé ventral.

Ces mouvements — allongements de l'axe longitudinal du corps, déplacement du raphé postérieur—, ont pour conséquence de caractériser d'avantage la dualité primitive de l'ébauche cellulaire tapissant le fond du sac branchial. Ces deux bandes d'épithélium symétriquement disposées sont devenues les parois de deux gouttières en communication large avec la cavité branchiale. Le reste du développement consiste dans la fermeture d'ailleurs incomplète de ces gouttières et dans leur transformation en cavités.

Cette fermeture de la partie postérieure du sac branchial modifie complètement le mode d'insertion de la branchie sur le derme. Tandis que dans le premier individu figuré, les trabécules de la rangée postérieure viennent s'appuyer directement contre la paroi du corps, ce qui est surtout visible dans les fig. 8*a*, 8*b*, représentant des coupes frontales de ce même individu; les fig. 9*a*, 9*b*, 9*c*, 9*d*, qui représentent des coupes du second individu dans une région correspondante, montrent les derniers trémas branchiaux réunis à la paroi du corps par une lame mince formée de deux épithéliums plats dont l'un dépend de l'épithélium péribranchial, l'autre se continue dans la lame cellulaire qui recouvre le fond du sac branchial. D'immédiates, les relations sont devenues médiatees.

Cette transformation permet le rapprochement des lèvres externes des deux gouttières postérieures vers la lèvre interne représentée par le raphé rétropharyngien. Ce mouvement dont nous figurons le point de départ (fig. 8, 8^a, 8^b) un stade intermédiaire (fig. 9, 9^a, 9^b, 9^c, 9^d), le stade final dans l'animal développé, ne s'accomplit pas également vite pour toute la longueur des lèvres des gouttières. Il commence dorsalement, le rapprochement se faisant ensuite pour des parties de plus en plus ventrales.

Si l'on suit, en effet, la série complète des coupes frontales à travers l'individu représenté par la fig. 9, on peut se rendre compte que, tandis que dans la région ventrale les gouttières

postérieures communiquent largement avec le sac branchial (fig. 9*d*, 9*c*, 9*b*), l'orifice de communication diminue de largeur dans la région dorsale par rapprochement des lèvres, jusqu'à occlusion complète et transformation de la gouttière en cavité (fig. 9*a*). Ceci nous éclaire sur le mode de fermeture des gouttières postérieures et nous permet d'affirmer que le mouvement commençant dans la région dorsale gagne progressivement vers l'endostyle, et nous avons vu qu'un indice de la disposition primitive subsiste dans les orifices dont nous avons démontré l'existence chez l'animal adulte.

Les rapports des cavités périviscérales avec les viscères de la région postérieure du corps, ne varient guère pendant le développement post-embryonnaire. Elles tendent à s'insinuer sous les organes pour les séparer dans le mésoderme. Quand cette séparation est complète, elle aboutit à la formation des deux mésentères intestinal et ovarien.

Une seconde modification provient du développement de la glande digestive, des glandes ovariennes et testiculaires.

Le sac péricardique primitivement rectiligne présente ses deux extrémités tournées l'une vers l'extrémité postérieure de l'endostyle, l'autre vers l'estomac. Tout en conservant ces deux points comme fixes, il s'agrandit et se replie en forme de fourche et prend ainsi une direction générale oblique de droite à gauche et d'avant en arrière par rapport à la lame péricardique. Mais, fait le plus important, le raphé cardiaque qui dès le début est appliqué contre l'épithélium des gouttières postérieures, reste toujours recouvert par le même épithélium quelles que soient les modifications de forme du sac péricardique.

Développement des vaisseaux de la tunique. — Il nous reste à résumer quelques observations que nous avons faites au sujet du développement des vaisseaux du test.

L'animal jeune se trouve fixé par un prolongement du derme et de la tunique externe représentant le lobe préoral. On y trouve, en allant du dehors en dedans, la disposition suivante des couches : tunique externe, épiderme de la tunique interne, tissu conjonctif dérivant du mésoderme. La même constitution

se retrouve encore chez des individus de plus d'un centimètre de long sauf la différence que le stolon de fixation s'est ramifié dichotomiquement et présente une longueur considérable. A l'époque de la fermeture des gouttières postérieures, on voit la cavité périviscérale gauche s'insinuer dans l'intérieur du tronc principal et y former une dilatation locale en forme de tube (fig. 10). L'épithélium délimitant cette formation s'insinue alors dans les branches secondaires et y forme des lames de séparation des deux courants sanguins qui circulent dans les vaisseaux du test. Plus tard l'accroissement de la cavité périviscérale correspondant à l'accroissement des organes efface la dilatation locale qui siégeait dans la portion proximale des vaisseaux du test et amène la disposition que nous avons décrite plus haut dans l'animal adulte.

RÉSUMÉ & CONCLUSIONS.

I. Il nous reste maintenant à rechercher quelle signification morphologique il y a lieu d'attribuer aux cavités que nous avons appelées périviscérales avec MM. Ed. Van Beneden et Julin, pour ne rien préjuger quant à leur signification, dont nous avons établi la dualité et la communication primitive et permanente avec la cavité branchiale. Il ne nous paraît pas douteux que ces formations sont homologues à l'organe que MM. Van Beneden et Julin ont désigné sous le nom d'épicarde. En effet :

1° L'épicarde de la Claveline est une cavité délimitée par un épithélium plat débouchant tout au moins temporairement dans la cavité branchiale par deux orifices distincts, symétriquement placés à droite et à gauche du raphé médian en arrière de l'extrémité postérieure de l'endostyle.

2° L'épicarde se prolonge en arrière dans la cloison stoloniale et la cavité qui règne dans cette cloison n'est qu'une extension de la cavité épocardique.

3° L'organe épocardique présente des rapports déterminés avec l'organe cardio-péricardique, il recouvre le raphé cardiaque

dans la plus grande partie de la longueur du cœur et contribuerait à délimiter la cavité cardiaque si les lignes suivant lesquelles s'établit la continuité entre la paroi du cœur et du péricarde, au lieu d'être adjacentes, se trouvaient écartées l'une de l'autre, ce qui en fait existe aux deux extrémités de l'organe.

Ces différents caractères dans lesquels se résument la notion de l'épicarde se trouvent réalisés dans les formations périviscérales de la Ciona.

Certaines objections se présentent cependant à l'esprit :

1° Chez la Claveline la cavité épicaudique est simple et indivise, tandis que nous trouvons deux cavités complètement distinctes et séparées par une cloison complète chez la Ciona. Cette différence perd beaucoup de son importance si on se rappelle que deux ébauches distinctes et inégales contribuent à la formation de l'organe épicaudique chez la Claveline.

2° Tandis que chez la Ciona, la lame stoloniale procède exclusivement de la cavité épicaudique gauche, chez la Claveline, cette même lame stoloniale n'est que la prolongation en arrière de la cavité épicaudique unique, et comme celle-ci se forme par fusion de deux ébauches distinctes, on pourrait supposer que la lame stoloniale serait ici la prolongation des deux formations primitivement distinctes. Cependant il y a lieu de faire observer que MM. Ed. Van Beneden et Julin ont établi la dissymétrie très marquée des ébauches primitives auxquelles ils ont donné le nom de procardes. Ils ont reconnu que l'ébauche gauche l'emporte de beaucoup en volume sur celle du côté droit (de même que la cavité épicaudique gauche de Ciona, l'emporte de beaucoup sur celle de droite). Il est donc parfaitement possible qu'ici aussi la lame stoloniale dépend exclusivement de la partie gauche plus étendue de l'organe épicaudique.

3° Chez la Claveline, les ébauches procardiques n'engendrent pas seulement l'épicarde et la lame stoloniale, mais aussi l'organe cardio-péricardique ; en effet, après l'union à leur extrémité postérieure des ébauches procardiques, l'extrémité postérieure unifiée se subdivise en une partie supérieure (épicaudique)

et une partie inférieure consistant en une vésicule close (organe cardio-péricardique) dont la cavité se maintient pendant toute la durée de la vie dans la cavité dite péricardique du cœur de l'adulte et dont la paroi donne naissance d'une part à la paroi épithélio-musculaire du cœur, d'autre part à l'épithélium péricardique proprement dit.

Si nous nous en rapportons d'une part aux observations de Willey sur la formation du cœur chez la larve de *Ciona*, d'autre part aux observations consignées dans le présent travail sur la genèse des cavités épicaudiques, il paraît de toute évidence que chez cette *Ascidie*, il y a indépendance complète et primitive entre la formation du cœur et celle de l'épicarde. Willey a observé en effet, que le cœur de la *Ciona* se développe à une époque très reculée du développement au dépens de l'épithélium branchial à la suite de la formation de deux cavités distinctes dès le début. Il n'existe à ce moment aucun indice des formations épicaudiques ce qui fait dire à Willey : " I have seen the epicardium in *Clavelina wick* was described by Van Beneden and Julin, but no trace of such an organ in *Ciona*, although it was held as probable by these authors that it occurred in all *Tunicates* „ (page 352). Rien d'étonnant à ce que Willey n'ait rien vu à ce moment des formations épicaudiques, attendu que comme il résulte de mes recherches, ces cavités font leur apparition et se différencient à une époque beaucoup plus tardive du développement. Ce qui ressort avec évidence des faits actuellement connus, c'est que chez *Ciona*, l'organe cardio-péricardique d'une part et les formations épicaudiques de l'autre n'ont rien de commun au point de vue de leur origine où de leur mode de formation.

II. Nous devons donc définir chez *Ciona* les formations épicaudiques comme suit :

L'épicarde s'y présente sous la forme de deux larges cavités occupant la région viscérale du corps et d'un système de lames ou de cloisons qui séparent dans les vaisseaux du test les deux courants sanguins principaux.

Les deux cavités que d'après leur position nous pouvons

dénommer comme *cavité épocardique droite* (*c. ep. d.* fig. 1, 2, 3) et *cavité épocardique gauche* (*c. ep. g.*) sont de dimensions fort différentes, la cavité gauche l'emportant de beaucoup sur la cavité droite. Elles sont en communication pendant toute la durée de la vie avec le sac branchial par deux orifices que nous nommerons *orifices épocardiques* (*o. ep. d.*, *o. ep. g.*) situés dans la région ventrale, un peu au-dessus du point de rencontre des raphés postérieur et endostyloire. Ces deux cavités ne présentent aucune communication entre elles. Elles sont accolées par leur face interne en une cloison pour laquelle nous proposons le nom de *lame interépocardique*. Le nom de lame péricardique que lui donne M. Roule ne rend, en effet, compte que d'une partie de ses rapports. Le raphé du cœur est recouvert suivant toute son étendue par l'épithélium de cette lame. Ces viscères sont contenues à l'intérieur de ces cavités et reliées à la paroi du corps par des mésentères qui représentent de simples replis de la paroi épocardique. Antérieurement ces cavités sont en contact avec les cavités péribranchiales suivant l'étendue de deux lames que M. Roule a nommées lames péritonéales. Mais cette dénomination ne rappelant que des conceptions erronées sur la signification des cavités périviscérales nous préférons la simple désignation de *septum* donnée par Kupffer à cette cloison.

De l'épithélium de la cavité épocardique gauche dépend une lame cellulaire qui s'insinue dans les vaisseaux du test et présente avec ceux-ci les rapports caractéristiques de la *cloison stoloniale* des Ascidies composées et sociales. Seulement cet organe ne présente jamais chez *Ciona* une activité particulière amenant la formation de bourgeons.

L'épicarde se développe au dépens d'une portion du revêtement épithélial du pharynx de la larve dont il représente la région postérieure. Il commence à s'individualiser seulement dans le jeune animal fixé. L'épithélium plat qui tapisse le fond du sac branchial se sépare tout d'abord sous forme de deux gouttières (*g. ep. dr.*, *g. ep. g.*, fig. 8, 9) qui s'isolent complètement de la partie antérieure par rapprochement des bords

latéraux vers le bord interne représenté par le raphé rétropharyngien. Le phénomène se réduit donc à la subdivision par étranglement de la cavité branchiale primitive en trois cavités : une antérieure représentant le sac branchial de l'animal adulte, deux postérieures les cavités épicaudiques. Mais la fermeture des orifices larges de communication entre les trois cavités n'est jamais complète. Elle persiste en partie chez l'individu adulte sous la forme des deux orifices épicaudiques.

III. Il nous reste à rechercher la signification des caractères présentés par l'organe épicaudique chez *Ciona* par rapport à ceux que nous offrent les formations homologues des autres Ascidiens et à discuter les conclusions que l'on peut tirer de cette étude comparative au sujet des questions de morphologie et de phylogénie.

La présence des vaisseaux du test a été considérée depuis longtemps comme une preuve de la dérivation des Ascidies simples de formes sociales. Et, il nous semble que c'est avec raison, puisque nous trouvons en cette partie d'organe une formation sans fonction — apparente au moins — qui reproduit jusqu'à complète identité de structure un organe actif chez d'autres types. Cette ressemblance si complète entre ces formations actives d'une part, inactives de l'autre, nous fait croire que notre type doit reproduire de très près les caractères d'une forme sociale.

Nous devons donc discuter la position de *Ciona* ou plutôt de ce type hypothétique d'Ascidie sociale qu'elle représente à nos yeux par rapport aux autres formes connues.

Le terme de comparaison le plus important est la *Claveline* tant à cause de la perfection de nos connaissances à son sujet que de la position systématique qu'on leur attribue.

Dès le moment où il est établi, comme il me paraît résulter des considérations qui précèdent, que les cavités épicaudiques de la *Ciona* sont manifestement homologues à l'épicaudique de la *Claveline* et que l'on admet, d'autre part, ce qui me paraît ne pouvoir faire l'objet d'un doute que le cœur de la *Ciona* est le même organe anatomique que celui de la *Claveline*, il est évident

que les ébauches primitives auxquelles MM. Ed. Van Beneden et Ch. Julin ont donné le nom de procarde et d'où procèdent à la fois l'épicarde et le péricarde correspondent morphologiquement à l'ensemble des formations épicaudiques et cardio-péridiques de la Ciona. Ces organes qui naissent séparément de parties distinctes, mais probablement voisines, du sac branchial, chez la Ciona, procèdent d'une seule et même partie du sac branchial chez la Claveline. Il semble évident dès lors que les phénomènes qui s'accomplissent chez la Claveline doivent être considérés comme un raccourcissement ou une condensation des processus distincts et successifs que l'on observe chez la Ciona et que par conséquent, en ce qui concerne les formations épicaudiques, la Ciona nous apparaît comme plus archaïque que la Claveline. Cette conclusion nous la trouvons fortifiée par les considérations suivantes.

La différence la plus frappante qui résulte de la comparaison des formations épicaudiques chez ces deux types de Tuniciers réside dans la présence, d'une part de formations tubulaires, d'autre part de larges cavités. Il n'est pas sans intérêt de rappeler ici la disposition décrite par M. Ed. Van Beneden chez la *Rhopaloea napolitana*, disposition qui paraît intermédiaire entre celles qui se trouvent réalisées chez Claveline et Ciona. Ce caractère de présenter un épicaudique constitué de larges espaces entourant les viscères doit sans doute être interprété comme archaïque et comme une indication du rôle primitif et de l'origine de l'organe transformé en organe de reproduction par bourgeonnement chez la grande majorité des Tuniciers. Si les formes simples actuelles doivent être considérées comme déductibles de formes sociales, on doit aussi admettre que la faculté de reproduction asexuelle par voie de bourgeonnement est une acquisition secondaire, et que l'organe auquel cette fonction est actuellement réservée est, tel que nous le connaissons, la transformation d'un organe jouant primitivement un rôle dans la physiologie de l'individu. C'est sur ce rôle que paraît nous éclairer l'anatomie de l'organe épicaudique de Ciona. Si nous considérons l'amplitude des cavités péridiscérales chez ce type et d'autre part l'existence de communication avec la branchie, il semble probable que des échanges osmotiques doivent s'établir

entre l'eau de mer contenue dans ces cavités et le sang. Et en tenant compte de l'observation de Kupffer de l'entrée et de la sortie de l'eau par les orifices épocardiques, on croit pouvoir attribuer à l'épicarde un rôle respiratoire. Le développement de ces cavités aux dépens de la portion du sac branchial en rapport avec les viscères et les communications larges primitives de ce système de cavités vient encore à l'appui de cette hypothèse. Il ne peut y avoir de doute que, dans le stade représenté par les fig. 9, 9 *a*, *b*, *c*, *d*, alors que les viscères proéminent dans les gouttières épocardiques, en relation par deux larges orifices avec la cavité branchiale, des échanges osmotiques ne se produisent entre l'eau qui baigne ces gouttières et le sang qui circule dans les espaces lacunaires sous-jacents au mince épithélium épocardique.

Dès lors il faudrait considérer l'épicarde comme formé de deux parties : l'une respiratoire en relation avec le sac branchial, l'autre stoloniale. Ces deux régions existent concurremment chez *Ciona*. La première tend à disparaître chez les *Ascidies* composées et sociales et est complètement transformée au profit de la seconde chez les *Pyrosomes*, les *Doliolum*, les *Salpes*.

Les pages qui précèdent étaient déjà composées quand j'ai eu connaissance d'un travail de Newstead, publié en 1893, sur la cavité périveriscérale de la *Ciona*. Cet auteur a constaté l'existence, chez un individu de 1 à 2 centimètres, de communications entre la cavité branchiale et la cavité périveriscérale ; il les décrit exactement comme je l'ai fait moi-même chez un individu de même taille. C'est donc à lui que revient le mérite d'avoir démontré le premier l'exactitude de la supposition de Van Beneden et Julin.

Il a cherché d'autre part à élucider la formation de ce qu'il appelle la cavité épocardique, ayant méconnu la dualité de cet organe. Il décrit chez une larve deux prolongements du pharynx et les appelle des tubes épocardiques. J'ignore quelle signification il y a lieu d'attribuer à ces organes. Mais il est certain qu'ils ne peuvent avoir la valeur que Newstead leur attribue : les cavités épocardiques se forment par cloisonnement de la cavité branchiale et cela, non chez la larve, au moment de la fixation, mais longtemps après la fixation, alors que l'organisme présente déjà tous les caractères extérieurs d'une jeune *Ciona*.

BIBLIOGRAPHIE.

1. C. KUPFFER. — *Tunicata*, 1874.
 2. C. HELLER. — *Untersuchungen über die Tunicaten des Adriatischen Meeres*. Denksch. d. k. Acad. Wissensch. Bd. XXXIV. Abt. 2. Wien. 1875.
 3. HERDMAN. — *Report on the Tunicata*. Report of the Challenger. Part XVII, 1882.
 4. TRAUDSTEDT. — *Die einfachen Ascidiën*. (Ascidiae simplices) *des Golfes von Neapel*. Mittheil. a. d. zoolog. Stat. zu Neapel Heft IV, 1883.
 5. L. ROULE. — *Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence*. Marseille. 1884.
 6. ED. VAN BENEDEN et JULIN, — *Recherches sur la morphologie des Tuniciers*. Arch. de Biol. Tome VI. 1887.
 7. ED. VAN BENEDEN. — *Sur les genres Ecteinascidia, Rhopalæa et Sluiteria*. Mém. de l'Académie de Belg.
 8. CH. MAURICE. — *Etude monographique d'une espèce d'Ascidie composée*. Arch. de Biologie. Tome VIII. 1888.
 9. F. LAHILLE. — *Recherches sur les Tuniciers des côtes de France*. 1890.
 10. A. WILLEY. *Studies on the Protochordata*. Quat. Journal of microsc. Science. Vol. XXXIV, January 1893.
 11. CH. JULIN. — *Recherches sur la blastogénèse chez Distaplia magnilarva et D. rosea*. Compte rendu 3^e Congrès, internat. de zool. à Leyde, 1895.
 12. KÖRSCHULT et HEIDER. — *Lehrbûch. der entwick. der wirbel. Thiere*.
-

EXPLICATIONS DES FIGURES.

PLANCHES I, II et III.

- FIG. 1. — Coupe frontale dans la région postérieure d'un individu adulte, intéressant la région dorsale. Grossissement : 15.
 c. br. cavité branchiale. — br. branchie. — c. pbr. g. cavité péribranchiale gauche. — c. pbr. d. cavité péribranchiale droite. — r. rph. raphé rétropharyngien. — c. pc. cavité péricardique. — l. pc. lame péricardique. — c. ep. d. cavité épicaudique droite. — c. ep. g. cavité épicaudique gauche. — est. estomac. — Int. intestin. — cd. canal déférent. — est. Canalicules testiculaires. — ovd. oviducte. — f. paroi du corps. — l. pt. lame péritonéale. — mes. int. mésentère intestinal. — mes. ov. mésentère ovarien.
- FIG. 2. — Coupe frontale du même individu un peu en avant de l'extrémité postérieure de l'endostyle. Gros 15.
 Mêmes lettres. — end. endostyle. — o. ep. g. orifice épicaudique gauche. — o. ep. d. orifice épicaudique droit. — c. cœur. — ov. ovaire.
- FIG. 3. — Coupe frontale du même individu dans la région dorsale. Gros. 15. Mêmes lettres.
- FIG. 2 b. — Région médiane de la branchie de la fig. 2, à un plus fort grossissement. Gros 50. Mêmes lettres.
- FIG. 4. — Dissection de la région postérieure et ventrale de la branchie pour montrer les orifices épicaudiques. Gross. 10.
- FIG. 5. — Origine du stolon. Les muscles sont dessinés en bleu, or. st. tronc d'origine du stolon. — m. muscles. — c. ep. d. cavité épicaudique droite. — c. ep. g. cavité épicaudique gauche. — l. p. lame péricardique.
- FIG. 6. — Système des vaisseaux de la tunique, t. ext. tunique externe. — v. villosités servant à la fixation. — st. stolon.
- FIG. 7. — Epithélium épicaudique. Zeiss Imm. Oc. 4. Chamb. cl. Abbe.

FIG. 8. — Jeune individu de *Ciona* vu par la face droite. Gros. 35,
s. b. siphon buccal. — end. endostyle. — s. cl. siphon
cloacal. — r. rectum. — œs. œsophage. — est. estomac.
— br. branchie. — r. rph. raphé rétropharyngien. — s.
pc. sac péricardique. — st. stolon fixateur.

FIG. 8 a et 8 b. — Deux coupes frontales du même individu. Gros. 55,
mêmes lettres. — c. pbr. cavités péribranchiales. — int.
intestin. — o. g. ébauche génitale. — g. p. gouttières
postérieures ou épicaudiques.

FIG. 9. — Individu plus âgé de *Ciona intestinalis*. Gros. 35, mêmes
lettres.

FIG. 9 a, 9 b, 9 c, 9 d. — Coupes frontales du même individu. Gros.
55, 9 a est le plus dorsale, 9 b le plus ventrale,
cb. cavité branchiale. — c. per. cavités péribranchiales.
— r. rph. raphé rétropharyngien. — l. pt. lame périto-
néale. — est. estomac. — int. intestin. — e. g. ébauche
génitale. — g. d. glande digestive. — c. pc. cavité
péricardique. — c. ép. g. cavité épicaudique gauche. —
c. ep. d. cavité épicaudique droite.

FIG. 10. — Individu de *Ciona*, long. 27 m/m. Vue de la région
postérieure par la face droite. Gros. 7.
br. branchie. — end. endostyle. — r. rph. raphé rétro-
pharyngien. — œs. œsophage. — est. estomac. — r.
rectum. — s. pc. sac péricardique. — st. stolon. — v. f.
villosités de fixation. — l. pc. lame péricardique.





