

CONTRIBUTION

A

L'HISTOIRE DES BRYOZOAIRES

PAR

HENRI FROUHO

Docteur ès sciences, préparateur au Laboratoire Arago.

Les recherches sur les Bryozoaires marins, que j'ai entreprises dans ces dernières années et dont je publie quelques résultats dans le présent mémoire, n'ont pas été dirigées en vue d'élucider tel ou tel point spécial d'anatomie, d'embryologie ou de physiologie. Je ne me suis pas astreint à suivre un sentier tracé à l'avance, désirant garder ma liberté pour recueillir, à l'occasion, les faits de toute nature relatifs à l'histoire des Bryozoaires. Aussi trouvera-t-on ici, exposées côte à côte, des observations quelque peu disparates. Toutefois, mon attention s'est portée plus particulièrement sur les phénomènes de la reproduction sexuée, en raison même de l'intérêt spécial que ces phénomènes présentent chez quelques-unes des espèces étudiées.

Les espèces sur lesquelles on trouvera plus loin des observations originales sont :

Pherusa tubulosa (Ell. et Soll.) ;

Flustrella hispida (Fabr.) ;

Alcyonidium variegatum, nov. sp. ;

Alcyonidium albidum (Alder) ;

Alcyonidium duplex, nov. sp. ;

- Membranipora pilosa* (Linn.) ;
Hypophorella expansa (Ehlers) ;
Cylindroecium dilatatum (Hincks) ;
Pedicellina echinata (Sars), larve.

REMARQUES SUR QUELQUES POINTS DE LA TERMINOLOGIE.

Une colonie de Bryozoaires se compose d'un oozoïte et d'un certain nombre de blastozoïtes¹. L'oozoïte est le résultat immédiat de la métamorphose de la larve ; c'est le fondateur de la colonie, dont tous les membres, les blastozoïtes, dérivent par blastogénèse.

Dans une colonie déjà vieille, il n'est pas toujours possible de distinguer l'oozoïte de ses descendants par bourgeonnement, les blastozoïtes ; aussi semble-t-il utile d'avoir, pour désigner les membres d'une colonie de Bryozoaires, un terme n'impliquant pas leur mode d'origine ; on pourra se servir avantageusement du mot *bryozoïte*.

D'accord avec Grant, Vigelius, Barrois, etc., je considère le bryozoïte comme une unité indivisible ; c'est dire que je n'accepte pas les idées de Allman, Reichert, Nitsche, etc., pour lesquels l'organisme bryzoaire serait composé d'au moins deux individus appelés l'un *zoécie* ou *cystide*, l'autre *polypide*. Mais, si je refuse à la zoécie et au polypide les valeurs qui leur sont assignées par certains auteurs, je n'abandonne pas complètement ces termes qui, une fois bien définis, sont commodes dans le discours.

Prenant la partie pour le tout, on comprend souvent, sous le nom de zoécie, l'association de la zoécie et du polypide, le *polypo-cystide* de Nitsche, c'est-à-dire ce que nous désignerons dorénavant sous le nom de *bryozoïte*. Non seulement je ne donnerai plus une telle extension au terme zoécie, mais je restreindrai la signification qu'on lui attribue généralement. Zoécie ne sera plus, pour moi, l'équiva-

¹ Ces termes, employés pour la première fois par M. de Lacaze-Duthiers dans son ouvrage classique sur l'histoire naturelle du Corail, s'appliquent avantageusement aux Bryozoaires.

lent du cystide de Nitsche et désignera simplement l'enveloppe protectrice, le squelette externe du bryozoïte ; le mot *zoécie* aura la signification qu'on lui donne dans les descriptions d'espèces fossiles, par exemple, ou dans les descriptions d'espèces actuelles étudiées uniquement au point de vue du squelette.

Sous la dénomination de *polypide*, nous comprendrons l'ensemble des organes digestifs, nerveux et musculaires, désigné ainsi par tous les auteurs. Si je conserve le terme *polypide*, tout en rejetant la théorie du polypo-cystide, c'est parce qu'il permet de désigner par un seul mot un ensemble d'organes qui naissent tous d'une même ébauche et sont tous soumis au phénomène périodique de l'histolyse et du renouvellement.

REMARQUES SUR L'ORGANISATION DES GYMNOLÈMES AU POINT DE VUE DES
RELATIONS DE LEURS TISSUS AVEC CEUX DE LA LARVE.

Je n'ai pas à rappeler ici l'organisation si connue du type ectoprocte ; mais, pour bien préciser les rapports qu'affectent entre eux les tissus qui composent l'élément constitutif de la colonie, c'est-à-dire le bryozoïte, ainsi que les relations de ces tissus avec ceux de la larve, je rappellerai les conclusions auxquelles conduit l'étude de la métamorphose, en prenant comme type la *Flustrella hispida* qui a été étudiée ici même (21).

La figure 4 (pl. XXIII) est une reproduction schématisée de la coupe sagittale d'un oozoïte de *Flustrella*, dans lequel j'ai supprimé les histolytes qui, disparaissant au fur et à mesure du développement du polypide, ne sont pas partie intégrante des tissus de l'oozoïte auquel ils fournissent seulement les matériaux nécessaires à son accroissement.

Les parois de l'oozoïte sont formées par une assise cellulaire qui sécrète le revêtement chitineux ou *ectocyste* des auteurs. L'étude de la métamorphose nous apprend que cette couche cellulaire (*e*) provient directement de l'ectoderme de la larve. Au-dessous d'elle, il existe une mince membrane cellulaire, pariétale (*mpr*), qui se reflé-

chit tout autour de l'invagination (*j*) destinée à former l'orifice, enveloppe la gaine ainsi que le tube digestif auquel elle forme un revêtement continu pour se prolonger ensuite en un cordon cellulaire *f* (funicule¹) rattaché à la partie basale de la même membrane (*mpr*). L'étude de la métamorphose nous montre que cet ensemble: membrane pariétale *mpr*, revêtement de la gaine, revêtement du tube digestif et funicule, provient directement du mésoderme de la larve. Entre le polypide et la couche pariétale de ce tissu mésodermique, on distingue des cellules libres *ml*, qui ne sont autre chose que les cellules embryonnaires, mésodermiques, de la cavité générale de la larve.

Le premier des tissus que nous venons de considérer, c'est-à-dire la couche ectodermique qui sécrète l'enveloppe protectrice du bryozoïte, correspond à l'*endocyste* des auteurs et à la *Parietalschicht* du *Parenchymgewebe* de Vigelius (28); c'est lui qui, seul, forme le feuillet interne du polypide, aussi bien chez l'oozoïte que chez le blastozoïte.

Le second, qui comprend la membrane pariétale sous-jacente à l'ectoderme, le revêtement de la gaine et du tube digestif, le funicule et les cellules libres de la cavité générale, est essentiellement distinct du premier, non seulement par son origine qui est mésodermique, mais encore par le rôle qui lui est dévolu pendant toute la vie de la colonie; c'est de lui seul, en effet, que dérivent les muscles et les organes génitaux. Il correspond à l'endosarque de Joliet (15), au *funiculartissue* des auteurs anglais, au *Stranggewebe + Darmschicht* de Vigelius (28); nous le désignerons simplement sous le nom de *tissu mésodermique*, pour rappeler son origine.

¹ Le funicule n'est rien autre chose qu'une partie du tissu mésodermique; il a la signification morphologique d'un mésentère et il faut se garder de vouloir considérer ce cordon mésentérique comme un organe spécialisé pour telle ou telle fonction. Il possède les propriétés inhérentes au reste du tissu mésodermique, mais aucune de ces propriétés ne lui est propre. Ce serait d'ailleurs une grave erreur de croire avec certains auteurs que ce cordon mésentérique renferme des fibres musculaires.

Il est nécessaire de remarquer que la couche pariétale mésodermique ne s'observe pas toujours aussi facilement que chez un oozoïte de *Flustrella*; cela tient à ce que, lorsque le bryozoïte devient adulte, cette couche perd souvent son caractère de membrane continue et se transforme en un réseau plus ou moins lâche. Mais, alors même qu'on l'observe avec difficulté chez un blastozoïte adulte, on retrouve la couche mésodermique pariétale bien différenciée dans les jeunes blastozoïtes, comme le montre la figure 6, qui représente la coupe d'un jeune blastozoïte de *Flustrella*¹. Dans d'autres espèces, le mésoderme pariétal est facile à observer chez tous les membres de la colonie, quel que soit leur âge; tel est le cas de l'*Alcyonidium albidum* (fig. 5, *mpr*).

Joliet distinguait deux tissus dans un bryozoïte: l'endocyste et l'endosarque, et considérait ce dernier comme un produit du premier. Il est vrai qu'il existe, chez les Bryozoaires, deux tissus distincts; l'un ectodermique, l'autre mésodermique; mais ces tissus, distincts dès l'origine, conservent leur individualité propre dans toutes les parties de la colonie et pendant toute son existence. L'endosarque, tel que le comprenait Joliet, est une partie de notre tissu mésodermique qui, à l'encontre des idées du regretté zoologiste, ne se développe pas, dans le bourgeon, aux dépens de l'ectoderme (endocyste), mais provient, comme l'a montré M. Seeliger (26), du mésoderme du parent.

Vigelius a exagéré les idées de Joliet en considérant l'endocyste et l'endosarque comme un seul et même tissu auquel il donne le nom de *Parenchymgewebe* (28). La manière de voir de Vigelius ne peut être adoptée. La couche pariétale (*Parietalschicht*) du tissu parenchymateux ne peut, en aucune façon, être considérée comme faisant partie du même tout que le *Stranggewebe* ou tissu funiculaire et que le revêtement de l'intestin (*Darmschicht*), puisque la *Parietalschicht*

¹ Cette coupe montre également que le polypide a, chez un blastozoïte, la même origine que chez l'oozoïte, c'est-à-dire qu'il se forme aux dépens des deux couches cellulaires pariétales, l'une ectodermique, l'autre mésodermique.

est ectodermique, tandis que les deux autres parties du parenchyme sont mésodermiques. M. Ostroumoff (20) a relevé l'erreur de Vigelius dans son mémoire sur les Bryozoaires du golfe de Sébastopol.

Reste à examiner le feuillet interne du polypide.

L'étude de la métamorphose nous montre que ce feuillet dérive directement de l'ectoderme de la larve et que le mésentéron lui-même n'a pas d'autre origine. Il n'existe donc, chez les Bryozoaires ectoproctes, aucun tissu qui soit la continuation directe des cellules endoblastiques qui apparaissent dans le commencement du développement embryonnaire. L'endoblaste disparaît par histolyse, soit avant, soit après l'éclosion de la larve, de telle sorte que les deux seuls feuillets germinatifs primaires, représentés dans l'oozoïte et dans la colonie qui en dérive, sont l'ectoderme et le mésoderme. Je ne m'explique pas pourquoi M. Ostroumoff affirme que la partie moyenne du tube digestif est tout entière d'origine endodermique (20, p. 17). Si l'on veut considérer l'intestin moyen d'un Ectoprocte comme un endoderme, on ne peut le considérer que comme un endoderme de formation secondaire, dérivant, comme l'endoderme primaire, du feuillet externe, mais n'ayant avec les initiales endodermiques aucun rapport de filiation directe. En somme, l'embryogénie aussi bien que l'étude du bourgeonnement conduisent à cette conclusion que tous les tissus d'un bryozoïte d'Ectoprocte dérivent de deux feuillets germinatifs qui sont l'ectoderme et le mésoderme.

Les dérivés de l'ectoderme sont : l'assise cellulaire pariétale qui sécrète l'enveloppe protectrice, l'épithélium externe des tentacules et de la gaine, l'épithélium interne du tube digestif et le système nerveux central.

Les dérivés de mésoderme sont tous les tissus compris entre l'épithélium interne du polypide et la couche ectodermique pariétale. Ces conclusions sont résumées par la figure 3 que j'ai établie en prenant l'*Aleyonidium albidum* comme type. Les tissus d'origine ectodermique sont figurés en noir, ceux d'origine mésodermique sont colorés en rouge.

Cavité générale. — Elle provient, seulement en partie, de la cavité générale de la larve qui, elle, dérive directement du blastocœle de l'embryon. Nous savons, en effet, qu'au début de la métamorphose de la larve, par suite du repliement de la couronne et de la suture de ses bords avec la plaque adhésive formée par le sac interne évaginé, une portion de l'espace extérieur se trouve enfermée dans le cystide (voir la figure 13 de mon mémoire sur la *Flustrella* [21]) et concourt, après l'histolyse, à former, avec le pseudocœle de la larve, la cavité générale de l'oozoïte.

PHERUSA TUBULOSA (ELL. et SOLL.).

Cette espèce, placée par Lamouroux (18) et Heller (13) parmi les Cheilostomes, à côté des Flustres, a été, avec raison, rapprochée des Cténostomes par A. Waters (29); elle est assez rare, aussi est-elle peu connue. On la trouve à Banyuls sur le *Phyllophora nervosa* (Greville), à quelques décimètres de profondeur, et plus rarement sur les *Cystoseira* qui abondent le long de la côte.

Les colonies de *Pherusa tubulosa* sont dressées et présentent des ramifications lamelleuses, dichotomes, coriaces, jaunâtres, formées d'une seule assise de bryozoïtes dont les orifices sont tous situés sur la même face (pl. XXIV, fig. 8, 19). Dans le jeune âge, la colonie est rampante, aussi trouve-t-on assez souvent de petites plaques de *Pherusa* fixées à la manière des espèces encroûtantes (fig. 23).

La zoécie ampulliforme est prolongée par une tubulure quadrangulaire à sa partie distale dont l'orifice, quand le polypide est rétracté, se ferme par quatre replis symétriques de ses bords (fig. 8).

Tous les bryozoïtes sont intimement unis par leurs faces latérales; l'ensemble de leurs faces basales forme le revers de la colonie.

Les parois de la zoécie sont constituées par une couche chitineuse de couleur brune, flexible et résistante, doublée en dedans d'une couche épaisse, colloïde, se colorant faiblement par les réactifs, contre laquelle est appliqué l'ectoderme.

Le revêtement chitineux ne se prolonge pas dans les cloisons moyennes des zoécies ; ces cloisons sont formées par la couche colloïde seule et présentent un certain nombre de plaques de communication (*communication-plates*) (fig. 13 *pc*) grâce auxquelles les tissus de deux bryozoïtes voisins sont en continuité.

Bien que les *communication-plates* (*Rosetten-platten* de Reichert) aient été plusieurs fois décrites chez d'autres espèces, j'indiquerai leur disposition chez la *Pherusa tubulosa*. La cloison colloïde qui sépare deux bryozoïtes est percée d'ouvertures fermées par des disques chitineux dont les bords épaissis sont noyés dans la substance de la cloison (fig. 21 *pc*) et dont le centre est percé de très petits orifices, qui sont les pores de communication (fig. 20, 21 *por*). Ces disques perforés ou plaques de communication ont des dimensions variables et, dans les parties vieilles de la colonie, sont parfois réunis par une lamelle chitineuse intermédiaire ; leur forme est sujette à quelques variations ; le plus souvent, ils affectent celle d'une poulie à faces concaves et de dimensions inégales (fig. 7, 21).

Le polypide de la *Pherusa* possède une couronne tentaculaire, presque aussi grande que celle de la *Flustrella hispida* ; les tentacules sont au nombre de vingt-cinq à trente et portent, sur leur bord externe, quelques cils tactiles.

La collerette de soies de la base de la gaine est très réduite et renversée en dehors lorsque le polypide est épanoui.

L'orifice buccal du polypide est pentagonal et présente une disposition particulière que j'ai retrouvée seulement chez la *Flustrella*. Quand on examine la bouche de face, on voit que l'un des côtés du pentagone qui la limite est tangent au ganglion nerveux vu par transparence ; il y a donc un angle opposé au ganglion nerveux. Cet angle est prolongé, dans le plan sagittal, par un sillon cilié qui traverse le plancher du lophophore et se perd dans l'intervalle de deux tentacules (fig. 18, *s₂*). De part et d'autre de ce sillon, le lophophore porte un long fouet vibratile sans cesse en mouvement (*f*). La symétrie bilatérale du lophophore est ici rendue manifeste par cette

disposition particulière qui, sans doute, doit être de quelque utilité à l'animal pour le choix ou la préhension de sa nourriture.

La *Flustrella hispida* présente exactement la même particularité, comme on peut s'en convaincre par l'examen de la figure 22.

Reproduction. — Les larves, au nombre de quatre ou cinq, se développent dans la cavité de la gaine d'un polypide atrophié, comme cela a lieu chez d'autres Cténostomes et, lorsqu'elles ont acquis leur organisation définitive, elles s'échappent tout naturellement par l'orifice de la zoécie.

La larve de *Pherusa* est munie d'une coquille bivalve qui protège sa région aborale ; elle ne présente pas de différences notables avec celle de la *Flustrella hispida* ; sa forme est sensiblement plus ramassée (fig. 11, 12). Moins transparente que la larve de *Flustrella*, elle se prête moins bien à l'étude sur le vivant ; j'en donne ici deux dessins d'ensemble, renvoyant pour les détails de sa structure à mes recherches sur la larve de *Flustrella*.

La métamorphose s'effectue de la même manière que chez cette dernière espèce. La vésicule à doubles parois qui donne naissance au polypide résulte de l'invagination des deux feuillets d'un disque méso-ectodermique qui succède à la disparition de l'organe aboral. Il n'est pas utile de décrire à nouveau les modifications successives de la vésicule à doubles parois se transformant en polypide ; mais, pour compléter les observations que j'ai exposées ici même (21) sur le développement de l'oozoïte de *Flustrella*, j'indiquerai, à l'aide de quelques schémas, comment se produit l'orifice de la zoécie chez la *Pherusa*.

La figure 1 du texte indique quels sont les rapports de la gaine tentaculaire avec la paroi, chez un oozoïte de *Pherusa* dont le poly-

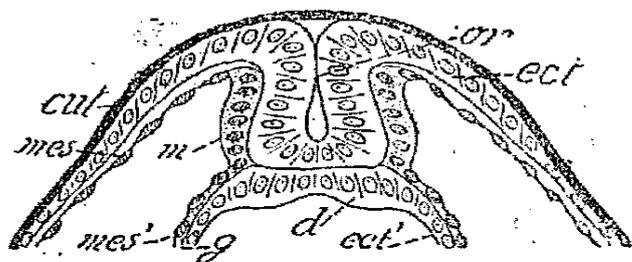


Fig. 1. — Coupe frontale schématique de l'extrémité antérieure d'un oozoïte de *Pherusa tubulosa* du même âge que celui de *Flustrella* représenté sur la figure 1, pl. XXIII.
cut, cuticule (ectocyste des auteurs) ; ect, ectoderme pariétal ; ect', assise ectodermique de la gaine ; mes', assise mésodermique de la gaine ; m, épaississement mésodermique destiné à former les muscles pariéto-vaginaux ; or, invagination de l'ectoderme pariétal ; d, épaississement ectodermique qui contribue à former le diaphragme.

pide a atteint le même degré de développement que celui de l'oozoïte de *Flustrella* représenté sur la figure 1 (pl. XXIII). L'ectoderme forme une invagination sous-cuticulaire (*or*) qui s'applique contre l'extrémité distale de la gaine formée de deux assises cellulaires : l'une ectodermique (*ect'*), l'autre mésodermique (*mes'*). La première de ces

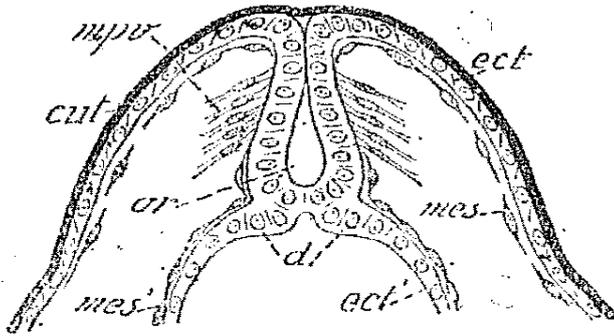


Fig. 2. — Coupe frontale schématique de l'extrémité antérieure d'un oozoïte de *Pherusa* plus âgé que celui de la figure 1. *mpv*, muscles pariéto-vaginaux provenant de l'épaississement *m* (fig. 1). — Les autres lettres sont les mêmes que pour la figure 1.

et à gauche un faisceau de fibres musculaires (*mpv*) qui s'attachent, d'une part, aux parois de l'oozoïte et, d'autre part, aux parois de l'invagination ectodermique *or* (schéma 2). La cavité de cette invagination ne communique pas encore avec celle de la gaine; mais bientôt un orifice se produit dans le septum (*d*), formé par la suture du fond de l'invagination avec la partie distale de la gaine et les deux cavités se mettent en communication (fig. 3 du texte).

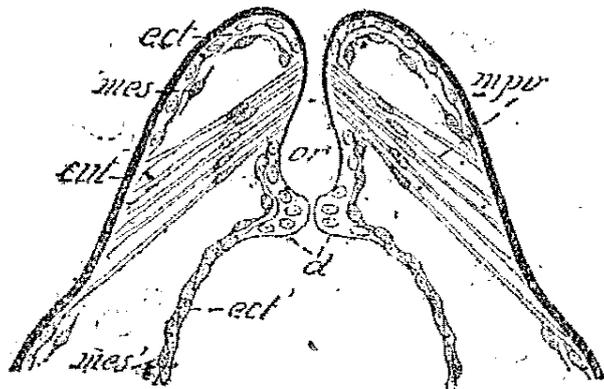


Fig. 3. — Coupe frontale schématique de l'extrémité antérieure d'un bryozoïte de *Pherusa* dont la gaine vient d'entrer en communication avec l'invagination ectodermique *or*. — Mêmes lettres que pour les figures précédentes.

assises (*ect'*) présente un épaississement (*d*) qui vient s'accoler à l'invagination (*or*) de la paroi, tandis que la seconde *mes'* se prolonge en s'épaississant en (*m*) tout autour de cette invagination, pour se réfléchir ensuite contre la paroi. L'oozoïte continuant à se développer (fig. 2 du texte), on voit la couche mésodermique (*m*) former à droite

et à gauche un faisceau de fibres musculaires (*mpv*) qui s'attachent, d'une part, aux parois de l'oozoïte et, d'autre part, aux parois de l'invagination ectodermique *or* (schéma 2). La cavité de cette invagination ne communique pas encore avec celle de la gaine; mais bientôt un orifice se produit dans le septum (*d*), formé par la suture du fond de l'invagination avec la partie distale de la gaine et les deux cavités se mettent en communication (fig. 3 du texte). D'autre part, le revêtement cuticulaire venant à disparaître au-

dessus de l'invagination ectodermique, la cavité de celle-ci entre en communication avec l'extérieur et le polypide peut alors s'épanouir. Pendant que ces diverses modifications se passent à l'extrémité orale du bryozoïte, cette extrémité s'étire en une tubulure qui, peu à peu, prend une forme quadrangulaire par suite de l'épaissis-

sement de la cuticule suivant quatre lignes formant les arêtes de quatre angles dièdres,

Les muscles (*mpv*) qui assurent la fermeture du bryozoïte, après la rétraction du polypide, sont généralement désignés sous le nom de *muscles pariéto-vaginaux*, dénomination qui semblerait indiquer que ces muscles s'insèrent, d'une part, sur les parois de la zoécie et, d'autre part, sur la gaine. Or, si l'on veut bien jeter un coup d'œil sur les schémas ci-contre, on verra qu'en réalité ces muscles s'insèrent par leurs deux extrémités sur les parois du bryozoïte ; la gaine tentaculaire s'arrête, en effet, au diaphragme (*d*) et, au-dessus de ce point, les parois de l'orifice invaginé (*or*) sur lesquelles s'attachent les muscles en question ne sont rien autre chose que la continuation des parois mêmes du bryozoïte. La dénomination de muscles pariéto-vaginaux est donc impropre ; toutefois, avant de changer ce nom universellement adopté, il sera bon d'étudier comparativement les muscles homologues de divers types et principalement des Cheilostomes.

Comme ceux de la *Flustrella hispida*, les oozoïtes de *Pherusa* conservent sur leur face frontale les valves chitineuses de la larve. Ceux que j'ai élevés ont vécu pendant trois mois (du 20 décembre au 23 mars), mais aucun d'eux n'a bourgeonné. Au bout de deux mois, le polypide primaire a dégénéré et a été remplacé par un polypide de deuxième formation. J'ai pu suivre en détail le développement de ce second polypide, grâce à la transparence de l'oozoïte ; mais je ne m'arrêterai pas à le décrire, car le phénomène du renouvellement du polypide est suffisamment connu chez d'autres espèces. L'ébauche du polypide de remplacement se forme sur la paroi frontale, à peu près à la même place où le polypide primaire s'est lui-même développé. Le corps brun n'est pas englobé par l'intestin du polypide de remplacement et reste dans la cavité de l'oozoïte. Les muscles pariéto-vaginaux dégèrent avec le polypide, ce qui est logique, puisqu'ils naissent de la même ébauche que le polypide tout entier ; ils sont remplacés par des muscles qui dérivent de l'ébauche du poly-

pide de seconde formation. Remarquons que, puisque les muscles pariéto-vaginaux ont leurs deux insertions sur les parois du bryozoïte, si le polypide était un individu distinct du cystide, on serait obligé d'admettre que ces muscles sont prêtés au cystide par le polypide.

Position taxinomique. — La *Pherusa tubulosa* se place à côté de la *Flustrella hispida*, dans la famille des *Flustrellidæ* créée par M. Hincks.

Quelques remarques sur la famille des Flustrellidæ. — M. Hincks (14) définit ainsi cette famille : « Zoecia immersed in a gelatinous crust ; orifice bilabiate. Larve furnished with a bivalve shell. » D'après cette définition, les caractères de la larve étant mis à part, le seul caractère anatomique qui distingue les *Flustrellidæ* des *Alcyonididæ* est celui de l'orifice (*orifice bilabiate*). Ce caractère devient insuffisant du moment où l'un de ses membres, la *Pherusa tubulosa*, ne le possède pas, et j'estime que, s'il n'existait pas d'autre particularité anatomique chez les *Flustrellidæ*, on ne devrait pas hésiter à les faire rentrer dans les *Alcyonididæ*, malgré la présence d'une coquille bivalve chez leurs larves. Mais nous avons vu que la *Pherusa* aussi bien que la *Flustrella* présentent, sur le plancher de leur lophophore, une disposition qui jusqu'ici leur est particulière (sillon cilié et fouets vibratiles) ; il me paraît donc légitime de les séparer des *Alcyonididæ* en conservant pour ces deux espèces la famille des *Flustrellidæ* de Hincks. Le caractère des larves vient, d'ailleurs, heureusement appuyer cette séparation. Que si l'on veut trouver dans l'orifice de la zoécie un caractère à opposer aux *Alcyonididæ*, il faudra se borner à constater, chez les *Flustrellidæ*, la présence d'épaississements chitineux qui n'existent pas chez les *Alcyonididæ* ; on conviendra que ce caractère est de peu de valeur.

Nous résumerons ainsi les caractères des *Flustrellidæ* : Cténostomes à zoécies contiguës dont l'orifice est renforcé par des épaississements chitineux diversement disposés ; polypides à plus de vingt-cinq tentacules, présentant sur le lophophore un sillon cilié et deux fouets vibratiles. Forme larvaire bivalve du type de la *Flustrella hispida*.

Cette famille renferme deux genres : 1° le genre *Flustrella* dont l'orifice est bilabié et les colonies encroûtantes ; 2° le genre *Pherusa* dont l'orifice est quadrangulaire et les colonies dressées.

La *Flustrella hispida* doit son nom spécifique à la présence de fortes épines chitineuses situées ordinairement sur le bord antérieur de la zoécie et souvent aussi sur les côtés, mais il est bon de remarquer que ces épines peuvent manquer.

J'ai rencontré, en effet, quelques spécimens de colonies de *Flustrella* déjà vieilles, dont la grande majorité des bryozoïtes était dépourvue d'épines (fig. 9). Les colonies de cette variété paraissent rester plus chétives que celles de la variété épineuse ; je les ai recueillies à Roscoff sur des fucus qui découvraient même pendant les mortes eaux. Hincks met le défaut d'épines sur le compte du jeune âge, et figure en effet de jeunes blastozoïtes de *Flustrella* sans épines (pl. LXXII, fig. 1, 44). Je ne doute pas des observations de Hincks ; mais, pour ma part, j'ai toujours vu les épines déjà bien développées sur les jeunes blastozoïtes des colonies de la variété épineuse, et j'ai constamment observé des épines sur les oozoïtes de cette variété dans la situation où M. Barrois les a figurés (pl. XIV, fig. 51, 4). Le défaut d'épines chez la *Flustrella* n'est donc pas nécessairement dû au jeune âge des bryozoïtes et caractérise une variété de l'espèce.

ALCYONIDIUM VARIEGATUM (nov. sp.).

Colonies en plaques épaisses, de consistance charnue.

Bryozoïtes étroitement pressés les uns contre les autres, disposés de telle sorte que leur grand axe est perpendiculaire au support. Parois frontales formant des hexagones ou des pentagones irréguliers bien visibles sous la loupe, marquées de taches blanchâtres, rosées qui se détachent vivement sur le fond brunâtre de la colonie et forment un réseau irrégulier autour de l'orifice à peu près central.

Paroi frontale non prolongée en une papille autour de l'orifice lorsque le polypide est rétracté¹.

¹ Ce caractère de la présence ou de l'absence de papille autour de l'orifice de sortie

Polypide muni de vingt tentacules ou plus, parfois marqués de taches blanches. Collerette de soies bien développée.

Œufs se développant dans la gaine tentaculaire d'un polypide avorté. Larves rosées, construites sur le type de celles de l'*Alcyonidium mytili*.

Habitat. — Sur les vieilles coquilles (*Turritella*, *Pectunculus*), par 50 mètres de fond environ.

Distribution géographique. — Méditerranée, environs de Banyuls.

Cette jolie espèce d'*Alcyonidium*, qui est assez rare, est facile à reconnaître, grâce à son mode particulier de pigmentation. Elle ne présente, d'ailleurs, aucune particularité anatomique. L'aspect charnu de ses colonies rappelle celui de l'*Alcyonidium gelatinosum* de la Manche, et les polypides de ces deux espèces sont très semblables, mais les colonies d'*A. variegatum* ne se dressent jamais comme celles de l'*A. gelatinosum*.

On sait que les vieilles colonies d'*Alcyonidium mytili* sont souvent épaisses et charnues; on ne peut confondre avec elles les colonies d'*A. variegatum*, car, abstraction faite de la pigmentation particulière de cette dernière espèce, sa collerette de soies bien développée suffit à distinguer ses polypides de ceux de l'*A. mytili*, chez lesquels elle est rudimentaire et parfois absente. D'autre part, les parties jeunes de la colonie d'*Alcyonidium mytili* sont minces et membraneuses, caractère qui ne se présente jamais chez l'*A. variegatum*.

L'*Alcyonidium variegatum* présente une particularité histologique que je n'ai rencontrée chez aucun autre Alcyonididé, et qui, à elle seule, suffirait pour reconnaître cette espèce si l'on n'avait à sa dis-

du polypide est important pour la distinction des espèces; mais on doit l'observer dans des conditions toujours comparables, c'est-à-dire lorsque le polypide est complètement rétracté; car, dès que celui-ci commence son mouvement d'épanouissement, et bien avant qu'il ne soit épanoui, la paroi de la zoécie se soulève toujours en papille autour de l'orifice. On pourrait donc être trompé si l'on n'avait la précaution de provoquer la rétraction complète du polypide par une excitation extérieure, par exemple par le frottement d'un pinceau promené à la surface de la colonie.

position qu'un fragment écrasé de la colonie. Cette particularité consiste, dans la présence à l'intérieur de la cavité générale, de grosses cellules sphériques gonflées par un liquide d'une limpidité parfaite (fig. 32). En observant, sur le vivant, la genèse de ces éléments, il est facile de s'assurer qu'ils résultent de la vacuolisation de petites cellules sphériques libres dans la cavité générale. La figure 29 représente une de ces petites cellules dans laquelle apparaît une vacuole (*vc*). Cette vacuole augmentant peu à peu de volume (fig. 35), atteint les dimensions colossales dont on peut se rendre compte par l'examen de la figure 32, et la cellule, gonflée par le liquide vacuolaire, est transformée en une sorte de ballon, sur la paroi duquel on distingue le noyau entouré d'une petite aire de protoplasma. J'ignore le rôle physiologique de ces cellules qui abondent dans la cavité générale.

Reproduction. — Les œufs de l'*Alcyonidium variegatum* évoluent, comme chez l'*A. mytili*, dans la gaine d'un polypide avorté, et les larves s'échappent au dehors par l'orifice naturel de la zoécie (fig. 25, *lv*). La larve (fig. 33) est organisée sur le type de celle de l'*Alcyonidium mytili* et se métamorphose suivant le processus habituel.

L'oozoïte (fig. 28) a un contour circulaire; son polypide ne diffère de celui des vieilles colonies que par ses dimensions qui sont plus faibles. Les grosses cellules vacuolisées apparaissent lorsque le polypide, définitivement constitué, s'épanouit et se nourrit. Je n'ai pas assisté à la formation de la colonie, mais j'ai vu apparaître le premier blastozoïte; il se forme par un simple cloisonnement latéral qui isole, dans l'oozoïte, un segment (fig. 28, *b*²) dans lequel ne tarde pas à apparaître le rudiment (*rp*) à deux feuillets destiné à former le polypide. On comprend comment une colonie tout entière peut ainsi se développer, par cloisonnements successifs des parties latérales des bryozoïtes périphériques.

ALCYONIDIUM ALBIDUM (ALDER).

Cette espèce forme, sur les vieilles coquilles, des colonies en plaques minces, membraneuses, très transparentes.

Il n'est guère possible de définir la forme de la zoécie de l'*Alcyo-*

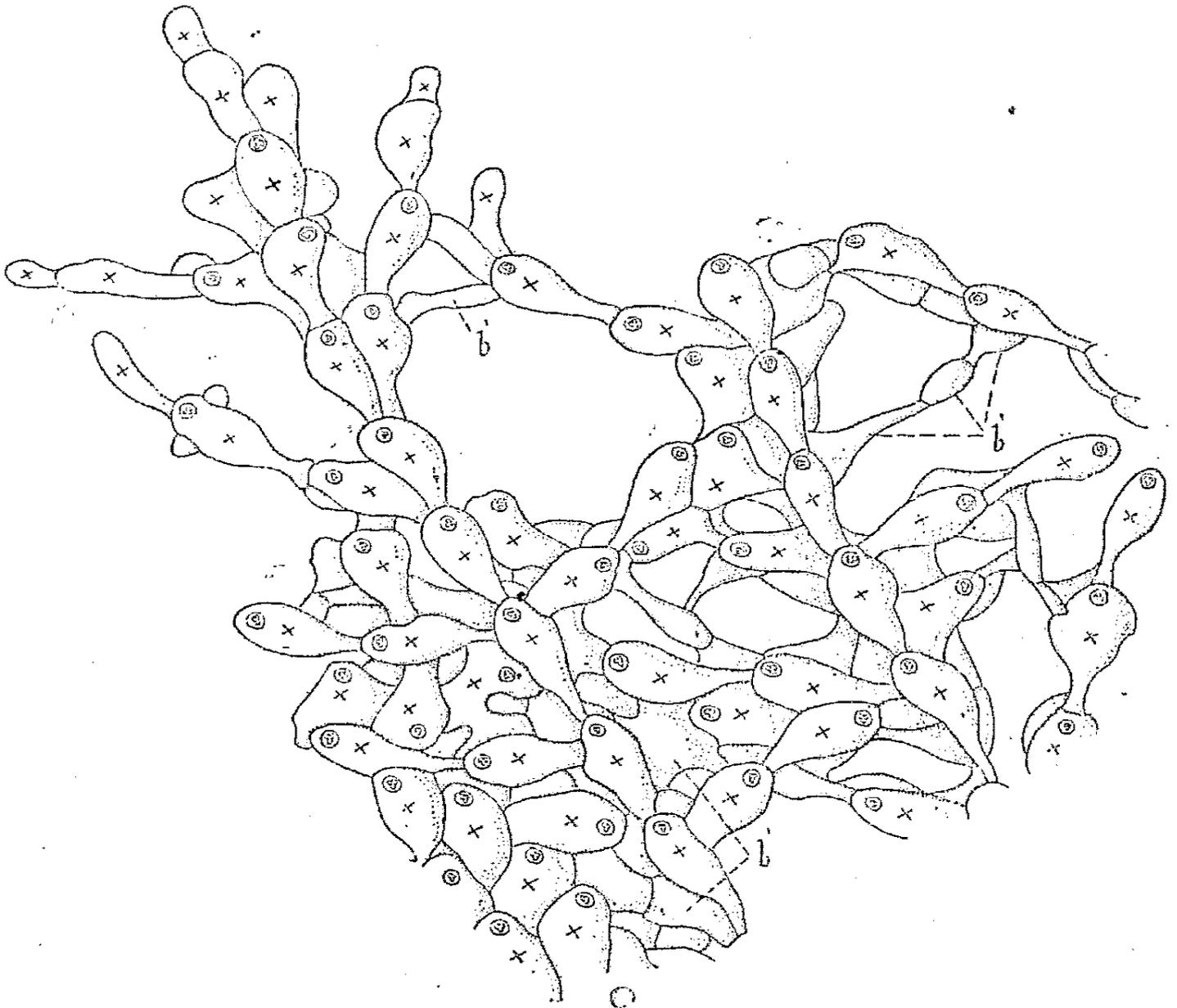


Fig. 4. — Partie marginale d'une colonie d'*Alcyonidium albidum*. Les bryozoïtes complets sont seuls marqués d'une croix; tout le reste de la colonie est formé par les bryozoïtes incomplets *b'*.

nidium albidum, car elle est essentiellement variable; il suffit, pour s'en convaincre, de jeter un coup d'œil sur la figure 4 du texte. Toutefois, quelle que soit sa forme, la zoécie présente une face frontale bombée, se relevant, vers l'extrémité antérieure, en une tubulure

lisse par laquelle s'épanouit le polypide, tubulure qui reste proéminente lorsque le polypide est rétracté et dont l'extrémité est marquée d'une sorte de trèfle formé par trois replis de ses bords (fig. 24).

Quelquefois piriformes, plus souvent irrégulièrement polygonaux, les blastozoïtes se développent autour de leurs prédécesseurs sans qu'aucun ordre préside au bourgeonnement, et, de plus, comme ils sont irrégulièrement orientés, leur disposition présente un désordre tel, qu'il devient caractéristique de l'espèce. Cette irrégularité ne peut être mise sur le compte d'une adaptation au support, car les colonies se développent de préférence (dans les parages où je les ai observées) sur la face interne, parfaitement lisse, des vieilles coquilles de *Pinna*.

Un des résultats de l'irrégularité du bourgeonnement, c'est la formation de nombreux blastozoïtes de dimensions réduites et de toutes formes dans lesquels le polypide ne se développe jamais (fig. 24, *b'*, et fig. 4 du texte). Ces éléments de la colonie réalisent le stade cystide tel que Nitsche l'a défini; ils ont la même valeur morphologique que les blastozoïtes parfaits, et peut-être servent-ils de magasins de réserves.

Sur les bords de la colonie, les bryozoïtes ont une tendance à se disposer en séries linéaires (fig. 4 du texte), en bourgeonnant d'abord par leur extrémité antérieure. Il se forme de la sorte, tout autour de la colonie, des arborisations irrégulières qui, primitivement séparées, s'anastomosent ensuite. Les mailles formées par les diverses anastomoses restent vides dans les parties jeunes de la colonie, mais sont comblées, dans les parties vieilles, par de nouveaux blastozoïtes.

Les colonies qui se développent sur les coquilles de *Pinna* arrivent à recouvrir des surfaces de 100 centimètres carrés; elles présentent alors, dans toute leur netteté, les caractères qui viennent d'être décrits. Lorsqu'elles sont fixées sur un support de moindre étendue, tel que les valves d'un *Scalpellum*, leur aspect est un peu modifié; les bryozoïtes incomplets sont moins nombreux, les arborisations

marginales moins développées et la zoécie prend elle-même une forme plus bombée.

La zoécie de l'*Alcyonidium albidum* est formée d'une couche de chitine recouvrant une couche colloïde plus épaisse; elle est donc essentiellement constituée comme celle de la *Pherusa*, mais son épaisseur totale est beaucoup moindre. Les plaques de communication sont également formées par de petits disques chitineux logés dans l'épaisseur de la couche colloïde.

L'assise cellulaire ectodermique qui sécrète l'enveloppe protectrice du bryozoïte persiste pendant toute la vie de ce dernier et forme une membrane continue (fig. 5, *e*). Quant à la couche mésodermique pariétale, elle persiste également (fig. 5, *mpr*), mais je n'oserais affirmer qu'elle forme une membrane continue, car son extrême minceur en rend l'observation très difficile, surtout lorsqu'elle s'applique étroitement contre l'ectoderme. Peut-être existe-t-elle aux places mêmes où elle semble manquer? Mais je crois plutôt qu'elle est réellement interrompue à certains endroits.

Le polypide des bryozoïtes qui ne sont pas en état de reproduction n'offre aucune particularité; le nombre des tentacules oscille dans les environs de vingt. La collerette de soies de la gaine est bien développée (fig. 31, *c*).

Je n'insisterai pas davantage sur l'organisation de l'*Alcyonidium albidum*, que j'ai fidèlement résumée dans une figure d'ensemble demi-schématique (fig. 3), et j'arrive, sans plus de détails, à la reproduction sexuée, qui offre, chez cette espèce, un intérêt particulier.

Reproduction. — Les bryozoïtes de l'*Alcyonidium albidum* sont hermaphrodites. Le testicule se développe sur la couche mésodermique pariétale (fig. 5, *sp*) et non sur la couche ectodermique (ectocyste des auteurs), comme pourrait le faire croire un examen superficiel.

L'ovaire se développe sur le funicule dont le point d'attache, au lieu d'être, comme d'habitude, à l'extrémité du cæcum stomacal, se

trouve reporté dans la région pylorique du tube digestif (fig. 3, 30). Il apparaît sous forme d'un petit amas cellulaire dont les cellules sont d'abord toutes semblables. Bientôt les cellules centrales de l'amas se différencient en ovules, tandis que les cellules périphériques, conservant le caractère de cellules mésodermiques indifférentes, forment l'enveloppe de l'ovaire (fig. 4). Les ovules, en grossissant, s'éloignent du point où ils ont pris naissance; naturellement repoussés par d'autres ovules plus jeunes (fig. 2), ils abandonnent l'axe du funicule, et l'ovaire tout entier arrive à former une masse volumineuse tangente au cordon funiculaire. Quand on observe un bryozoïte par sa face frontale, l'attache pariétale du funicule est masquée par la masse ovarienne.

Les œufs et les spermatozoïdes arrivent en même temps à maturité dans un même bryozoïte. L'œuf mûr se détache de l'ovaire et tombe dans la cavité générale (fig. 3, 30), où s'accomplit la fécondation (voir p. 609). Les œufs mûrs qui flottent dans la cavité générale (fig. 3, o) se présentent comme des masses informes de protoplasma bourrées de petites granulations vitellines qui les rendent opaques. Bosselés, aplatis, recroquevillés, ils sont comme flétris; leur aspect est tellement différent de celui qu'ils présentent d'ordinaire chez les autres Bryozoaires, qu'il faut avoir suivi leur évolution ultérieure pour être assuré que ce sont des œufs normaux, aptes à se développer et non déformés par quelque processus pathologique. Aux caractères précédents il faut ajouter celui de l'amœbicité du vitellus qui, par des mouvements lents, produit des variations de forme incessantes.

Les œufs flottants dans la cavité générale des bryozoïtes sont parfois nombreux; j'en ai compté jusqu'à quinze; ils donnent alors à la colonie, vue par transparence, un aspect moucheté particulier qui permet de reconnaître, au premier coup d'œil, qu'elle est en état de reproduction (fig. 24). La présence de ces œufs dans la cavité générale de bryozoïtes dépourvus d'ovicelles et chez lesquels le polypide ne concourt pas à former une cavité incubatrice m'a,

d'abord, fort intrigué. Les œufs allaient-ils évoluer dans la cavité générale, ou bien devaient-ils être évacués au dehors ? Malgré toute mon attention, je n'apercevais pas, dans la colonie, un seul œuf en voie de fractionnement et j'en arrivai à être persuadé que l'*Alcyonidium albidum* devait, par un moyen qu'il fallait découvrir, effectuer une véritable ponte.

Le polypide d'un bryozoïte en reproduction possède un organe qui ne se rencontre jamais chez les bryozoïtes dont les produits sexuels ne sont pas développés. Je veux parler de l'*organe intertentaculaire* (*intertentacular organ* des auteurs anglais) situé entre les deux tentacules les plus voisins du ganglion nerveux. Farre (9), qui, le premier, l'a signalé chez la *Membranipora pilosa*, le désignait sous le nom de *flaskshaped body* ; sa forme rappelle, en effet, celle d'une urne (fig. 31).

Cet organe consiste en un tube s'ouvrant, d'une part, dans la cavité générale et, d'autre part, à l'extérieur. Il est renflé dans sa partie moyenne et se termine, à son extrémité distale, par un goulot évasé en entonnoir ; sa lumière ainsi que l'entonnoir terminal sont tapissés d'un épithélium vibratile très actif. Pour les détails histologiques, je renvoie le lecteur aux renseignements que je donne plus loin (p. 588) au sujet du même organe de la *Membranipora pilosa* et de l'*Alcyonidium duplex*.

Lorsque j'eus constaté que seuls les bryozoïtes sexués possédaient un organe intertentaculaire, c'est-à-dire un conduit faisant communiquer la cavité générale avec l'extérieur, je considérai comme très probable que les œufs devaient être évacués par cet organe, et c'est, en effet, ce que je ne tardai pas à constater.

Ponte. — A l'époque de la maturité sexuelle, les polypides des bryozoïtes sexués s'épanouissent fréquemment et, si une agitation de l'eau les fait rentrer brusquement, ils s'épanouissent bientôt après avec une persistance qu'on ne rencontre pas dans les colonies qui ne sont pas en état de reproduction ; les œufs mûrs flottent alors dans la cavité générale au milieu des spermatozoïdes. Quand le

moment de la ponte est venu, on voit un ou plusieurs œufs remonter entre la gaine et le tube digestif du polypide épanoui, puis l'un d'eux, venant s'appliquer contre la base de l'organe intertentaculaire, s'engage, en s'étirant, dans sa lumière (fig. 34). On voit alors cet œuf s'écouler, pour ainsi dire, dans la partie renflée du tube, y séjourner quelques secondes, puis s'engager dans le goulot pour être rejeté dans l'eau ambiante. Les œufs sont ainsi expulsés un à un par l'organe intertentaculaire jouant le rôle d'un oviducte.

La ponte de l'*Alcyonidium albidum* peut durer plusieurs jours et le nombre des œufs pondus est considérable, car, dans une même colonie, la grande majorité des bryozoïtes est sexuée. Malgré cela, le phénomène de la ponte peut facilement passer inaperçu pour celui qui n'est pas prévenu, car les œufs sont d'une extrême petitesse et, de plus, leurs formes irrégulières peuvent, au premier abord et sous de faibles grossissements (les seuls que l'on puisse employer pour observer une colonie vivante), les faire prendre pour les excréments du bryozoïte (fig. 24, o).

Lorsqu'il vient d'être pondu, l'œuf est plus ou moins pyriforme et conserve quelque temps la déformation qu'il a dû subir pour s'écouler par le goulot de l'organe intertentaculaire. Il est alors enveloppé par une mince membrane plissée (fig. 57) qui, peu de temps après la ponte, se détache complètement et prend une forme régulièrement ovoïde (fig. 45 bis). Quant au vitellus, il se régularise peu à peu et finit par former, au centre de son enveloppe, une sphère parfaite.

Le développement de l'œuf de l'*Alcyonidium albidum* sera étudié dans un chapitre spécial (p. 607); j'indiquerai seulement ici que la larve est un *Cyphonautes*.

La première observation que j'ai faite de la ponte de l'*Alcyonidium albidum* remonte au mois de mai 1889. A ce moment, ce phénomène nous apparaissait comme un fait exceptionnel dans le groupe des Bryozoaires, puisque, malgré les très nombreuses observations auxquelles ces êtres ont donné lieu, nous ne connaissions

qu'un seul Bryozoaire, le *Laguncula repens*, signalé par P.-J. Van Beneden (5), qui évacuât ses œufs dans le milieu extérieur. L'observation des circonstances qui accompagnent la reproduction de l'*Alcyonidium albidum* m'a mis sur la voie d'une série de recherches qui m'ont montré que, chez les Bryozoaires, le phénomène de la ponte n'est pas aussi rare que l'on était en droit de le supposer. On en trouvera d'autres exemples dans la suite de ce mémoire.

Résumé des caractères de l'espèce. — Colonies en plaques minces, membraneuses, transparentes. Zoécie, de forme irrégulière essentiellement variable, formée d'une couche chitineuse très mince recouvrant une couche colloïde plus épaisse. Paroi frontale bombée, relevée vers l'extrémité antérieure en une tubulure lisse, tronquée, par laquelle s'épanouit le polypide, tubulure qui reste proéminente lorsque le polypide est rétracté et présente alors, à son extrémité antérieure, des replis dessinant ordinairement un trèfle.

Bryozoïtes disposés sans ordre, tendant à devenir pyriformes sur les bords de la colonie et à former des séries linéaires anastomosées en réseau. Nombreux bryozoïtes incomplets irrégulièrement distribués dans la colonie.

Polypide muni, chez les bryozoïtes sexués, d'un conduit génital (organe intertentaculaire).

Tentacules au nombre de vingt-cinq environ. Collerette de soies bien développée.

Œufs se développant librement dans le milieu extérieur.

Forme larvaire du type *Cyphonautes*.

Habitat. — Sur les vieilles coquilles de *Pinna pectinata*, plus rarement sur les vieilles coquilles de *Cassidaria*, assez fréquemment sur les *Scalpellum*, quelquefois sur les radioles de *Dorocidaris*, par 60 à 80 mètres de fond.

Localité. — Banyuls-sur-Mer, à 7 ou 8 milles dans le nord-est.

Il règne une certaine confusion dans les diagnoses des diverses espèces d'*Alcyonidium* décrites jusqu'à ce jour. Hincks n'a pas eu à

sa disposition tous les matériaux nécessaires pour bien définir les espèces qu'il mentionne dans son remarquable travail d'ensemble sur les Bryozoaires marins (*British Polyzoa*), et depuis que cet ouvrage a paru, aucun mémoire spécial n'a été publié sur la famille des *Alcyonididæ*. Toutefois, la courte diagnose de l'*Alcyonidium albidum* donnée par Alder (1) et que Hincks a reproduite m'a paru suffisante pour rapporter à cette espèce celle que nous venons d'étudier. L'échantillon type décrit par Alder était fixé sur une tige de *Plumularia*, c'est dire que la colonie était soumise à des conditions bien différentes de celles que rencontre la variété méditerranéenne lorsqu'elle se fixe sur les coquilles de *Pinna*. La forme de la zoécie pouvant être modifiée par l'habitat, il n'est pas étonnant que le type d'Alder présente quelques différences avec le nôtre. Cependant, le caractère de la zoécie ventrue, ampulliforme, se retrouve, quoique moins accentué, chez notre espèce, et nous avons vu ce caractère s'accuser davantage lorsque la colonie, fixée sur un *Scalpellum*, est gênée dans son accroissement en surface.

Hincks dit que le trait le plus caractéristique de l'*Alcyonidium albidum* est la plus ou moins grande discontinuité des zoécies qui sont souvent complètement séparées dans les parties jeunes de la colonie, et présentent l'apparence de corps ampulliformes réunis par une croûte commune. Si l'on se reporte à ce qui a été dit plus haut, on pensera, avec moi, que la croûte commune dont parle Hincks doit être formée par les bryozoïtes incomplets, quoique le savant anglais ne les ait pas figurés sur ses dessins un peu trop simplifiés. Le désordre et le défaut d'orientation des zoécies que j'ai signalés chez notre espèce sont d'ailleurs manifestes sur les dessins d'Alder et de Hincks.

Hincks signale deux espèces chez lesquelles les bryozoïtes se disposent en séries linéaires comme chez l'*Alcyonidium albidum* de la Méditerranée; ce sont l'*A. disjunctum* (Hincks) et l'*A. lineare* (Hincks). Malheureusement le savant anglais n'a pu fournir des renseignements suffisants sur ces deux espèces. Il paraît certain, toutefois,

que l'*Alcyonidium disjunctum*, chez lequel l'orifice de la zoécie n'est pas proéminent, est bien distinct de l'espèce étudiée ici. Quant à l'*Alcyonidium lineare*, il serait téméraire de rien affirmer à son sujet, car Alder, qui l'a trouvé, ne l'a pas décrit, et Hincks n'en a eu qu'un échantillon qu'il avait perdu lorsqu'il a écrit son ouvrage sur les *British Polyzoa*.

ALCYONIDIUM DUPLEX (nov. sp.).

Par ses caractères extérieurs, cette espèce ressemble beaucoup à l'*Alcyonidium mytili* (Dalyell) de la Manche. Chez les deux espèces, les zoécies ont une tendance à la forme hexagonale; leur face frontale est peu bombée et ne forme pas de papille autour de l'orifice de sortie lorsque le polypide est rétracté. Les parties vieilles de la colonie de l'*Alcyonidium duplex* sont plus épaisses et plus opaques que les parties jeunes, comme chez l'*A. mytili*; cependant elles ne prennent jamais la consistance charnue et n'atteignent pas l'épaisseur des vieilles colonies d'*A. mytili*. Les dimensions des zoécies de notre *Alcyonidium* sont notablement plus grandes que chez cette dernière espèce; voici quelques mesures comparatives.

Alcyonidium mytili, longueur des plus grandes zoécies d'après les dessins de Hincks : 660 μ ; d'après les dessins de Freese : 530 μ ; longueur moyenne d'après mes propres mesures : 600 μ .

Alcyonidium duplex, longueur moyenne des zoécies : 880 μ .

Les caractères extérieurs permettant de distinguer l'*Alcyonidium duplex* de l'*A. mytili* sont, en somme, d'une valeur contestable; il n'en est plus de même de ceux fournis par les phénomènes de la reproduction sexuée. Une étude attentive de ces phénomènes montre, en effet, que notre *Alcyonidium* présente, au point de vue de sa reproduction, des caractères très particuliers et qui ne se rencontrent chez aucun autre Bryozoaire.

Reproduction sexuée. — Pour arriver à débrouiller les divers phénomènes qui se produisent, dans un bryozoïte, à l'époque de la reproduction, il est indispensable de les prendre à leur début et de

les suivre pas à pas jusqu'à la mise en liberté des larves. Par suite du défaut de transparence de la colonie, les observations sur le vivant ne peuvent rendre que peu de services; chaque observation nécessite une préparation complète: réactifs fixateurs, colorants, etc. Il ne faut donc pas songer à suivre les modifications d'un même bryozoïte, et l'on doit se borner à observer les modifications d'une même colonie en prélevant sur elle des échantillons successifs que l'on monte en préparation.

La figure 36 représente un jeune blastozoïte situé sur le bord d'une colonie pour laquelle commence l'époque de la reproduction; son polypide ne peut pas encore s'épanouir, l'orifice de la zoécie n'existant pas. On ne distingue pas trace d'organes génitaux chez ce jeune bryozoïte. Tout près de lui, dans la même colonie, en voici un autre (fig. 37) un peu plus âgé, dont le polypide s'épanouit déjà, mais qui ne présente pas encore d'organes génitaux. Ce bryozoïte, ainsi que tous ceux de son âge, offre une particularité qui mérite toute notre attention; on distingue, en effet, le rudiment d'un second polypide (p^2) naissant sur sa paroi frontale. Observons maintenant la partie centrale de la colonie, et nous verrons que, dans chaque bryozoïte, il existe deux polypides, l'un complètement développé, en pleine activité fonctionnelle, l'autre seulement en voie de développement.

J'ai représenté, sur la figure 39, un de ces bryozoïtes du centre de la colonie. On voit que le polypide complètement développé (p') porte, à l'extrémité de son cæcum stomacal, un petit amas cellulaire (sp); cette formation sp s'est développée, dans le tissu mésodermique, au point où le funicule s'attache au cæcum. Quant au polypide (p^2) en voie de formation, il présente, dans son funicule, quelques cellules bien différenciées en très jeunes ovules (ov).

Ces observations ont été faites, le 15 avril 1889, sur une colonie en très bon état, draguée le jour même, et qui a été conservée en aquarium pour en suivre les modifications ultérieures.

Le 19 avril, j'observe que la masse cellulaire (sp) s'est détachée du

cæcum du polypide p^1 (fig. 40) dont le funicule continue à former, au même endroit, un amas de cellules identique à celui qui s'en est déjà séparé. Les cellules qui se développent ainsi en petits amas, au contact du cæcum, ne sont rien autre chose que des spermatogonies (fig. 44); ces petits amas, au fur et à mesure de leur formation, émigrent vers les parois du bryozoïte. Pendant ce temps, les ovules apparus dans le funicule du polypide p^2 grossissent, se multiplient, et le polypide lui-même dont le développement progresse toujours, oriente sa gaine dans la direction de l'orifice de sortie; le polypide p^1 commence alors à se flétrir (fig. 41).

Le 26 avril, le polypide p^1 est complètement désorganisé; il laisse après lui le corps brun et les amas de spermatogonies développés aux dépens de son funicule (fig. 42). Le polypide p^2 prend alors la place de son prédécesseur pendant que l'ovaire continue son évolution.

Le bryozoïte, qui n'a plus alors qu'un seul polypide, possède un ovaire, un testicule (ensemble des amas de spermatogonies) et se trouve dans l'état ordinaire d'un bryozoïte hermaphrodite, sans que rien puisse faire soupçonner à un observateur non prévenu les singuliers phénomènes qui ont précédé cet état.

Cette première série d'observations nous montre que l'*Alcyonidium duplex* acquiert ses organes génitaux, mâles et femelles, par une rénovation de son polypide, et ce qui donne au phénomène toute son originalité, c'est le fait que les deux polypides, celui qui vient et celui qui s'en va, sont, pendant un certain temps, tous deux présents dans le bryozoïte (c'est pour rappeler cette particularité que j'ai nommé l'espèce *A. duplex*); le plus âgé des deux polypides préside au développement du testicule, le plus jeune à celui de l'ovaire.

Dans une note préliminaire où j'ai décrit sommairement la reproduction sexuée de l'*Alcyonidium duplex* (22), j'ai employé les termes de polypide mâle et de polypide femelle, tout en réservant la question de leur individualité. Je n'emploierai plus ces termes, car la ques-

tion d'individualité ne doit pas être écartée dans cette étude plus complète, et l'emploi de ces termes semblerait la résoudre dans un sens qui est précisément opposé à ma manière de voir.

Il n'y a pas plus de polypide mâle ou femelle qu'il n'y a de cystide mâle ou femelle. Les organes génitaux n'appartiennent pas plus au polypide qu'ils n'appartiennent au cystide ; ils sont le produit d'un tissu qui n'appartient en propre ni à l'un ni à l'autre et qui n'est autre chose que le feuillet moyen d'un organisme indivisible, le bryozoïte. Les termes *mâle* ou *femelle* ne peuvent s'appliquer qu'à ce dernier.

Pour la commodité du discours, nous désignerons les deux polypides de l'*Alcyonidium duplex*, l'un sous le nom de *polypide ovifère*, l'autre sous le nom de *polypide spermifère*.

Testicule. — Après l'histolyse du polypide spermifère, les amas de spermatogonies produits dans son funicule sont disséminés dans la cavité générale et, lorsque le moment est venu pour eux d'évoluer en spermatozoïdes, ils se fixent aux parois du corps. C'est dans cette situation que les spermatogonies produisent les zoospermes (fig. 43), après avoir subi une série de modifications sur lesquelles je n'ai pas suffisamment porté mon attention pour en parler plus longuement.

Il est à remarquer que les amas de spermatogonies n'évoluent pas tous simultanément dans un même bryozoïte ; nous verrons plus loin que l'on peut comprendre la raison du retard qu'une partie des éléments mâles éprouve dans son évolution.

Ovaire. — L'ovaire ne présente aucune particularité dans son développement. Les ovules les plus jeunes sont toujours les plus rapprochés du cæcum ; au fur et à mesure qu'ils grossissent, ils se disposent les uns derrière les autres dans l'enveloppe ovarienne et prennent une forme discoïde résultant de la compression qu'ils exercent les uns sur les autres (fig. 42, *ov*). Plus tard, ils deviennent sphériques (fig. 43) et, parvenus à maturité, tombent dans la cavité générale (fig. 54). Les œufs présentent alors les caractères de ceux

de l'*Alcyonidium albidum* sur lesquels j'ai suffisamment insisté précédemment.

Ponte et fixation des œufs sur le pourtour du diaphragme. — Le polypide ovifère qui succède au polypide spermifère est muni d'un organe intertentaculaire qui manquait à son prédécesseur (fig. 42, 43, 54, *cg*). Un bryozoïte d'*Alcyonidium duplex* dont le polypide spermifère vient de disparaître est organisé comme un bryozoïte d'*Alcyonidium albidum* et, si nos observations s'arrêtaient là, nous serions autorisé à penser que les œufs de l'*Alcyonidium duplex* subissent le même sort que chez l'espèce précédemment étudiée, c'est-à-dire sont pondus dans le milieu extérieur pour s'y développer librement; nous allons voir qu'il n'en est pas ainsi.

Les œufs mûrs, détachés de l'ovaire, tombent dans la cavité générale et sont ensuite évacués par l'organe intertentaculaire. Mais voici où il existe une différence essentielle entre l'*Alcyonidium albidum* et l'*A. duplex*: tandis que, chez le premier, l'œuf est rejeté dans l'eau ambiante, chez l'*A. duplex* l'œuf, après être passé dans la gaine, s'attache sur le pourtour du diaphragme, où il demeure fixé, pendant toute la durée de son évolution, par un fin pédicule de son enveloppe, de telle sorte que lorsque la ponte a eu lieu, on voit un certain nombre d'œufs (6 à 8) formant cercle autour de l'orifice du diaphragme. Quand le polypide est rétracté, les œufs se trouvent naturellement protégés par les parois invaginées de l'orifice (fig. 45, *br*); mais aussitôt que le polypide fait effort pour s'épanouir, les œufs deviennent extérieurs (fig. 45, *br''*) et, quand le polypide est épanoui, ils forment comme une collerette de perles à la base de sa couronne de soies très rudimentaire (fig. 46).

J'ai dit plus haut que l'œuf passe de la cavité générale dans la gaine par le moyen de l'organe intertentaculaire; je me hâte d'ajouter que je n'ai pas réussi à surprendre son passage dans cet organe et que, si je n'hésite pas à considérer le fait comme certain, c'est qu'il ne me paraît pas pouvoir en être autrement.

Nous voyons l'œuf libre dans la cavité générale, puis nous le retrou-

vons dans la gaine; entre ces deux cavités il existe un conduit de communication, un seul, l'organe intertentaculaire qui, chez d'autres espèces, joue le rôle d'un oviducte. Est-il possible de mettre en doute que l'œuf de l'*Alcyonidium duplex* ne soit évacué par ce conduit? Je ne le pense pas. Si l'observation sur le vivant était possible, j'aurais probablement réussi à constater le fait *de visu*, mais j'en ai déjà fait la remarque, l'*Alcyonidium duplex* ne se laisse étudier avec fruit qu'après l'action des réactifs, et la chance n'a pas voulu que, parmi les nombreuses préparations que j'ai faites, il s'en trouvât une seule fixée au moment où les œufs passaient dans le conduit génital.

Fécondation. — J'ai multiplié les observations dans le but de décider si la fécondation est croisée (d'un bryozoïte à l'autre), ou bien si l'autofécondation est la règle chez l'espèce qui nous occupe. La solution de cette question, toujours difficile à obtenir chez les Bryozoaires, est rendue plus pénible encore, dans le cas actuel, par l'impossibilité où l'on est de faire des observations sur le vivant. Aussi, malgré tous les soins que j'ai apportés à trouver une preuve définitive, qui tranchât la question dans l'un ou l'autre sens, je ne puis encore fournir cette preuve. Je crois, néanmoins, que l'autofécondation est la règle chez l'*Alcyonidium duplex*.

Pour que l'autofécondation puisse avoir lieu, il faut que les spermatozoïdes et les œufs se développent simultanément dans le même bryozoïte; cette condition est remplie. Il faut, en outre, que les deux éléments sexuels arrivent à maturité en même temps; j'ai constaté qu'il en était ainsi dans certaines colonies.

Si cette dernière condition était toujours remplie, comme chez l'*Alcyonidium albidum*, il y aurait quelque certitude à avoir en faveur de l'autofécondation; mais je ne puis affirmer qu'elle le soit toujours. Je trouve, en effet, une colonie dans laquelle les ovules naissent à peine sur le funicule d'un très jeune polypide ovifère, alors que les spermatozoïdes commencent à devenir libres, et, d'autre part, j'observe une autre colonie dont les œufs sont déjà très avan-

cés, tandis que les spermatogonies n'ont pas commencé à évoluer. Malgré l'écart constaté, dans ces deux cas, entre l'état de développement de l'ovaire et celui du testicule, il n'est pas impossible que les spermatozoïdes et les œufs ne se rencontrent, à l'état libre, dans la cavité générale d'une même zoécie; mais il n'en est pas moins vrai que ces deux observations peuvent être interprétées en faveur de la fécondation croisée. Si celle-ci était la règle, c'est dans la gaine tentaculaire, après le passage de l'œuf dans le conduit génital, qu'elle devrait s'opérer; rien ne s'oppose, en effet, à la sortie des spermatozoïdes par le même conduit génital. Une fois libres, les spermatozoïdes pourraient parvenir dans la gaine d'un bryozoïte voisin et y féconder les œufs à leur sortie de l'organe intertentaculaire. Je n'ai aucune preuve à donner en faveur de cette dernière manière de voir. Il ne peut être question de fécondation à l'intérieur de la cavité générale d'un bryozoïte par les spermatozoïdes des bryozoïtes voisins, car on ne peut admettre que l'organe intertentaculaire, dont la ciliation entretient un courant qui favorise l'évacuation des œufs, permette, en même temps, l'entrée, dans la cavité générale, de spermatozoïdes libres dans l'eau ambiante. Donc, si l'œuf est fécondé par un spermatozoïde d'un bryozoïte voisin, c'est seulement dans la gaine que la fécondation peut avoir lieu; je ne puis affirmer qu'il n'en soit pas ainsi, mais je crois plutôt qu'il y a autofécondation avant la sortie de l'œuf par l'organe intertentaculaire, comme chez *Alcyonidium albidum* dont les œufs présentent avec ceux de l'espèce qui nous occupe la plus grande similitude.

Nous avons suivi les phénomènes qui ont lieu depuis l'apparition du testicule sur le funicule du polypide spermifère jusqu'à la fixation des œufs sur le pourtour du diaphragme du polypide ovifère; nous devons, maintenant, examiner ce qui se passe dans le bryozoïte, après la fixation des œufs et pendant qu'ils évoluent.

La période de reproduction n'est pas nécessairement terminée à partir de ce moment; la production des œufs peut continuer et

continue souvent, en effet, de la façon suivante : pendant que le polypide ovifère de première génération nourrit le bryozoïte, un nouveau polypide ovifère de seconde génération apparaît, se développe (fig. 55, *p*³) et se substitue au premier, agissant vis-à-vis de lui comme celui-ci avait agi vis-à-vis de son prédécesseur spermifère. Les œufs du polypide ovifère de seconde génération naissent et se développent dans les mêmes conditions que ceux du polypide ovifère de première génération.

Je ne puis dire si un troisième polypide ovifère succède au deuxième ; cela n'ajouterait rien à l'originalité du phénomène. Mais, ici, se présente une difficulté : s'il y a autofécondation, d'où proviennent les spermatozoïdes qui fécondent les œufs du polypide ovifère de seconde génération ? La difficulté serait grande, en effet, si toutes les spermatogonies produites par le polypide spermifère qui a précédé les deux ovifères avaient évolué en même temps en spermatozoïdes ; mais, en fait, cette difficulté n'existe pas, car tous les amas de spermatogonies n'évoluent pas en même temps ; un certain nombre existent encore à l'état de spermatogonies, lorsque le polypide ovifère de seconde génération se développe (fig. 55, *sp*), et peuvent, par conséquent, fournir les spermatozoïdes nécessaires à la fécondation des nouveaux œufs.

Doit-on affirmer qu'une nouvelle génération de polypides spermifères ne vient jamais s'intercaler et que, pendant toute la période de reproduction, l'élément mâle provient des spermatogonies de première génération ? Ce serait peut-être aller trop loin, et nous ne voyons pas, *a priori*, pourquoi un polypide spermifère ne se développerait pas, au moment opportun, pour renouveler la provision de spermatozoïdes.

Quoi qu'il en soit, il est suffisamment établi, par les faits précédemment exposés, que, chez l'*Alcyonidium duplex*, le concours de deux polypides, l'un ovifère, l'autre spermifère, est nécessaire pour le développement des organes génitaux, et que ces deux polypides coexistent un certain temps dans un même bryozoïte.

La présence simultanée de deux polypides dans un bryozoïte est évidemment un fait singulier qui, s'il eût été connu il y a quelques années, aurait été interprété en faveur de leurs vues par les partisans de la théorie du polypo-cystide.

Si le bryozoïte doit être considéré comme un être simple, comment expliquer qu'à un certain moment de son existence il possède deux tubes digestifs, deux centres nerveux ? L'explication du fait lui-même ne présente pas de difficulté sérieuse. Nous savons, en effet, que le Bryozoaire a la faculté de renouveler, à certaines époques, tout l'ensemble d'organes (tube digestif, système nerveux, etc.) appelé polypide. Or, si, le plus souvent, les organes de remplacement n'apparaissent que lorsque ceux auxquels ils doivent se substituer ont disparu, rien ne s'oppose, *a priori*, à ce que le polypide de remplacement ne commence à s'organiser pendant que son prédécesseur est encore plein de vie et remplit ses fonctions physiologiques. En fait, c'est ce qui se passe chez l'*Alcyonidium duplex*. Le phénomène du double polypide est donc une conséquence logique du phénomène de la rénovation, et c'est ce dernier qui demeure toujours le plus caractéristique de l'histoire des Bryozoaires.

Organe intertentaculaire. — Il est situé à la même place que chez l'*Alcyonidium albidum*, c'est-à-dire entre les deux tentacules les plus voisins du ganglion nerveux, et ne diffère de l'organe intertentaculaire de cette dernière espèce que par ses dimensions notablement plus grandes, dimensions dont on peut se rendre compte par l'examen de la figure 52 représentant une coupe qui passe par sa partie moyenne.

Ses parois sont formées de deux couches cellulaires : l'une externe, très mince, dont les cellules extrêmement plates sont identiques à celles du revêtement de la gaine tentaculaire ; l'autre interne, composée de cellules toutes ciliées, plus hautes que larges, formant un épais épithélium vibratile. Les cellules de l'assise interne ne présentent pas les mêmes caractères dans le pavillon terminal et dans le corps même de l'organe. Dans cette dernière partie, elles sont presque

cubiques et présentent, à leur base, un gros noyau sphérique (fig. 52), tandis que, dans le pavillon, elles sont plus étroites, plus hautes, avec un noyau allongé se colorant, par les réactifs, beaucoup plus fortement que ceux des cellules de la région moyenne de l'organe. C'est en vain que j'ai cherché, parmi ces cellules, des éléments glandulaires; il n'en existe pas. Le rôle de l'organe intertentaculaire est ici, comme chez l'*Alcyonidium albidum*, essentiellement mécanique.

Cet organe apparaît seulement à l'époque de la reproduction; il ne se développe que chez le polypide ovifère et joue le rôle d'un oviducte; mais, ici, il remplit une autre fonction, qu'il est intéressant de signaler. L'organe intertentaculaire de l'*Alcyonidium duplex* sert à évacuer au dehors les débris des corps bruns résultant de la destruction des polypides, dont le renouvellement, à l'époque de la reproduction, est une nécessité pour cette espèce. La figure 47 représente l'organe intertentaculaire d'un bryozoïte épanoui, au moment où un fragment de corps brun encore contenu dans le corps de l'organe va être expulsé.

Forme larvaire. — Lorsque le moment est venu où les larves doivent être mises en liberté, les bryozoïtes maintiennent, avec persistance, la base de leur gaine évaginée, de telle sorte que les embryons encore renfermés dans l'enveloppe de l'œuf, fixés sur le pourtour du diaphragme, deviennent extérieurs, comme l'indique la figure 45. La colonie présente alors un aspect particulier, toute mouchetée qu'elle est de petites taches blanches. Si l'on observe, pendant quelque temps, une colonie dans cet état, on ne tarde pas à assister à l'éclosion des larves, qui s'échappent de leur enveloppe et se mettent aussitôt à nager vivement dans l'eau ambiante.

La larve de l'*Alcyonidium duplex* est privée de tube digestif et possède les organes larvaires habituels des larves d'*Alcyonidium mytili*, d'*Alcyonidium variegatum*, etc., à savoir: organe aboral, organe pyriforme, couronne ciliée, organe adhésif; sa face aborale est conique et présente un développement beaucoup plus grand que la face orale (fig. 53).

Si l'on compare les dimensions de la larve (fig. 51) à celles des bryozoïtes qu'elle doit reproduire (fig. 46), on ne peut qu'être frappé de sa petitesse, et l'on est en droit de se demander si cette larve ne continue pas à se développer après son éclosion. Le doute ne dure pas longtemps, car la fixation des larves de l'*Alcyonidium duplex* suit d'assez près leur mise en liberté, et l'on constate qu'elles ne subissent aucune modification pendant leur vie libre, très courte d'ailleurs.

Le bryozoïte primaire résultant de la métamorphose, l'oozoïte, offre un certain intérêt en ce sens qu'il diffère sensiblement des blastozoïtes auxquels il donnera naissance; il est beaucoup plus petit et son polypide ne possède que huit tentacules, au lieu de vingt, qui est le nombre habituel chez les blastozoïtes (fig. 50). Je n'ai pas assisté au bourgeonnement de l'oozoïte.

Résumé des caractères de l'espèce. — Colonies en plaques minces, légèrement jaunâtres, d'une faible transparence sur les bords et seulement translucides dans les parties vieilles.

Zoécie à parois chitineuses minces, souvent en forme d'hexagones irréguliers, d'une dimension longitudinale moyenne de 880 μ .

Paroi frontale légèrement bombée, non prolongée en papille autour de l'orifice, lorsque le polypide est rétracté.

Bryozoïtes tous complets, hermaphrodites, pourvus, à l'époque de la reproduction, de deux polypides d'âges différents. Spermato gonies se développant sur le funicule d'un polypide (*polypide spermifère*) toujours différent de celui sur le funicule duquel naissent les ovules (*polypide ovifère*). Polypide ovifère muni d'un organe intertentaculaire. Les œufs mûrs sont fixés sur le pourtour du diaphragme et se développent dans cette situation.

Larves très petites, dépourvues de tube digestif.

Oozoïte beaucoup plus petit que les blastozoïtes, pourvu d'un polypide à huit tentacules.

Habitat. — Sur les vieilles coquilles de *Pinna pectinata*, par 60 à 80 mètres de fond.

Localité. — Banyuls-sur-Mer, à 7 ou 8 milles dans le nord-est.

MEMBRANIPORA PILOSA (LINN.)

Cette espèce est l'une des plus communes de nos côtes ; je l'ai étudiée uniquement au point de vue de la reproduction sexuée,

On sait, depuis Schneider, que le curieux organisme nommé *Cyphonautes compressus* par Ehrenberg est la forme larvaire de la *Membranipora pilosa*. Je ne referai pas ici l'historique bien connu des observations auxquelles a donné lieu cette larve qui, par une fatalité inexplicable, a été l'objet d'erreurs plus ou moins graves de la part de tous ceux qui l'ont étudiée. M. Ostroumoff seul a donné, dans ces dernières années (20), une interprétation exacte de son organisation, interprétation qu'il eût été bon d'appuyer de nouveaux dessins, étant donné que ceux publiés par les prédécesseurs du zoologiste russe étaient en partie faux, en partie incomplets.

Jusqu'en 1877, époque à laquelle M. Barrois a publié son premier mémoire sur les larves de Bryozoaires, on ne savait à peu près rien sur l'embryogénie des larves d'Ectoproctes, et rien sur celle du *Cyphonautes*. Il était donc tout naturel que M. Barrois cherchât à suivre le développement de la *Membranipora pilosa*. « J'ai longtemps cherché avec persistance, écrit M. Barrois (2, p. 234), à voir les divers stades antérieurs à l'éclosion ; mais, bien que, pendant toute la durée de l'été, les cormus de *Membranipora* fussent pleins d'œufs et de spermatozoïdes, bien que les *Cyphonautes* libres et les jeunes loges fixées fussent également toujours abondants, je n'ai pas réussi à obtenir d'embryons ; aucun des nombreux œufs qu'on trouve toujours contenus dans les zoéciums ne semble, en général, propre à arriver à se développer ; ils se flétrissent, se ratatinent et donnent bientôt naissance à des corps irréguliers qu'on trouve en abondance dans tous les cormus, et qui ne sont évidemment plus propres au développement. » Le membre de phrase que j'ai souligné peut s'appliquer littéralement à l'*Alcyonidium albidum*. « Ce phénomène singulier, que j'ai observé aussi chez *Laguncula repens*, ajoute M. Barrois, rend

très difficile, sinon impossible, l'étude du développement ; j'en étais arrivé à supposer que les œufs normaux de *Membranipora pilosa* ne se développaient pas à l'intérieur des loges, mais étaient rejetés au dehors pour effectuer leur développement à l'extérieur, comme Van Beneden paraît aussi le croire pour la *Laguncula*, lorsque je parvins enfin, après avoir sacrifié un très grand nombre de cormus, à découvrir, en avril, dans une loge ordinaire, deux œufs régulièrement segmentés ; ils ne paraissaient qu'un peu plus avancés que le stade trente-deux ; malheureusement, je n'ai pas réussi à les dégager et n'ai, par conséquent, pu me rendre compte de leur disposition ; nous voyons seulement que le développement s'effectue ici, comme chez la *Flustrella*, dans l'intérieur des loges, de sorte qu'il est probable qu'avec de la patience, et en sacrifiant des cormus en grande quantité, on arriverait à suivre le développement. Malgré cette observation qui pourra être d'un certain secours pour faciliter les recherches ultérieures, cette première tentative d'étude du développement nous laisse stationnaire et ne nous fournit absolument rien qui puisse servir à avancer la question (p. 234) (2). »

Quand M. Barrois supposait que les œufs de *Membranipora pilosa* se développaient à l'extérieur, il était dans la bonne voie, et il est regrettable qu'un seul cas anormal ait suffi à l'en écarter et l'ait amené à conclure que l'œuf de cette espèce se développe à l'intérieur des loges. Si M. Barrois n'avait pas rencontré les deux œufs segmentés dont il fait mention, il n'eût pas exposé ses successeurs à faire fausse route en les engageant à rechercher les divers stades du développement des œufs de *Membranipora pilosa* dans l'intérieur des zoécies.

M. Ostroumoff n'a pas été plus heureux. « Les œufs, dit l'auteur russe, se gâtent toujours dans la zoécie sans se segmenter (20). »

Prévenu par l'étude de l'*Alcyonidium albidum*, nous savons ce qu'il faut penser de ces déformations trompeuses de l'œuf, déformations qui ne caractérisent pas un état pathologique, mais se produisent normalement, par suite de l'amœbocité du vitellus, dès

que l'œuf est détaché de l'ovaire. Chez la *Membranipora pilosa*, les choses se passent exactement comme chez l'*Alcyonidium albidum*; l'œuf se détache de l'ovaire situé sur le funicule et, prenant aussitôt les formes les plus irrégulières, flotte dans la cavité générale au milieu des spermatozoïdes produits par le testicule qui, lui, est en rapport avec le tissu mésodermique pariétal. La fécondation a lieu dans la cavité générale, et l'œuf fécondé est évacué par un organe intertentaculaire.

L'organe intertentaculaire de la *Membranipora pilosa* a été découvert par Farre, en 1837 (9); mais le zoologiste anglais en ignorait la fonction. Comme chez l'*Alcyonidium albidum*, les bryozoïtes sexués seuls en sont pourvus; c'est ce qui explique que M. Freese (10), qui a étudié particulièrement l'anatomie de la *Membranipora pilosa*, ait pu en nier l'existence. M. Freese n'a dû étudier que des bryozoïtes non encore pourvus d'organes génitaux.

Je n'ai pas représenté, à grande échelle, l'organe intertentaculaire de la *Membranipora pilosa*; on le distingue, sur la figure 26, au milieu des tentacules rétractés d'un bryozoïte fixé par les réactifs. Cet organe est très semblable à celui de l'*Alcyonidium albidum*; ses rapports avec la couronne tentaculaire sont exactement les mêmes que chez cette dernière espèce, et sa structure ne diffère pas essentiellement de celle que j'ai décrite chez l'*Alcyonidium duplex*. Je remarquerai, cependant, que, chez la *Membranipora*, les cellules épithéliales du revêtement cilié sont plus petites et plus plates (fig. 48), leurs cils demeurant, d'ailleurs, aussi robustes et aussi serrés que chez l'*Alcyonidium duplex*. Pas plus que dans cette dernière espèce, il n'existe d'élément glandulaire dans l'organe. J'ai représenté (fig. 49) une coupe transversale de la base du lophophore, qui montre bien l'orifice interne de l'organe intertentaculaire; on voit qu'à ce niveau cet orifice se distingue à peine de celui d'un tentacule.

La *Membranipora pilosa* nous fournit un deuxième exemple de développement externe (voir p. 607, le développement de l'œuf); on en trouvera un troisième dans les pages suivantes.

J'ajoute que la ponte de la *Membranipora pilosa* n'est pas difficile à observer; il suffit, pour cela, de se procurer des colonies en reproduction et de les observer patiemment, sous le microscope, en évitant toute trépidation qui pourrait gêner l'épanouissement des polypides; on assiste alors à l'expulsion des œufs, qui se produit de la façon que j'ai rapportée plus haut au sujet de l'*Alcyonidium albidum*.

HYPOPHORELLA EXPANSA (EHLERS).

Cette intéressante espèce a été découverte, en 1874, par M. Ehlers sur les côtes de la mer du Nord, dans l'épaisseur des tubes de la *Terebella conchylega*. M. Joyeux-Laffuie l'a retrouvée, à Luc-sur-Mer, dans la paroi des tubes de Chétoptères. C'est également chez les Chétoptères que je l'ai observée moi-même, d'abord à Roscoff et, plus tard, à Banyuls. L'*Hypophorella expansa* doit donc être ajoutée à la liste des Bryozoaires de la Méditerranée.

Je n'ai pas à décrire à nouveau les caractères de ce Bryozoaire; le lecteur trouvera ces caractères, ainsi que des figures d'ensemble représentant fidèlement l'aspect de la colonie, dans les mémoires de MM. Ehlers (8) et Joyeux-Laffuie (46).

Les parois du tube des Annélides qui donnent asile à l'*Hypophorella* sont formées d'un certain nombre de minces membranes sécrétées par le ver les unes après les autres. Les lamelles superposées qui constituent le tube sont étroitement appliquées l'une contre l'autre; mais il n'y a pas entre elles une soudure parfaite, et l'on peut les séparer, sans les rompre, sur une large surface. C'est entre ces lamelles que vit le Bryozoaire.

Les stolons sur lesquels bourgeonnent les bryozoïtes sont d'une ténuité extrême et, grâce à cela, peuvent se glisser sans difficulté entre les lamelles du tube sans que celles-ci paraissent s'écarter. Il n'en est pas de même pour les bryozoïtes; ceux-ci, à mesure qu'ils grandissent, refoulent devant eux la ou les lamelles qui les séparent de la lumière du tube, et, finalement, lorsqu'ils sont complètement

développés, se trouvent logés dans de petites chambres ovoïdes qu'il est très aisé de voir sur une coupe des parois du tube habité par le Bryozoaire (fig. 5 du texte).

Chaque petite chambre de bryozoïte est percée d'une ouverture circulaire par laquelle le polypide s'épanouit dans l'intérieur du tube ; la colonie peut ainsi se nourrir grâce aux particules alimentaires entraînées par le courant d'eau provoqué par les mouvements des palettes du Chétopère.

Telles sont les conditions dans lesquelles on observe l'*Hypophorella*. Deux questions se présentent d'elles-mêmes : 1° comment le Bryozoaire parvient-il dans l'épaisseur du tube ? 2° comment, une fois qu'il y est établi, les bryozoïtes arrivent-ils à perforer les membranes dont, à certains moments, le ver tapisse son tube, membranes qui oblitérent du même coup toutes les ouvertures par lesquelles les polypides s'épanouissent ?

A la première question, je ne puis répondre par une observation

directe. M. Joyeux-Laffuie ayant observé des colonies superficielles, il est tout naturel d'admettre avec lui que la larve d'*Hypophorella*, parvenue dans la lumière du tube, se fixe sur la paroi ; qu'elle se métamorphose dans cette situation et que, par conséquent, la jeune colonie se développe d'abord librement sur la surface interne du tube. Lorsque le Chétopère dépose de nouvelles couches à l'intérieur de son tube, la colonie, d'abord superficielle, se trouve comprise dans l'épaisseur même des parois.

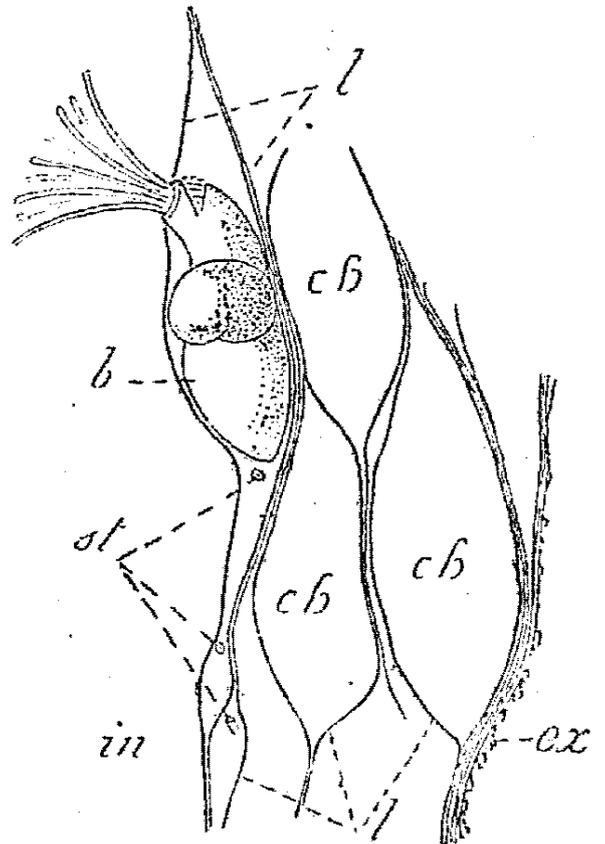


Fig. 5. — Fragment d'une coupe faite au rasoir dans la paroi fraîche d'un tube de Chétopère habité par l'*Hypophorella* ; le bryozoïte *b*, qui avait été déchiré, a été restauré et supposé épanoui.

l, lames constituant la paroi du tube du Chétopère ; *ch*, anciennes chambres des bryozoïtes ; *st*, coupes des stolons ; *in*, intérieur du tube ; *ex*, sa limite externe. Gross., 75 d.

Quand le ver tapisse sa maison, il emmure donc l'intrus qui vient de s'établir chez lui. Comment l'emmuré se tire-t-il d'embarras ? Comment arrive-t-il à se faire jour au travers de la membrane qui le sépare du milieu extérieur ? C'est là la seconde question, question

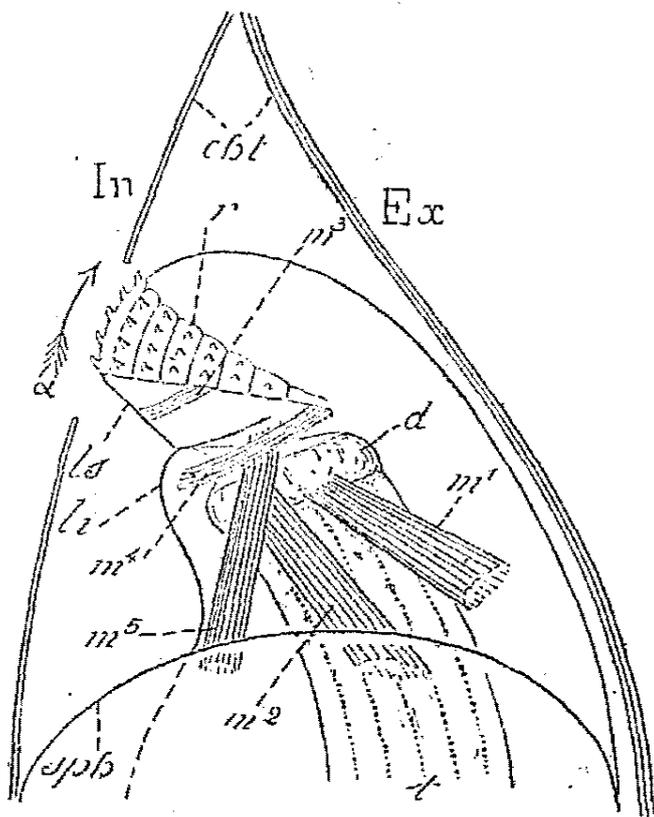


Fig. 6. — Partie antérieure d'un bryozoïte d'*Hypophorella expansa*, vu de profil, au moment où le polypide faisant effort pour s'épanouir, la râpe *r* est déployée et se relève dans le sens de la flèche *a*.

cht, lames du tube du Chétoptère formant la chambre du bryozoïte ; *d*, diaphragme ; *t*, tentacules ; *In*, intérieur du tube ; *Ex*, extérieur ; *r*, râpe. — Pour les autres lettres, voir le texte.

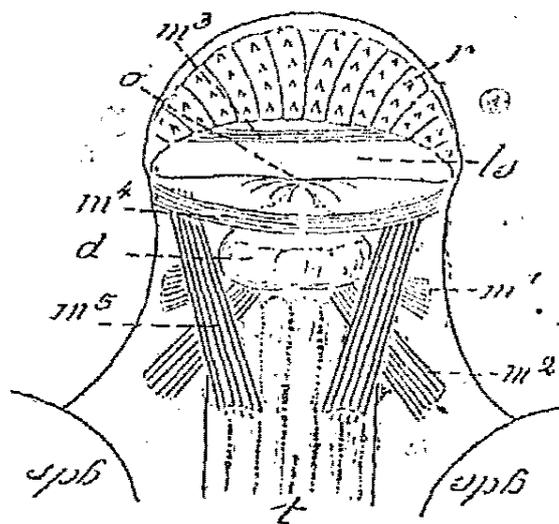


Fig. 7. — Vue de face de la même position que celle de la figure 6.

intéressante, car s'il est un animal qui nous paraisse mal organisé pour perforer, c'est bien le Bryozoaire.

Appareil perforant. — D'ordinaire, chez les Cténostomes, les bords de la tubulure par laquelle s'épanouit le polypide se replient en dedans en formant des plis à peu près symétriques par rapport à l'axe de la tubulure, lorsque le polypide est rétracté ; parfois, ces plis sont disposés de manière à former deux lèvres ; c'est ce qui a lieu chez l'*Hypophorella*.

Si l'on observe un bryozoïte dont le polypide est sur le point de

faire sortir ses tentacules (fig. 6 du texte¹), on voit que l'extrémité de la tubulure de la zoécie présente deux lèvres : l'une supérieure, *ls*, l'autre inférieure, *li*. La lèvre inférieure est peu proéminente ; la lèvre supérieure, au contraire, est très développée et se recourbe sur la première à la manière d'un capuchon. Ce capuchon est bordé par une série de petites lamelles juxtaposées, formées chacune par un épaissement de la paroi chitineuse de la zoécie et armées d'un certain nombre de dents recourbées en arrière. La direction générale des lamelles est parallèle au plan sagittal ; leur arrangement est symétrique par rapport à ce plan, à partir duquel elles diminuent graduellement de longueur (fig. 7 du texte) ; leur ensemble rappelle la visière d'un casque de chevalier. L'appareil en forme de visière qui borde la lèvre supérieure de l'orifice de la zoécie est, en dernière analyse, une sorte de râpe, et cette râpe est l'outil perforant de l'*Hypophorella*. Voyons comment en use le Bryozoaire ; il est nécessaire, pour cela, d'entrer dans quelques détails sur l'appareil musculaire, assez compliqué, qui assure la fermeture de la zoécie.

Il existe chez l'*Hypophorella*, comme chez tous les Ectoproctes, des muscles pariéto-vaginaux disposés symétriquement par rapport au plan sagittal ; ces muscles sont ici divisés en quatre faisceaux, deux de chaque côté, m^1 et m^2 . En plus des muscles pariéto-vaginaux, on distingue : 1° un faisceau musculaire pair, m^5 , inséré, d'une part, sur la paroi frontale, et, d'autre part, sur les côtés de la tubulure, non loin de l'angle de la râpe ; 2° un muscle en arc, m^4 , dont les deux extrémités s'insèrent près des angles de la râpe ; ce muscle borde la lèvre inférieure dans la position figurée (fig. 6 et 7 du texte) ; 3° un muscle transversal, m^3 , inséré sur le bord antérieur de la râpe et la sous-tendant, comme une corde sous-tend son arc.

¹ Les figures 6, 7, 8, 9, 10 du texte sont le résultat des nombreuses observations que j'ai dû faire pour débrouiller le mécanisme de fermeture du bryozoïte. Quoique non dessinées à la chambre claire, les proportions en sont gardées ; mais, pour rendre les figures plus lisibles, j'ai dû rassembler en faisceaux plus serrés qu'elles ne le sont en réalité les fibres des divers muscles.

Partant de la position moyenne représentée figure 6, supposons que le polypide fasse effort pour s'épanouir. Les muscles pariéto-vaginaux m^1 , m^2 se relâchent complètement; les bords de l'orifice se déploient en dehors et le faisceau de tentacules se pousse en avant en refoulant au-dessus de lui la partie du capuchon située en-dessous de la râpe; pour abrégé, appelons cette partie de la paroi *segment*

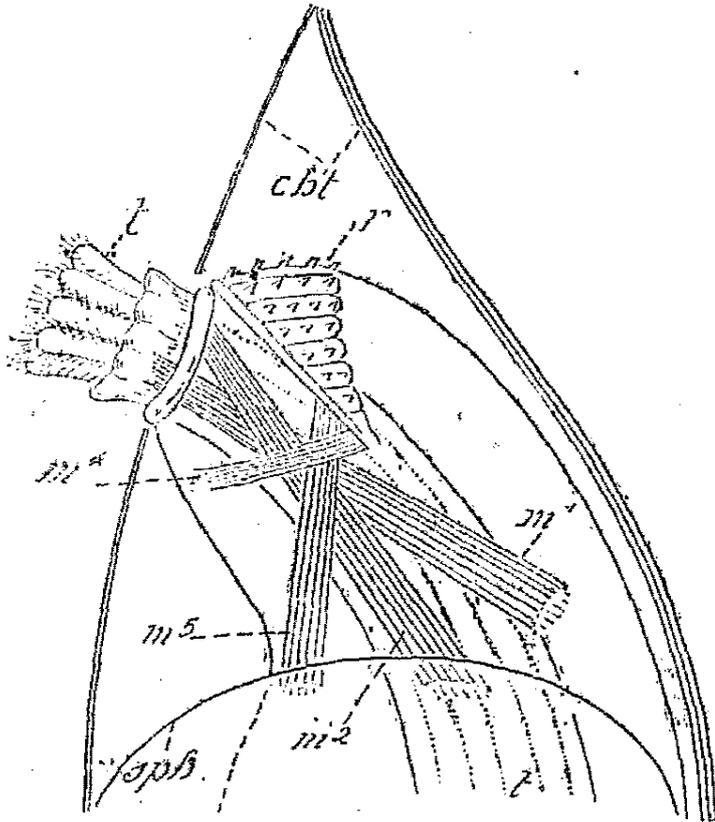


Fig. 8. — *Hypophorella expansa*. Extrémité antérieure d'un bryozoïte au moment de l'épanouissement, vue de profil.

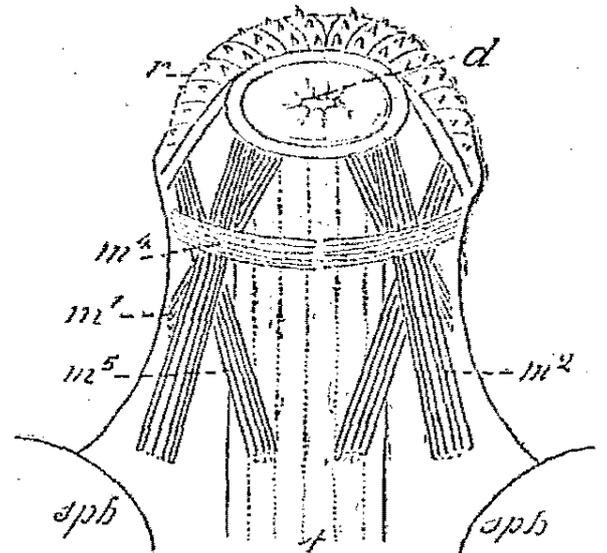


Fig. 9. — *Hypophorella expansa*. Extrémité antérieure d'un bryozoïte au moment de l'épanouissement, vue de face.

Les tentacules sont sur le point de sortir par l'orifice du diaphragme *d*.

inférieur du capuchon. Les tentacules refoulent donc le segment inférieur du capuchon, qui vient s'appliquer contre le bord inférieur de la râpe; celle-ci est alors soulevée passivement et, pivotant autour de l'axe transversal passant par ses deux angles, prend la position indiquée sur les figures 8, 9 du texte.

Prenant encore comme point de départ la position moyenne figurée ci-dessus (fig. 6 du texte), supposons que le polypide fasse effort pour se rétracter davantage. Les muscles pariéto-vaginaux m^1 , m^2 se contractent et le premier effet produit est une traction sur le bord

des deux lèvres ; la lèvre inférieure se replie tout naturellement ; quant à l'autre, le mécanisme de son repliement ne laisse pas que d'être compliqué. La traction opérée par les muscles pariéto-vaginaux se communique au segment inférieur du capuchon et a pour effet de ployer la râpe suivant son plan de symétrie ; étant donnée la direction des lamelles qui la composent (fig. 7 du texte), la râpe ne saurait être pliée suivant un autre plan. Le pli médian de la râpe une fois produit, le muscle rectiligne m^3 le maintient en se contractant ; en même temps, et toujours sous l'action des muscles pariéto-vaginaux, la râpe ployée bascule et, se rabattant complètement, vient occuper la position représentée sur la figure 10 du texte ; ses dents sont alors à peu près complètement cachées, on n'aperçoit que celles de son bord supérieur.

Pendant que la râpe se ploie et se rabat, le muscle en arc m^4 se contracte et en rapproche les angles. A partir de ce moment, la fermeture du bryozoïte est complète, et si le mouvement de contraction s'accroît encore, sous l'influence d'une forte excitation, ce sont les muscles m^5 qui entrent en jeu et abaissent, en se raccourcissant, le capuchon tout entier replié et rabattu.

Il était nécessaire d'entrer dans tous ces détails pour faire comprendre la position de contraction du bryozoïte, position de laquelle nous devons partir pour expliquer le fonctionnement de l'outil perforant, car c'est dans cette position que le bryozoïte se trouve emmuré par le ver.

Quelque temps après son emprisonnement, le bryozoïte cherche à

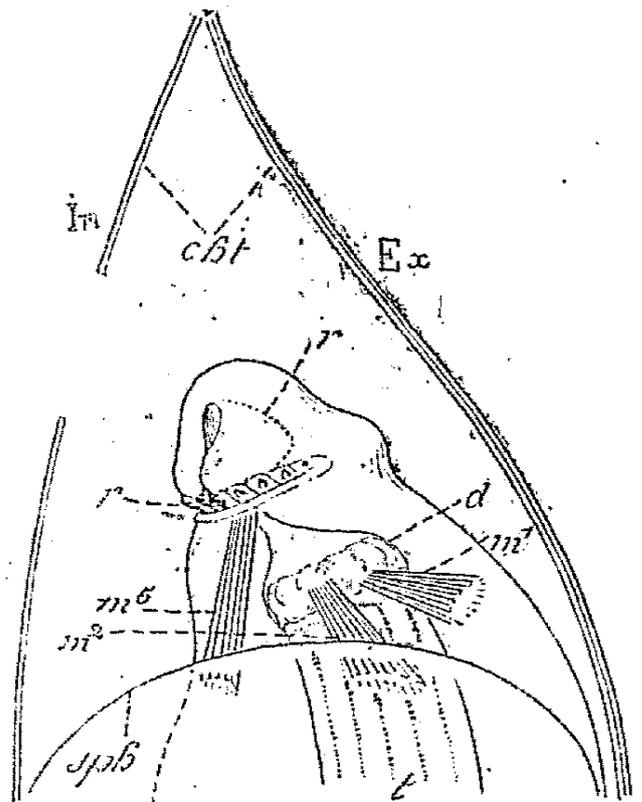


Fig. 10. — *Hypophorella expansa*. Extrémité antérieure d'un bryozoïte complètement contracté, vue de profil. La râpe est pliée et rabattue ; les muscles m^3 et m^4 (fig. 6) ne sont pas visibles.

s'épanouir ; tout l'appareil musculaire que nous venons de décrire se détend alors, et le premier résultat obtenu est le déploiement du capuchon et de sa râpe qui, prenant la position de la figure 6, vient s'appliquer contre la membrane qui ferme la chambre du bryozoïte. Le polypide continuant ensuite son mouvement ascensionnel, la râpe bascule vers l'arrière et, comme ses dents sont précisément dirigées dans le sens de sa rotation, elles usent la paroi qu'elles frottent. Quand la râpe est parvenue dans la position de la figure 8, le sommet des tentacules vient buter contre la paroi, juste à l'endroit sur lequel la râpe vient d'agir. Le bryozoïte, éprouvant une résistance, se contracte et presque aussitôt fait une nouvelle tentative pour s'épanouir. Nouvelle action de la râpe sur la paroi et ainsi de suite jusqu'à ce que cette paroi, que l'on voit s'amincir sous les efforts successifs du prisonnier, soit complètement perforée.

Assister au travail de perforation de l'*Hypophorella* n'est pas chose difficile ; il suffit de placer sous le microscope une colonie bien portante et dans de bonnes conditions ; on a alors grande chance de voir quelques jeunes bryozoïtes nouvellement formés derrière la paroi qui abrite la colonie travailler à percer une fenêtre à leur prison. On voit la râpe s'accrocher à la paroi qu'elle frotte et souvent ne se relever que par saccades ; on a alors le sentiment du travail produit par le bryozoïte et l'on comprend l'utilité de son outil même avant d'avoir constaté l'amincissement de la partie usée de la paroi.

L'outil perforant de l'*Hypophorella* lui permet de percer plusieurs membranes superposées (j'ai observé un bryozoïte qui avait percé successivement quatre membranes) ; on prévoit, cependant, un moment où les bryozoïtes, emprisonnés derrière une trop grande épaisseur de lames, sont destinés à périr. En effet, la colonie meurt, mais seulement dans ses parties vieilles, car les stolons nouvellement formés se rapprochent de la surface interne du tube en perçant pour leur propre compte les membranes qui les recouvrent. Comment l'extrémité végétative d'un stolon arrive-t-elle à percer la même

membrane que le bryozoïte n'a pu perforer qu'à l'aide de sa râpe ? Je ne l'explique pas ; je signale le fait pour l'avoir vu se passer sous mes yeux. J'ai vu les extrémités des stolons passer au travers de la membrane qui les recouvrait, chez une colonie que j'ai conservée longtemps en très bon état.

Il est évident que les échanges osmotiques entre la colonie et l'eau ambiante sont beaucoup plus actifs du côté interne du tube tapissé par des membranes récentes que du côté externe où se trouve une épaisseur considérable de vieilles membranes parcheminées. Si donc l'on admet, ce qui semble naturel, que les extrémités végétatives des stolons ont une tendance à se rapprocher du milieu respirable, on ne sera pas surpris de les voir se diriger vers l'intérieur.

J'avais d'abord pensé que les jeunes pousses des stolons devaient s'insinuer au travers des orifices percés par les bryozoïtes, après que ceux-ci avaient disparu ; je pense même que cela doit parfois se produire, mais je n'ai jamais constaté le fait ; les stolons que j'ai vus se faire jour à travers la membrane qui les recouvrait m'ont paru la percer en un endroit quelconque. Quoi qu'il en soit, grâce à la faculté qu'ont les stolons de traverser les minces lamelles du tube, la colonie abandonne peu à peu ses vieilles chambres (fig. 5 du texte) et se maintient près de la surface interne, ce qui permet aux bryozoïtes d'user avec avantage de leur ingénieux outil.

Une remarque se présente d'elle-même à la suite de la description de l'appareil perforant de l'*Hypophorella* : si le bryozoïte est une association du polypide et du cystide, la râpe appartient au cystide, mais ne travaille que pour les besoins du polypide et sous ses ordres. C'est le cystide qui tient l'outil et c'est le polypide qui le fait manœuvrer ; ce qui est au moins bien singulier.

Reproduction. — L'*Hypophorella* présente, au point de vue de sa reproduction, un intérêt au moins aussi grand qu'au point de vue de ses particularités anatomiques et biologiques. Cette espèce est hermaphrodite ; les œufs et les spermatozoïdes arrivent en même

temps à maturité dans un même bryozoïte. Les œufs, détachés de l'ovaire, flottent dans la cavité générale (fig. 27, *o*), au milieu de nombreux spermatozoïdes, et présentent alors les caractères signalés plus haut chez l'*Alcyonidium albidum* et la *Membranipora pilosa*.

Lorsque j'ai abordé l'étude de la reproduction de l'*Hypophorella*, j'avais déjà fait mes observations sur l'*Alcyonidium albidum* et la *Membranipora pilosa*. Frappé de l'analogie présentée par ces trois espèces au point de vue des conditions dans lesquelles leurs œufs arrivent à maturité, il me semblait certain que les œufs de l'*Hypophorella* devaient être évacués au dehors, comme ceux des deux espèces précédemment étudiées, et je ne pouvais me défendre d'un doute à l'égard des observations relatées par Ehlers (8), qui présente comme normal le développement des œufs de l'*Hypophorella* à l'intérieur d'un bryozoïte dont le polypide est résorbé. Ehlers a vu et figuré des œufs en voie de développement dans ces conditions ; ce n'est donc pas du fait lui-même que je doutais, mais bien de sa généralité. Les observations du savant allemand me paraissaient se rapporter à un cas exceptionnel, peut-être pathologique. Mes doutes étaient bien fondés, car je n'ai pas tardé à observer la ponte de l'*Hypophorella*, comme j'avais observé celles de l'*Alcyonidium albidum* et de la *Membranipora pilosa*.

De même que chez ces deux dernières espèces, les bryozoïtes de l'*Hypophorella* s'épanouissent avec persistance lorsque le moment de la ponte est venu. Les œufs, libres dans la cavité générale, se réunissent dans le goulot du bryozoïte, et l'un d'eux vient se presser en dessous du plancher du lophophore, tout près du ganglion nerveux ; puis cet œuf apparaît brusquement au dehors et est lancé dans l'eau ambiante.

L'*Hypophorella* ne possède pas d'organe intertentaculaire. Quelle est donc la voie par laquelle l'œuf est évacué ? Un peu d'attention suffit pour découvrir un pore situé sur le plancher du lophophore, entre le ganglion nerveux et la base des tentacules (fig. 75, *pg*), pore limité par un épaississement peut-être musculaire, plus probable-

ment simplement élastique. L'œuf vient se présenter au-dessous de cet orifice et, sous l'influence d'une pression intérieure déterminée, sans doute, par les muscles pariétaux, se fait jour au dehors, grâce à sa grande plasticité (fig. 76, o). Il s'écoule par l'orifice, sans que les lèvres de celui-ci paraissent s'écarter beaucoup, et prend, en sortant, la forme d'une poire. La sortie de l'œuf se produit avec une grande rapidité, et le phénomène se termine par la projection de l'œuf, soit que celui-ci obéisse à l'impulsion intérieure qui a déterminé son évacuation, soit qu'il subisse une poussée en avant par le fait de la constriction des bords du pore génital. Tels sont les faits que chacun peut observer sans difficulté, à la seule condition d'avoir à sa disposition une colonie d'*Hypophorella* en reproduction.

Ehlers ayant vu, à plusieurs reprises, quelques œufs mûrs de l'*Hypophorella* évacués au dehors (p. 66, 8), s'est préoccupé de découvrir leur orifice de sortie et n'a pas réussi à le mettre en évidence. Afin de provoquer de nouvelles recherches, l'auteur cite une observation d'après laquelle un orifice pourrait exister au point où le rectum s'attache à la gaine tentaculaire ; nous venons de voir que le pore génital est, en réalité, situé à une toute autre place.

Il n'est pas douteux que si Ehlers avait eu à sa disposition un matériel d'étude plus favorable que les colonies d'*Hypophorella* vivant dans l'épaisseur des tubes de Térébelles, il n'eût observé la ponte de l'intéressant Bryozoaire qu'il a découvert, et, dès lors, il eût considéré comme anormal le cas où les œufs se développent dans l'intérieur d'un bryozoïte dont le polypide est résorbé, au lieu de présenter ce cas comme normal.

Sans doute, il peut arriver accidentellement que le polypide d'un bryozoïte sexué entre en dégénérescence avant d'avoir pondu les œufs, et ceux-ci pourront alors commencer à évoluer ; mais c'est là une exception, un accident, et il est bien probable que les embryons nés dans ces conditions anormales n'arriveront pas à bon port. D'ailleurs, comment sortiraient-ils de la cavité où ils sont enfermés ? Car l'orifice de la zoécie n'est pas béant après que le polypide a

dégénéré ; il est, au contraire, parfaitement clos. Au surplus, il est inutile de discuter davantage le cas anormal présenté par Ehlers, puisque nous savons maintenant que l'œuf de l'*Hypophorella* est évacué dans le milieu extérieur pour s'y développer librement.

Le développement sera étudié plus loin, page 607.

REMARQUES SUR L'ORGANE INTERTENTACULAIRE.

Il est utile d'insister quelque peu sur l'organe intertentaculaire, afin d'en préciser la nature et les fonctions.

Cet organe a été très bien observé par Hincks, qui en a indiqué les rapports exacts (14, p. LXXXIX).

Ehlers ne croit pas à l'existence de l'organe intertentaculaire et pense que ce n'est autre chose qu'un infusoire parasite (8, p. 67) ; à quoi Hincks répond (14, p. xc) que si Ehlers révoque en doute ses observations, ce doit être parce qu'il s'est dispensé de lire son mémoire.

Les observations de Hincks sont si précises, en effet, que, malgré l'absence de figures, il n'est pas possible de supposer qu'il se soit mépris. Bien avant que j'aie publié mes observations, il était donc démontré, par Farre et par Hincks, que certains Bryozoaires possédaient un organe situé entre les tentacules faisant communiquer la cavité de l'animal avec l'extérieur. Restait à trouver sa fonction.

Hincks a vu cet organe évacuer des spermatozoïdes. « A un autre moment, dit le savant anglais, j'ai vu, à plusieurs reprises, une masse de matières excrémentitielles entrer, par-dessous, dans l'organe ; ces matières étaient peu à peu entraînées vers le haut par les cils et, à la fin, rejetées comme une boule par l'orifice terminal. Cela, je l'avoue, ne m'a pas peu surpris, car, dans quelques cas où l'organe était présent, j'ai vu les matières fécales sortir par leur chemin ordinaire, l'orifice anal. » Les matières excrémentitielles dont parle Hincks n'étaient très probablement rien autre chose que des œufs. Il n'est pas étonnant que le savant anglais, n'ayant pas suivi

l'évolution de petits corps informes rejetés par l'organe intertentaculaire, à l'époque de la reproduction, n'ait pas reconnu en eux les œufs mêmes du Bryozoaire. Hincks ajoute : « J'étais, à un moment, enclin à regarder ce curieux appendice comme indiquant une différence de sexe ; mais, comme j'ai rencontré cet organe dans une zoécie renfermant des œufs (*Membranipora membranacea*), je le considère maintenant comme un organe excréteur qui sert, à l'époque de la reproduction, de conduit par lequel les spermatozoïdes s'échappent de la cellule dans l'eau ambiante (*nephridium* de Ray Lankester, 14, p. xc). » Tels étaient les renseignements les plus précis que nous possédions sur l'organe intertentaculaire ; ils n'étaient pas suffisants.

D'après Hincks lui-même, cet organe « n'existe pas chez tous les polypides d'une même colonie, et il est souvent absent ; dans quelques cas, il se rencontre en très grande abondance » (14, p. LXXXIX). Comment expliquer cette irrégularité dans la présence d'un organe qui, s'il est réellement chargé d'une fonction excrétrice, est d'une importance majeure pour l'organisme ? Les faits exposés plus haut dans le cours du présent mémoire nous donnent la réponse.

L'organe intertentaculaire n'est pas un rein ; c'est, avant tout, un conduit génital, et ce conduit ne se développe que chez les bryozoïtes sexués de certaines espèces. Il n'est donc pas étonnant qu'il soit tantôt présent, tantôt absent chez les bryozoïtes d'une même espèce. Farre avait bien observé quand il l'a découvert chez la *Membranipora pilosa* ; mais M. Freese n'avait pas moins bien observé quand il ne l'a pas retrouvé chez cette même espèce. Le désaccord entre les deux observateurs s'explique par le fait que le premier a observé des colonies en reproduction, tandis que le second n'a dû examiner que des colonies non encore pourvues d'organes génitaux.

Dans les trois espèces que j'ai moi-même observées, l'organe intertentaculaire joue le rôle d'un oviducte, et si, chez ces trois espèces, cet organe expulse également des spermatozoïdes (ce que je n'ai

jamais vu, mais ce qui ne paraît pas impossible), ce n'est que pour débarrasser la cavité générale des spermatozoïdes non utilisés pour la fécondation, à la fin de période de reproduction. Accessoirement, le conduit génital remplit les fonctions d'un canal excréteur (le fait est constaté d'une façon certaine pour l'*Alcyonidium duplex*) en rejetant au dehors les débris du corps brun. Chez aucune des espèces observées, la fonction excrétrice ne se localise dans les tissus du conduit génital, dont le rôle est uniquement mécanique.

Doit-on faire rentrer le conduit génital des Gymnolèmes dans la catégorie des néphridies ? Je ne le pense pas. Le seul caractère de néphridie que présente ce conduit génital consiste en ce qu'il fait communiquer la cavité générale avec l'extérieur ; mais ce caractère, le simple pore génital de l'*Hypophorella* le présente également, sans que pour cela ce pore puisse être considéré comme un néphridium. Il n'existe, chez les Gymnolèmes, ni tube néphridien faisant saillie dans la cavité générale, ni entonnoir cilié interne. Tout au contraire, le tube génital, qui constitue ce que l'on a appelé l'*organe intertentaculaire*, est entièrement externe et porte un entonnoir cilié à son extrémité distale. Le conduit génital des Gymnolèmes ne présente, d'ailleurs, aucun rapport avec les néphridies des Endoproctes.

Chez les Phylactolèmes, il existe, d'après Cori (6), en arrière du ganglion nerveux, une paire de conduits ciliés terminés, dans la cavité générale, par un entonnoir vibratile et débouchant à l'extérieur par un orifice commun. Cet appareil, sur les fonctions duquel on n'est pas bien fixé, Cori le compare très justement aux néphridies du *Phoronis* et le range dans la catégorie des *métanéphridiums* de Hatscheck. Comparant ce métanéphridium au conduit génital des Gymnolèmes, nous devons nous borner à constater que ce dernier occupe la même place que l'orifice commun des deux tubes néphridiens de la *Cristatella*.

En somme, l'organe intertentaculaire des Gymnolèmes est un conduit génital n'existant que chez les bryozoïtes sexués, ne possé-

dant jamais la structure d'une néphridie, mais occupant la même place que l'orifice des métanéphridiums des Phylactolèmes et servant, accessoirement, à évacuer les débris des polypides dégénérés.

EMBRYOGÉNIE DE LA FORME LARVAIRE CYPHONAUTES.

J'exposerai simultanément le développement des trois espèces : *Membranipora pilosa*, *Alcyonidium albidum*, *Hypophorella expansa*, dont les œufs, évoluant librement dans le milieu extérieur, donnent naissance à un même type larvaire qui, on le verra par la suite, est le type *Cyphonautes*.

Je ne peux présenter ici l'histoire absolument complète du développement de l'œuf jusqu'à la forme larvaire définitive ; il reste quelques lacunes à combler. Peut-être aurai-je, plus tard, l'occasion de compléter moi-même les observations qu'il m'a été possible de faire jusqu'ici ; peut-être un autre observateur essaiera-t-il de le faire ?

Il n'est pas difficile d'obtenir la ponte des Bryozoaires dont nous nous occupons en ce moment : placer des colonies en reproduction dans des récipients appropriés et attendre patiemment l'évacuation des œufs, c'est là tout le secret. Je préviens, toutefois, ceux qui désireraient étudier le développement libre des Bryozoaires que les œufs pondus sont extrêmement petits ; le vitellus de l'œuf de la *Membranipora pilosa*, qui est le plus volumineux, ne mesure que 79 millièmes de millimètre ; c'est dire que ces œufs ne sont visibles à l'œil nu que pour de très bons yeux ; l'examen à la loupe ne suffit même pas, dans les débuts, pour bien s'assurer que l'on a affaire à des œufs et non à des impuretés de l'eau, et il est nécessaire d'avoir recours au microscope.

Toutes les observations que je rapporte plus loin sur le développement de ces œufs ont été faites sur le vivant. L'emploi des réactifs m'aurait, sans doute, rendu des services si j'avais pris le parti de sacrifier un grand nombre d'embryons, ce que je n'ai pas voulu

faire, pour ne pas diminuer les chances que j'avais de voir quelques-uns de mes élèves parvenir à la forme larvaire définitive.

Oeuf. — Il présente les mêmes caractères chez les trois espèces considérées. Quand il se détache de l'ovaire et tombe dans la cavité générale, il prend une forme irrégulière et son vitellus est soumis à des mouvements amœboïdes lents. Son enveloppe consiste en une membrane vitelline très mince, intimement appliquée contre le vitellus avant la fécondation et la ponte. L'existence de cette membrane est révélée seulement par un double contour autour du vitellus des œufs encore renfermés dans la cavité générale (fig. 77).

Modification de l'œuf après la ponte. — Dès que l'œuf est pondu, la membrane vitelline se sépare du vitellus qui, lui, continue ses mouvements amœboïdes et se condense. La membrane ne se sépare pas du vitellus simultanément sur toute la surface de l'œuf; elle se soulève d'abord par places et se gonfle en formant comme de petites vésicules de différentes grosseurs. La séparation de la membrane vitelline commence fréquemment pendant le passage de l'œuf dans le conduit génital. Dans ce cas, ne pouvant se gonfler à son aise, elle est toute plissée au moment où l'œuf est évacué (fig. 78, 57). Ce plissement ne se produit pas chez l'*Hypophorella*, qui ne possède pas de conduit génital et qui évacue ses œufs par un simple pore. L'œuf est, ici, brusquement chassé au dehors; la membrane vitelline, se gonflant au contact de l'eau, se soulève sans être gênée et forme, avant de se séparer complètement du vitellus, de véritables bulles, comme l'indique la figure 67.

Dans tous les cas, peu de temps après la ponte, la membrane vitelline, complètement séparée du vitellus, forme une enveloppe ovoïde autour du vitellus condensé en une sphère occupant le centre géométrique de l'œuf (fig. 45 *bis*); l'espace compris entre le vitellus et son enveloppe¹ est rempli d'un liquide clair incolore.

¹ Dans une note préliminaire où je signalais, en 1889, la ponte de l'*Alcyonidium albidum* (22), j'ai improprement employé le mot *coque* pour désigner l'enveloppe

Dans quelques œufs, principalement dans ceux de la *Membranipora pilosa*, on distingue, entre le vitellus et l'enveloppe, des radiations d'une extrême finesse, qui paraissent comme des prolongements protoplasmiques du vitellus (fig. 79).

Quelques instants après que le vitellus s'est concentré au centre de l'œuf, on assiste à l'expulsion de deux globules polaires (fig. 79).

Il y a autofécondation chez les trois espèces, Alcyonidium albidum, Membranipora pilosa, Hypophorella expansa. Les raisons qui légitiment cette conclusion sont les suivantes : 1° les œufs d'un bryozoïte ne sont jamais évacués avant que les spermatozoïdes soient libres dans la cavité générale ; 2° je n'ai jamais vu de spermatozoïdes expulsés pendant la période de la ponte ; 3° je n'ai jamais observé un seul spermatozoïde autour des œufs venant d'être pondus ; ces œufs se sont cependant développés, ils étaient donc fécondés ; 4° la membrane vitelline se sépare du vitellus immédiatement après la ponte et souvent même pendant le passage de l'œuf dans l'organe intertentaculaire ; cette membrane, ne présentant aucun micropyle, empêche l'entrée des spermatozoïdes. De tout cela, on doit conclure que l'œuf, au moment où il est pondu, est déjà fécondé, c'est-à-dire qu'il existe, chez nos trois espèces, une véritable autofécondation.

Segmentation. — Elle est égale (fig. 80) et régulière jusqu'au stade de seize blastomères (fig. 81). Au stade 16, l'embryon est allongé et symétrique autour d'un axe perpendiculaire au plan de segmentation primitif. A partir de ce stade, il perd sa symétrie par rapport à un axe et acquiert une symétrie bilatérale.

Formation de l'endoderme. — Dès le stade 32, on constate que l'embryon s'est aplati suivant un plan perpendiculaire au plan de l'œuf ; les observations ultérieures m'ont montré que l'enveloppe de l'œuf n'est rien autre chose que la membrane vitelline séparée du vitellus.

segmentation primitif et l'on observe une différenciation dans les cellules. Quatre d'entre elles se distinguent par leur plus grande richesse en granulations vitellines ; elles sont situées au centre de la face aplatie (fig. 58 et 82, *en*). A ce stade, la cavité de segmentation est très évidente chez l'*Alcyonidium albidum* (fig. 59), mais, chez les deux autres espèces, elle est beaucoup plus réduite.

Les quatre cellules centrales de la face aplatie sont les initiales de l'endoderme ; elles ne tardent pas à être enveloppées par les autres blastomères qui continuent à se diviser. Les initiales endodermiques deviennent donc internes (fig. 61, 84, *en*) et l'embryon possède alors les deux feuilletts primitifs (ectoderme et endoderme) dans leurs rapports habituels ; il est au stade de gastrula, mais de gastrula dépourvue de cavité archentérique (*Sterrogastrula* de Lang). La cavité de segmentation n'est elle-même représentée que par l'espace virtuel séparant l'ectoderme de l'endoderme. Le blastopore existe au point où se sont enfoncées les quatre cellules endodermiques.

Nous connaissons les premiers stades du développement de quelques Ectoproctes par les travaux de MM. Barrois (3), Repiachoff (24) et Vigelius (27), et bien que ces trois auteurs, qui, d'ailleurs, ont étudié des espèces différentes, ne donnent pas de ces stades des descriptions parfaitement identiques, il me paraît certain que, jusqu'à la pénétration à l'intérieur des quatre sphères endoblastiques (inclusivement), les phénomènes sont essentiellement les mêmes que chez nos trois espèces.

Vigelius n'a pas constaté que, chez la *Bugula*, les quatre sphères endoblastiques soient différentes des autres, avant leur pénétration dans le blastocœle ; au contraire, Repiachoff et Barrois les distinguent dès le stade 32. Ce sont là des divergences peu importantes.

Chez la *Membranipora pilosa* et l'*Hypophorella*, les quatre cellules endoblastiques sont enveloppées par l'ectoblaste avant qu'elles ne se divisent de nouveau. Chez l'*Alcyonidium albidum*, j'ai vu ces cellules se diviser en deux avant leur enveloppement par l'ectoblaste (fig. 60),

et Repiachoff a constaté le même fait chez la *Tendra zostericola*. Cette division plus précoce des sphères endoblastiques ne change, d'ailleurs, rien à la façon d'être de la gastrula.

Fermeture du blastopore. — Le stade gastrula est de courte durée, les cellules qui bordent le blastopore ne tardent pas à se souder et celui-ci disparaît.

Apparition du mésoderme. — Ce doit être peu de temps après la fermeture du blastopore qu'apparaissent les initiales mésodermiques. Je dis : ce doit être, car, malgré tout mon désir d'observer ce point spécial de l'embryogénie, il ne m'a pas été possible de m'assurer de l'origine exacte du mésoblaste. J'ai représenté (fig. 62) le plus jeune embryon d'*Alcyonidium albidum* chez lequel j'ai pu voir le mésoblaste ; mais, à ce moment, les cellules initiales mésoblastiques étaient déjà formées et je n'ai, par conséquent, pu observer d'où elles tiraient leur origine. Ces cellules étaient, à ce stade, au nombre de deux, une de chaque côté du plan de symétrie, et situées vers l'extrémité de l'embryon destinée à devenir l'extrémité antérieure.

Stade avec invagination orale et masse endodermique excentrique. — Dans l'exposé des modifications que subit l'embryon pour parvenir à ce stade, je considérerai séparément chacune des trois espèces.

1° *Alcyonidium albidum.* — L'embryon (fig. 62) présente, après la fermeture du blastopore, une forme conique qui s'accusera encore davantage dans la suite du développement. La base du cône est formée par la face qui contenait primitivement le blastopore : c'est la face orale. Au sommet du cône, on distingue un épaissement de l'ectoderme, *ab*, légèrement incliné vers une extrémité (extrémité antérieure) ; cet épaissement ectodermique est l'ébauche de l'organe aboral. Les cellules endodermiques, encore peu nombreuses, forment une masse pleine, de forme arrondie, *en* ; enfin, le méso-

derme est représenté par les deux cellules dont il a été question plus haut. Les modifications qui surviennent sont les suivantes :

a) La face orale se déprime en formant une invagination conique (fig. 63, *v*), qui devient de plus en plus profonde et arrive presque à toucher la face interne de l'organe aboral. Cette invagination refoule la masse endodermique tout entière vers l'extrémité postérieure de l'embryon.

En même temps, des cils vibratiles apparaissent sur les cellules qui bordent la face orale et forment un bourrelet tout autour d'elle ; c'est ainsi qu'apparaît une bande ciliée dans laquelle on reconnaît déjà la couronne locomotrice des larves d'Ectoproctes.

b) La dépression orale devient de plus en plus profonde, pendant que la région aborale devient de plus en plus conique (fig. 64). Les cils de la couronne ciliée augmentent en nombre, deviennent plus actifs, et des cils rigides se montrent sur l'organe aboral. Les cellules de la masse endodermique, qui se sont un peu multipliées pendant que l'embryon subissait les modifications ci-dessus, se disposent autour d'un axe et forment une masse pleine, allongée, oblique, dont une extrémité vient s'appuyer contre le fond de l'invagination orale ; cette masse endodermique, définitivement rejetée à l'arrière de la larve, occupe d'ores et déjà la position du futur estomac. Parvenu à ce stade, l'embryon s'échappe de son enveloppe ; l'éclosion a lieu par simple rupture de l'enveloppe.

La jeune larve d'*Alcyonidium albidum* possède donc, au moment où elle acquiert sa liberté, deux des organes que nous sommes habitués à rencontrer chez les larves de Bryozoaires, savoir : la couronne ciliée et l'organe aboral, un organe locomoteur et un organe sensitif ; elle n'a pas encore de tube digestif, mais ne va pas tarder à en acquérir un. Avant de suivre les modifications subséquentes de l'embryon, voyons comment les choses se passent chez nos deux autres espèces.

2° *Membranipora pilosa*. — Après la fermeture du blastopore, la face orale s'élargit, comme chez l'*Alcyonidium albidum* ; l'élargissement

de cette face est toutefois bien plus considérable et, de plus, tandis que, chez l'*Alcyonidium albidum*, cet élargissement est immédiatement suivi d'un enfoncement, chez la *Membranipora pilosa*, la face orale reste, pendant quelque temps, franchement convexe (fig. 85). Le pôle aboral de l'embryon présente, d'ailleurs, comme chez l'espèce précédente, un épaissement ectodermique destiné à former l'organe aboral.

Pendant la face orale s'élargit toujours et se déprime définitivement. Alors commence une série de modifications singulières qui, au premier abord, m'avaient paru anormales, mais que je suis bien obligé d'admettre pour normales, car je les ai observées toutes les fois que j'ai pu suivre de près cette période du développement. La face orale allant toujours s'élargissant et s'enfonçant, l'embryon augmente de volume et prend la forme d'un cône creux à sommet fortement tronqué, cône, d'ailleurs, très irrégulier dans ses contours. Les bords de la face orale arrivent bientôt à toucher l'enveloppe de l'œuf avec laquelle ils contractent adhérence, pendant que le sommet aboral vient s'appliquer et adhérer également à l'enveloppe. Cela fait, et tandis que l'embryon régularise ses contours, tout en se comprimant transversalement, l'enveloppe de l'œuf disparaît sur toute la surface correspondant à la face orale ainsi qu'au sommet aboral (fig. 86). La masse endodermique se trouve, à ce moment, complètement rejetée vers l'arrière par l'invagination orale.

Dès que l'enveloppe de l'œuf a disparu au sommet et à la base de l'embryon, on voit apparaître des cils vibratiles sur les bords de la face orale *co*, pendant que des cils rigides se montrent sur l'épaississement aboral *ab*. Ainsi muni de sa couronne locomotrice et de son organe aboral, l'embryon est mobile dans le milieu extérieur ; il a conquis sa liberté sans sortir de son enveloppe, en se soudant avec elle et il traîne quelque temps les restes de cette enveloppe sur ses parois latérales (fig. 86, *k*). Au point de vue de son organisation, il ne diffère pas de l'embryon d'*Alcyonidium albidum* qui vient de s'échapper de son enveloppe. Comme lui, il possède un organe loco-

moteur (couronne ciliée), un organe tactile (organe aboral) et une dépression orale (*v*) dont le fond s'applique contre une masse endodermique située dans la partie postérieure de la larve.

3° *Hypophorella expansa*. — Les phénomènes sont, ici, essentiellement les mêmes que chez l'*Aleyonidium albidum*, quoique la forme de l'embryon, au moment où il devient libre, soit assez différente.

La figure 69 représente un embryon d'*Hypophorella* dont le blastopore est définitivement fermé et qui présente, sur sa face aborale, l'ébauche de l'organe tactile *ab*. La face orale de cet embryon, au lieu d'être plane, est fortement bombée. Nous avons déjà observé ce fait chez la *Membranipora pilosa* (fig. 85) ; mais, tandis que, chez cette dernière espèce, le bombement de la face orale est de courte durée, il persiste plus longtemps chez l'*Hypophorella*. Cela n'empêche pas l'invagination orale de se produire ; seulement cette invagination, au lieu de prendre la forme d'une grande dépression conique, est à peu près tubulaire ; d'ailleurs, la masse endodermique se trouve rejetée vers l'arrière, tout comme chez les deux autres espèces.

La figure 70 représente un embryon qui vient d'éclorre ; on voit qu'il est muni d'un organe aboral, d'une couronne ciliée et que le sommet de son invagination orale s'applique contre la masse endodermique.

En somme, au moment où ils deviennent libres, les embryons des trois espèces considérées présentent, comme l'on peut s'en convaincre par l'examen des figures 87, 64 et 70, une organisation identique, qui a été acquise par les mêmes processus de développement. Les seules particularités à signaler sont des différences de forme extérieure ainsi que la singulière manière dont l'embryon de *Membranipora pilosa* acquiert sa liberté en se soudant à la membrane qui l'enveloppe.

Tant que l'embryon est renfermé dans l'enveloppe de l'œuf, les cellules mésodermiques, toujours confinées à l'extrémité antérieure de l'œuf (fig. 63), conservent leur caractère embryonnaire. Après

que la jeune larve est devenue libre, ces cellules se multiplient et certaines d'entre elles se rangent sur le devant du vestibule en formant une file qui va de l'organe aboral à l'extrémité antérieure de la face orale (fig. 88), exactement à la place qu'occupera plus tard un faisceau de fibres musculaires, et il ne me paraît pas douteux que ces cellules ne concourent à former ces fibres.

Formation du mésentéron. — L'intestin moyen de la larve est formé par la masse endodermique qui se creuse d'une cavité pendant que ses cellules se multiplient. Peu de temps après que la cavité du mésentéron est apparue, elle se met en communication avec le fond de l'invagination orale (fig. 88). L'embryon possède alors un mésentéron en cul-de-sac s'ouvrant dans une vaste invagination ectodermique, le vestibule, qui, d'après ses rapports avec le mésentéron et d'après son mode de formation, a la valeur d'un stomodæum. A ce stade caractérisé par le mésentéron en cul-de-sac, la jeune larve subit un aplatissement transversal qui est surtout très marqué chez la *Membranipora pilosa* et l'*Alcyonidium albidum*.

Formation de l'intestin postérieur. — Chez nos trois espèces, le proctodæum se forme par une invagination ectodermique de la partie postérieure de la face orale (fig. 89), invagination dont le fond, après avoir contracté adhérence avec l'extrémité postérieure du mésentéron, entre en communication avec la cavité de ce dernier par résorption de la paroi commune.

Pendant que la portion postérieure du tube digestif se constitue de la sorte, des cils vibratiles apparaissent dans le fond du vestibule et les mouvements de déglutition commencent.

Modifications postérieures à l'achèvement du tube digestif. — Chez les trois espèces considérées, lorsque le tube digestif s'est complété comme il vient d'être dit, la couronne ciliée et le vestibule se modifient pour arriver à leur état définitif. On voit d'abord apparaître,

un peu en dessous de la couronne ciliée, deux proéminences symétriques par rapport au plan sagittal (fig. 65, j^1), situées dans la moitié postérieure de la face orale. Bientôt après, deux autres proéminences semblables se montrent, dans la moitié antérieure, sur le bord antérieur de l'orifice vestibulaire (fig. 66, 73, 74, 90, j^2). Ces quatre mamelons, sur lesquels ne tardent pas à apparaître des cils, divisent la face orale en trois régions : l'une antérieure prévestibulaire, l'autre moyenne, la troisième postérieure ou anale. On voit, après cela, se développer, sur les parois du vestibule et à partir des mamelons postérieurs j^1 , un épaissement ectodermique formant, de chaque côté, un bourrelet qui remonte dans l'intérieur du vestibule (fig. 66, 73, 90, av). Les deux bourrelets ne tardent pas à se rejoindre au devant du rectum, et leur ensemble forme, au dedans du vestibule, un arceau divisant l'espace vestibulaire en deux chambres, l'une antérieure ou buccale, va , l'autre postérieure ou anale, vp ; l'entrée de la première correspond exactement à la portion de la face orale comprise entre les quatre mamelons qui sont apparus avant la formation de l'arceau vestibulaire, av . Celui-ci se couvre de cils vibratiles et, bientôt après, ceux de la partie moyenne de la couronne s'atrophient, sans cependant disparaître complètement.

Il résulte de ces changements que la bande ciliée, qui était primitivement continue tout autour de la face orale, se divise en deux parties : l'une antérieure située tout entière au devant de l'entrée du vestibule, l'autre postérieure qui, réunie à l'arceau vestibulaire de nouvelle formation, entoure l'anus (fig. 66, 74, 90).

Parvenues à ce point de leur évolution, les larves de nos trois Bryozoaires sont parfaitement caractérisées ; ce sont trois jeunes Cyphonantes. Quelques explications sont toutefois nécessaires au sujet de la larve de l'*Hypophorella*, dont la forme est un peu différente de celle des deux autres Cyphonantes (comparez les figures 66, 73 et 90).

Chez l'*Hypophorella*, pendant que le mésentéron se met en communication avec le fond du stomodæum, la face orale s'élargit, tout

en restant bombée dans sa région moyenne, et la larve prend la forme d'un chapeau à bords retroussés (fig. 71) dont la bande ciliée représenterait la bordure. L'invagination orale s'agrandit et, lorsque le tube digestif est complet, elle acquiert, par rapport aux autres dimensions de la larve, un volume presque aussi grand que chez les deux autres espèces (fig. 72, 73). La portion postérieure de la face orale ne participe cependant pas, ici, à l'invagination vestibulaire. L'arceau cilié se forme, comme il a été dit plus haut, après l'apparition des quatre mamelons de la face orale; mais, au lieu de remonter dans le vestibule, il affleure la surface retroussée de la face orale (fig. 73). Il n'y a donc pas, à proprement parler, de chambre anale du vestibule; cette partie est simplement représentée par l'espace compris entre la partie postérieure de la couronne, d'une part, et l'arceau vestibulaire, d'autre part. Ces différences n'influent, d'ailleurs, en rien sur le plan d'organisation de la larve, qui reste identique, chez l'*Hypophorella*, à ce qu'il est chez l'*Alcyonidium albidum* et la *Membranipora pilosa*.

Lorsque les larves sont arrivées au stade où nous venons de les conduire, leur évolution devient beaucoup plus lente et elles réclament, pour continuer à se développer, la vraie vie pélagique dont les conditions ne peuvent être réalisées en aquarium. Aussi, ne m'a-t-il pas été possible de voir leurs modifications ultérieures, du moins en ce qui concerne l'*Alcyonidium albidum* et l'*Hypophorella expansa*. Quant à la larve de *Membranipora pilosa*, j'ai cherché, dans des pêches pélagiques faites à différentes époques, les matériaux nécessaires pour compléter l'histoire de son développement, mais je n'ai pu encore me procurer tous les stades que je désirais observer pour compléter cette étude.

Si l'on compare le jeune *Cyphonautes* représenté sur la figure 90 avec un *Cyphonautes* complètement développé (fig. 92), on voit qu'il manque au premier deux organes: l'organe adhésif, *ad*, ou sac interne et l'organe piriforme, *pi*. J'ai pu voir l'origine du premier de ces organes sur des larves élevées en captivité. Il se forme par une

invagination ectodermique située en avant et tout près de l'anus (fig. 90, *ad*) ; on comprend comment cette invagination, allant en grandissant pendant que ses parois s'épaississent, arrive à former le volumineux sac interne du Cyphonautes complètement développé. Il n'est pas rare de recueillir, à la pêche pélagique, de jeunes Cyphonautes montrant l'invagination naissante de l'organe adhésif ; dans mon étude sur la métamorphose de la larve de *Flustrella*, j'en ai représenté un (pl. XXIV, fig. 23) chez lequel l'invagination de l'organe adhésif est déjà plus volumineuse que chez celui de la figure 90.

Chez un jeune Cyphonautes dont l'organe adhésif commence à peine à se former (fig. 90), l'organe piriforme n'existe pas encore ; cet organe n'existe pas, mais sa place est nettement indiquée par une dépression antérieure de la face orale, *ip*. Chez le Cyphonautes représenté dans mon mémoire sur la larve de *Flustrella*, l'organe piriforme était déjà trop avancé pour qu'on pût se rendre compte de son mode de développement, et je n'ai pas encore rencontré le stade précis qui doit montrer l'origine réelle de l'organe piriforme et permettre de dire si cet organe est tout entier d'origine ectodermique ou bien si le mésoderme prend part à sa formation concurremment avec l'ectoderme.

Je n'ai pas réussi à suivre le développement des larves d'*Alcyonidium albidum* et d'*Hypophorella* jusqu'à la formation de l'organe piriforme et du sac interne, mais est-il possible d'admettre que ces deux organes ne se développent pas, chez ces deux espèces, dans les mêmes conditions que chez la *Membranipora* ? Je ne le pense pas. En comparant les larves des trois espèces au stade qu'elles peuvent atteindre en captivité, nous voyons que leur organisation est identique, et comme nous savons que, pour acquérir cette organisation, elles ont suivi des processus identiques, nous sommes légitimement autorisés à penser que les organes qui leur manquent se développeront, chez toutes trois, aux mêmes places et de la même manière.

Les valves chitineuses qui protègent le corps du Cyphonautes ne

sont rien autre chose qu'une sécrétion cuticulaire de l'ectoderme ; elles ne commencent à se former, chez la *Membranipora pilosa*, qu'après l'achèvement du tube digestif. Chez l'*Alcyonidium albidum*, le revêtement cuticulaire, qui, selon toute probabilité, formera plus tard des valves semblables à celles du *Cyphonautes compressus*, est bien visible au stade représenté sur la figure 66. Au stade où les larves de la *Membranipora pilosa* et d'*Alcyonidium albidum* se revêtent de leur cuticule protectrice, la larve d'*Hypophorella* présente, sur son ectoderme aboral, de longs cils tactiles (fig. 73) dont la présence semble, au premier abord, incompatible avec la formation ultérieure d'un revêtement chitineux. Cependant Ehlers (8, p. 74) dit qu'il a rencontré, dans les tubes de Térébelle habités par les colonies d'*Hypophorella*, une formation en forme de coquille de Lamellibranche, d'où sortait le premier segment d'une colonie : « Die in solcher weise zweitheilig erscheinende platte Schale bestand aus einer chitinös aussehenden Substanz, welche mit kleinen scharfkantigen Fragmenten, dem Anscheine nach von aussen aufgeklebten Fremdkörpern bedeckt war ; das ganze Gebilde hatte einen Längend und Breiten-durchmesser von etwa 0^m,024. »

Ehlers considère ces formations comme les restes du corps de la larve d'*Hypophorella*. Le dessin qu'il donne à l'appui de son dire n'est pas, il faut bien le reconnaître, parfaitement démonstratif, car ce qui paraît être au savant zoologiste les premiers articles naissants de la colonie n'est guère reconnaissable comme tel et n'est, d'ailleurs, pas en continuité avec le corps de la larve. Ehlers lui-même conserve un doute au sujet de la véritable nature des corps qu'il a figurés à côté du corps de la prétendue larve ; mais il rapporte une autre observation qu'il a eu l'occasion de faire pendant l'impression de son mémoire et après laquelle le doute n'est plus permis. Il a vu, en effet, une jeune colonie encore en relation avec le corps de la larve. Il est toutefois regrettable que le savant allemand n'ait pas pu publier un dessin de cette jeune colonie.

Quoi qu'il en soit, nous devons admettre avec Ehlers que la larve

d'*Hypophorella* est munie de deux valves chitineuses, au moment de sa métamorphose et, par conséquent, que les cils tactiles que j'ai observés chez la jeune larve ne sont que transitoires.

Laissant de côté les différences de peu de valeur qui peuvent exister entre les trois larves parvenues à leur complet développement, il résulte des faits exposés plus haut que les trois espèces, *Membranipora pilosa*, *Alcyonidium albidum* et *Hypophorella expansa*, dont les œufs subissent un développement libre, ont une larve organisée suivant le type Cyphonautes.

Ce premier résultat acquis nous amène à une conclusion plus générale. Il est à remarquer, en effet, que les trois espèces étudiées non seulement ne sont pas des espèces voisines, mais encore appartiennent à des genres différents, qui diffèrent aussi bien par leur habitat et leurs mœurs que par leur organisation.

La *Membranipora pilosa* est un Cheilostome côtier qui, dans la Méditerranée, ne dépasse pas la zone des Posidonies sur lesquelles elle vit. L'*Alcyonidium albidum* est un Cténostome vivant sur les vieilles coquilles par des fonds moyens de 60 mètres. Enfin, l'*Hypophorella expansa*, pour laquelle Ehlers a créé le groupe des *Stolonifera*, est un Cténostome se distinguant de tous les Ectoproctes autant par sa curieuse organisation que par ses mœurs singulières. Ces trois espèces présentent cependant un caractère commun d'une grande importance : toutes trois produisent des œufs qui se développent librement dans le milieu extérieur, et donnent naissance à une même forme larvaire. Je ne crois pas qu'en face de ces trois exemples on puisse reculer devant la généralisation des faits observés, et je n'hésite pas à conclure que *tous les Bryozoaires ectoproctes à développement libre ont une forme larvaire du type Cyphonautes*. Il est fort probable que de nouvelles recherches feront découvrir d'autres exemples de développement libre et j'ai la conviction qu'ils viendront confirmer cette règle.

REMARQUES SUR L'ORGANISATION DU CYPHONAUTES
COMPLÈTEMENT DÉVELOPPÉ.

Voulant comparer le *Cyphonautes compressus* à la larve bivalve de la *Flustrella hispida*, au cours de mon étude sur cette dernière, j'ai été conduit, accessoirement, à présenter alors quelques observations sur l'organisation du Cyphonautes, observations que je peux compléter aujourd'hui sur certains points, et particulièrement en ce qui concerne le système nerveux.

La figure 92 représente une coupe optique d'un Cyphonautes complètement développé sur laquelle j'ai dessiné tous les détails de structure que l'observation par transparence permet d'apercevoir sur le vivant ; cette figure, après ce qui a été exposé du développement, ne peut laisser aucun doute sur l'organisation générale du Cyphonautes prêt à la métamorphose.

Le sac interne ou organe adhésif, que nous avons laissé, dans l'étude du développement, encore au début de sa formation (fig. 90), devient un organe volumineux, à parois épaisses formées de cellules plus hautes que larges qui, au voisinage de l'orifice, sont gonflées par un mucus granuleux bien visible sur le vivant et encore mieux sur les coupes. Il est probable que ce mucus sert à assurer l'adhérence du sac interne évaginé, au moment de la fixation. L'organe adhésif, au cours de son développement, pousse deux prolongements latéraux, deux cornes (fig. 92, 94, *q*), qui se rabattent au-dessus du muscle adducteur des valves, *ma*, et se logent dans les parties latérales de la cavité générale ; ces deux cornes de l'organe adhésif masquent en partie l'estomac, quand on observe la larve de profil.

L'organe piriforme acquiert une grande dimension, comme on peut s'en rendre compte par l'examen de la figure 92. Sa structure est la même que chez la larve de *Flustrella hispida*. Les cellules de sa masse glandulaire présentent les mêmes caractères que chez cette dernière et se laissent également diviser en trois groupes : deux laté-

raux, g^2 , et un médian, g^1 , qui aboutit à la fossette antérieure, fa , (fig. 97, 98). La gouttière ciliée est large et profonde (fig. 92, 97, 98, fc) et se termine, en avant, par un plumet vibratile de longs flagellums, pl . Les mouvements de l'organe piriforme sont plus vifs et plus étendus chez le *Cyphonautes* que chez les autres larves d'Ectoproctes.

Système nerveux. — L'organe aboral est relié à l'organe piriforme par un tractus (fig. 92, mn), qui existe également chez la larve de *Flustrella* et qui, chez celle-ci, est formé de fibres musculaires et de fibres nerveuses. J'écrivais, en 1890 (21) : « Lorsque, après avoir observé un tractus musculo-nerveux chez la larve de *Flustrella*, on retrouve, chez le *Cyphonautes*, un tractus présentant les mêmes connexions, je ne crois pas qu'on puisse refuser à ce dernier les caractères du premier. » Depuis lors, j'ai étudié, à l'aide des coupes, le système nerveux du *Cyphonautes*, et voici les résultats obtenus :

Le tractus qui relie l'organe sensoriel aboral à l'organe piriforme est bien réellement formé de fibres musculaires et nerveuses. Les fibres musculaires présentent, sur les coupes, une striation des plus évidentes ; elles paraissent, après l'action de l'éosine, comme formées d'une série de petits disques alternativement rouges et incolores. La striation musculaire est aussi bien visible sur les larves vivantes.

Au milieu des fibres musculaires du tractus courent des fibrilles très délicates (fig. 98, fn), qui sont les fibres nerveuses. Celles-ci, partant de l'organe aboral, arrivent, avec les fibres musculaires, sur l'arrière de l'organe piriforme, région où, sur une coupe sagittale, on distingue un amas ponctué (fig. 98, na), point de rencontre de deux faisceaux nerveux latéraux qui descendent dans les parois de l'organe piriforme, à droite et à gauche (fig. 97, nl). Ces faisceaux se bifurquent de chaque côté : l'une des branches gagne la partie antérieure de la couronne ciliée ; l'autre se rend à la partie postérieure.

Les fibres nerveuses courent sur l'extrémité proximale des cellules ciliées dans tout le parcours des bandes locomotrices, comme l'in-

dique la figure 95 représentant, en coupe longitudinale, une portion de la bande ciliée postérieure. On distingue, dans le faisceau nerveux représenté sur cette figure, des noyaux, qui appartiennent peut-être à des cellules nerveuses, mais je n'affirme rien à ce sujet.

Chez la larve de *Flustrella*, les fibres nerveuses du tractus pénètrent seules en dessous de la masse glandulaire de l'organe piriforme pour arriver aux cellules du plumet (24, fig. 5). Chez le *Cyphonautes*, un faisceau de fibres, *fmp*, qui me paraissent être le prolongement des fibres musculaires du tractus, suit exactement le même trajet et se termine sur les extrémités proximales des cellules du plumet. Il n'est pas douteux qu'au milieu de ces fibres, *fmp*, il n'y ait également des fibres nerveuses, mais je ne suis pas parvenu à les distinguer.

Le lecteur qui examinera la figure 98 sera probablement tenté de croire que les fibres *fmp* se terminant sur le bouton cilié *cp* sont de nature nerveuse et non musculaire ; mais un dessin ne peut reproduire exactement l'aspect d'une préparation, et, dans le cas actuel, l'examen de la préparation elle-même est indispensable pour se faire une idée exacte des fibres en question. Ces fibres *fmp* ne présentent pas, il est vrai, les striations qui distinguent les muscles dans les autres parties du tractus, mais elles sont, comme les fibres musculaires lisses des autres parties de la larve, fortement colorées par l'éosine ; épaisses, réfringentes sur les coupes transversales, elles ne présentent pas les caractères des fibrilles nerveuses dont la délicatesse est extrême et que l'on n'arrive à bien distinguer qu'en les observant avec la plus grande attention.

Les faisceaux nerveux latéraux qui se distribuent aux bandes ciliées partent, avons-nous dit, d'un point commun situé sur l'arrière de l'organe piriforme ; de ce même point, se détache également une traînée nerveuse (fig. 98, *nx*) qui traverse obliquement la masse glandulaire et dont la connexion distale m'est inconnue.

En étudiant le système nerveux de la larve de *Flustrella*, j'ai cru pouvoir considérer comme nerveuses certaines cellules placées au

devant du tractus musculo-nerveux. Chez le *Cyphonautes*, je n'ai retrouvé rien de pareil. Je n'ai vu, sur le parcours du tractus, ni ganglion ni cellules isolées qui puissent être considérés comme de nature nerveuse.

Le système nerveux du *Cyphonautes* présente, dans sa disposition générale schématisée sur la figure 100, une ressemblance évidente avec celui du *Pillidium*, selon la description de Salensky (31). Chez les deux larves, on retrouve un tractus musculo-nerveux aboutissant à l'organe aboral (*Wimpergrube*, de Salensky) et un anneau nerveux innervant la bande ciliée. Chez le *Pillidium*, il existe un centre ganglionnaire situé au devant de la bouche ; chez le *Cyphonautes*, ce centre, s'il existe, est encore à trouver.

DES RAPPORTS DE L'EMBRYON AVEC LE BRYOZOÏTE, LEUR INFLUENCE SUR L'ORGANISATION DE LA LARVE. §

Les Ectoproctes se divisent en deux groupes, au point de vue des rapports que l'embryon, pendant son développement, affecte avec le bryozoïte.

Dans un premier groupe, sur lequel j'ai attiré l'attention depuis 1889 (22) et dont nous ne connaissions, jusqu'alors, qu'un seul représentant signalé par P.-J. Van Beneden (5), la *Laguncula repens*, l'œuf, évacué avant le fractionnement, se développe dans l'eau ambiante, sans aucune attache avec la colonie. On peut qualifier d'*ovipares* les Bryozoaires de ce groupe, en opposant ce qualificatif à celui de *vivipare*¹ qui sera réservé aux animaux de l'autre groupe, chez lesquels l'œuf ne se sépare pas de la colonie et conserve avec l'animal mère un rapport plus ou moins intime pendant toute la durée de son développement en larve.

Chez les ovipares, la ponte s'effectue, soit par un conduit génital,

¹ Les vieux termes *ovipare* et *vivipare*, malgré leur signification un peu élastique, indiquent suffisamment ici les rapports de l'embryon et de la mère, sans qu'il soit nécessaire de créer des mots nouveaux.

soit par un pore génital dépendant du lophophore, situé entre la bouche et l'anus, dans le plan sagittal.

Chez les vivipares, les relations des embryons avec le bryozoïte sont variables, et je voudrais résumer brièvement, ici, nos connaissances à ce sujet.

Il y a lieu de distinguer quatre cas :

Premier cas. — Les œufs fixés sur le pourtour du diaphragme se développent dans cette situation et ne sont abrités que pendant la contraction du polypide qui conserve, d'ailleurs, tous ses organes et son activité ordinaire; c'est le cas unique de l'*Alcyonidium duplex*.

Deuxième cas. — Les œufs passent dans la gaine tentaculaire d'un polypide avorté, succédant à celui qui a présidé au développement de l'ovaire et se développent dans cette gaine constituant une cavité incubatrice. Les larves s'échappent au dehors par l'orifice naturel de la zoécie. Ce cas est fréquent; mais une observation exacte et détaillée du processus par lequel s'effectue le passage des œufs dans la gaine du polypide avorté n'a pas, que je sache, été faite. Joliet (15) nous a donné, à ce sujet, quelques renseignements à propos de la *Walkeria cuscuta*, mais ses observations demandent à être complétées. Il y a là un sujet de recherches intéressant; je ne l'ai pas abordé. Les Bryozoaires qui présentent ce mode d'incubation paraissent être plus nombreux chez les Cténostomes que parmi les Cheilostomes.

Troisième cas. — L'embryon se développe dans une cavité incubatrice spéciale indépendante du polypide, communiquant avec la cavité générale.

On sait que, chez beaucoup de Cheilostomes, il existe, à la partie supérieure du bryozoïte sexué, une chambre spéciale, ovicelle, de forme globuleuse, dans laquelle l'œuf pénètre et séjourne jusqu'à complet développement de la larve. Vigelius a étudié les rapports de l'œuf et de l'ovicelle chez une *Flustra* et une *Bugula* (27); la larve parfaite s'échappe en rompant la membrane qui ferme l'orifice de l'ovicelle.

Quatrième cas. — L'œuf évolue dans la cavité générale elle-même

du bryozoïte sexué, sans que le polypide en soit modifié; je donnerai quelques détails sur ce cas que j'ai rencontré chez le *Cylindroæcium dilatatum*. Les œufs, au nombre de trois ou quatre, se rangent contre la paroi, dans la partie supérieure de la cavité générale du bryozoïte; ils évoluent dans cette situation, et l'on constate qu'ils sont disposés de telle sorte, que le plus avancé dans son évolution est le plus éloigné du sommet du bryozoïte (fig. 17). Lorsque la larve a atteint son complet développement, elle repousse devant elle la paroi, qui cède peu à peu en s'amincissant. Il se forme ainsi une protubérance, dans laquelle la larve est engagée (fig. 15, l); au bout de quelque temps, cette protubérance crève et la larve s'échappe vivement dans l'eau ambiante. Le mamelon, que la larve a produit, en sortant, sur la paroi du bryozoïte, persiste longtemps après l'éclosion, sous forme d'un tube plus ou moins long (fig. 16, q). Les larves s'échappent ainsi les unes après les autres, en étirant devant elles, et chacune pour son propre compte, leur tube de sortie, de telle sorte qu'il n'est pas rare de rencontrer des *Cylindroæcium* qui, à l'époque de la reproduction, portent à leur extrémité un certain nombre de petites cornes indiquant que l'éclosion des larves a eu lieu (fig. 17).

On voit que les relations des embryons avec le bryozoïte sont très variées chez les Ectoproctes, et je passe, avec intention, sous silence le cas des Cyclostomes encore trop mal connu.

Quels que soient les rapports de l'embryon et du bryozoïte chez les espèces vivipares, il est certain que les larves de ces dernières se trouvent, par rapport au milieu extérieur, dans des conditions tout autres que les larves des ovipares.

Les larves des ovipares sont des êtres réellement pélagiques, qui naissent et grandissent dans le milieu extérieur jusqu'au moment où elles sont devenues des larves parfaites, prêtes pour la métamorphose. Les larves des vivipares n'abandonnent le corps de la mère qu'à l'état de larves parfaites; elles ne subissent aucune modification en tant que larves libres; leur vie indépendante, qui n'a plus

de raison d'être aussitôt qu'elles ont trouvé les conditions favorables à leur métamorphose, est, par suite, de courte durée.

Si nous nous plaçons dans l'hypothèse que l'état d'ovipare est primitif, tandis que celui de vivipare a été acquis au cours de l'évolution naturelle des Bryozoaires ectoproctes, il est permis de concevoir, *a priori*, l'organisation d'une larve de Bryzoaire vivipare en supprimant, chez la larve d'ovipare, les organes devenus inutiles par le fait de la viviparité.

Le tube digestif de la larve d'Ectoprocte ovipare est un organe transitoire utile à la larve seule. La larve de vivipare, ayant atteint, au moment de l'éclosion, son complet développement et étant prête pour la métamorphose, n'a pas à se nourrir; elle sera donc privée de tube digestif.

Les bandes ciliées du Cyphonautes sont des organes locomoteurs utiles à la larve, non seulement pendant sa période d'accroissement, mais aussi après qu'elle est arrivée à l'état parfait, pour aller au-devant des conditions favorables à sa métamorphose. Donc, *a priori*, les bandes ciliées seront conservées chez les larves des vivipares; mais l'étude du développement du Cyphonautes nous fait prévoir que ces bandes ne seront pas transmises intégralement aux vivipares. Nous avons vu, en effet, que ces bandes ne prennent leur caractère définitif qu'après l'achèvement du tube digestif; celui-ci ne se développant pas chez les vivipares, la bande ciliée restera ce qu'elle était chez le jeune Cyphonautes dont le tube digestif ne fonctionne pas encore, c'est-à-dire qu'elle restera continue.

Ne pouvant rien affirmer de certain sur les fonctions de l'organe aboral, il est difficile de prévoir sa destinée chez les larves de vivipares. Cependant, si cet organe, qui correspond à la plaque apicale de la Trochosphère, peut être considéré comme un organe sensitif directeur, hypothèse très soutenable, il nous paraît devoir être d'une certaine utilité à la larve de vivipare et, par conséquent, nous devons admettre qu'il persistera chez elle.

Quant à l'organe piriforme sur les fonctions duquel nous avons si

peu de données, peut-être est-il d'un certain secours à la larve dans l'appréciation des conditions de sa fixation ; il n'existe chez aucune larve pélagique hormis les Bryozoaires, et, par conséquent, il est difficile de le considérer comme le produit d'une adaptation à la vie pélagique. Dans ces conditions, il n'est pas permis de prévoir sa disparition chez les larves de vivipares.

Enfin, l'organe adhésif, si intimement lié au processus particulier de la métamorphose des Ectoproctes, qu'on peut le considérer comme indispensable à l'accomplissement de ce phénomène, a la même raison d'être chez les vivipares que chez les ovipares.

De tout cela, il résulte que nous pouvons faire dériver le type larvaire des espèces vivipares de celui des espèces ovipares, en supprimant le tube digestif de celui-ci et en admettant, bien entendu, que cette suppression entraîne la modification des parties de la larve qui sont en relation avec cet appareil. C'est ainsi que la disparition du tube digestif du *Cyphonautes* doit logiquement entraîner celle de la dépression vestibulaire.

Pour résumer, nous dirons que la larve d'un Ectoprocte vivipare, héritier d'un ovipare, nous paraît, *a priori*, devoir être dépourvue de tube digestif et de dépression vestibulaire, tandis qu'il nous semble naturel qu'elle soit munie d'une bande ciliée continue, d'un organe sensitif aboral, d'un organe antérieur constitué comme l'organe piriforme du *Cyphonautes* et, enfin, d'un organe adhésif s'ouvrant sur la face orale, en arrière de l'organe piriforme. Cet état est réalisé de point en point par la larve des *Flustrellidæ* et de certains *Alcyonididæ*. Chez d'autres espèces de vivipares, *Bugula*, *Diachoris*, *Schizoporella*, etc., la bande ciliée se transforme en une large zone, et la raison de cette transformation nous échappe. Enfin, chez les Cyclostomes, la forme larvaire est simplifiée par la disparition de l'organe aboral et de l'organe piriforme, sans que nous puissions expliquer cette disparition.

COMPARAISON DU CYPHONAUTES AVEC LA LARVE DE PÉDICELLINE.

L'embryogénie de la larve de Pédicelline présente avec celle du Cyphonautes quelques points communs remarquables qui permettent de fixer certaines homologues.

La segmentation de l'œuf de Pédicelline, telle que l'a décrite Hatschek (11), est loin d'être aussi régulière que chez les Ectoproctes ovipares. Le stade gastrula est plus tardif et diffère de la sterrogastrula des trois espèces précédemment étudiées par le plus grand nombre de sphères endodermiques, ainsi que par la présence d'une cavité archentérique ; c'est une cœlogastrula, d'après la nomenclature de Lang.

Comme chez la larve Cyphonautes, le blastopore se ferme peu de temps après la constitution de la gastrula, et les phénomènes qui se succèdent alors, chez les deux larves, jusqu'à l'achèvement du tube digestif, concordent parfaitement.

Après la fermeture du blastopore, l'embryon de Pédicelline est organisé comme celui de l'*Alcyonidium albidum* représenté figure 62. Aux stades suivants, sa face orale s'invagine et le sommet de cette invagination vient déboucher dans la cavité de la masse endodermique ; après quoi, le proctodæum se constitue aux dépens d'une invagination de la partie postérieure de la face orale. Ces phénomènes concordent en tout point avec ce qui se passe chez l'embryon du Cyphonautes (comparez les figures 63, 64, 87, 88, 89, avec les figures 18, 20, 21, 22, de Hatschek).

L'épaississement aboral de la larve de Pédicelline (*Kittdruse* de Hatschek) se forme comme chez l'embryon de Cyphonautes ; il en est de même pour la couronne ciliée.

On peut donc affirmer que les trois parties du tube digestif, la couronne ciliée et l'organe aboral, sont parfaitement homologues chez les deux larves.

L'apparition des autres organes apporte des troubles importants dans la similitude des deux organismes. C'est d'abord le prétendu

bourgeon (Hatschek, 11) de la larve de Pédicelline ou *organe dorsal* qui apparaît en avant, sur la face aborale, puis la protubérance ciliée ou épistome situé immédiatement en arrière de la bouche et, enfin, les reins larvaires, qui concourent à faire de la larve de Pédicelline un organisme distinct d'un Cyphonautes. Chez celui-ci, en effet, aucun nouvel organe n'apparaît sur la région aborale, et, tandis qu'un vaste vestibule se constitue au devant de la bouche, la couronne ciliée se divise en deux, puis un organe particulier (organe piriforme) se développe à l'extrémité antérieure de la face orale et une profonde invagination (organe adhésif ou sac interne) se constitue en avant du rectum.

L'organe dorsal de la Pédicelline est constitué par une masse cellulaire, globuleuse, présentant une profonde fossette ciliée (fig. 99, *gn*). Les cellules qui le composent sont de deux sortes : les unes, *cf*, forment le revêtement de la fossette ; ce sont des cellules ciliées ; les autres, constituant la masse de l'organe, sont disposées sans ordre à l'intérieur d'une mince membrane mésodermique. Il ne m'est pas possible de définir la forme de ces dernières, leurs noyaux sont seuls bien apparents sur mes préparations ; mais il existe, dans la partie profonde de l'organe, comme des traînées protoplasmiques, qui pourraient bien être formées par la réunion de prolongements issus des cellules elles-mêmes. L'organe est prolongé vers l'intérieur par un tractus fibrillaire *tr*, qui le relie avec l'organe aboral ; ce tractus ne paraît pas avoir été aperçu par les observateurs qui ont étudié la larve de Pédicelline.

L'amas cellulaire, *gn*, de l'organe dorsal de la larve de Pédicelline ressemble bien plus à un ganglion nerveux qu'à toute autre formation, et M. Harmer le considère effectivement comme un centre nerveux. M. Seeliger accepte cette opinion (25), à laquelle je me range également. Dès lors, j'admets comme très probable que le tractus, *tr* (fig. 99), renferme des fibrilles nerveuses.

Si nous comparons, au point de vue de sa structure, l'organe dorsal de la larve de Pédicelline avec l'organe piriforme du Cypho-

nautes en particulier et de toutes les larves d'Ectoproctes en général, nous voyons qu'il en diffère à tel point qu'il est impossible d'attribuer à ces deux organes la même fonction physiologique.

On a voulu homologuer l'organe dorsal de la larve de Pédicelline avec l'organe piriforme du Cyphonautes, malgré les rapports inverses que ces organes affectent avec la couronne ciliée. Je n'accepte pas, quant à moi, cette manière de voir, et j'estime que l'organe dorsal est propre à la larve d'Endoprocte et n'existe pas chez le Cyphonautes.

Est-ce à dire que la formation particulière connue, chez les Ectoproctes, sous le nom d'*organe piriforme* ne soit pas représentée chez la larve de Pédicelline ? Il y a lieu d'examiner la question.

On distingue dans l'organe piriforme, tel que nous le connaissons chez les larves d'Ectoproctes, une gouttière ciliée terminée, en avant, par un plumet vibratile, et une formation considérée comme glandulaire dont les cellules convergent vers cette gouttière. Or, une étude attentive nous montre qu'une disposition organique semblable se retrouve chez la larve de Pédicelline ; seulement, elle occupe une situation toute différente de celle qu'elle a chez la larve d'Ectoprocte.

Il existe, en effet, chez la larve de Pédicelline, entre la bouche et l'anus, une profonde dépression appelée par Hatschek *Centrale Falte des Atriums* (11), limitée, en arrière, par le cône anal et, en avant, par une protubérance ciliée que M. Harmer désigne sous le nom d'*épistome* et qui est munie d'un plumet vibratile formé par les cils de longues cellules ectodermiques semblables à celles du plumet vibratile des larves de *Membranipora pilosa* et de *Flustrella*. De part et d'autre de la dépression se trouve une masse cellulaire compacte g^2 (fig. 91, 93), dont les cellules, quoique bien moins délimitées, sur mes préparations, que celles de la partie glandulaire de l'organe piriforme des larves d'Ectoproctes, présentent avec ces dernières une grande ressemblance. Étroitement pressées les unes contre les autres, ces cellules sont de grande dimension ; elles ne retiennent

pas l'éosine et se colorent très faiblement par le carmin aluné, tandis que leurs noyaux sont fortement teintés.

J'estime que, chez la larve de Pédicelline, la dépression postorale (*Centrale Falte des Atriums*) terminée en avant par le plumet vibratile et l'ensemble des masses cellulaires¹ aboutissant dans cette dépression correspondent respectivement à la gouttière ciliée et à la masse glandulaire de l'organe piriforme des larves d'Ectoproctes et ont à remplir les mêmes fonctions, fonctions sur lesquelles nous n'avons, d'ailleurs, aucune donnée précise.

J'ajouterai que la protubérance ciliée qui porte le plumet vibratile, chez la larve de Pédicelline, est éminemment rétractile, comme l'organe piriforme du Cyphonautes, et que ses mouvements sont produits par des muscles spéciaux en partie visibles sur la figure 96, *fm*. En ce qui concerne la masse glandulaire de l'organe piriforme, masse qui, chez les Ectoproctes, se laisse diviser en trois parties, je remarquerai que si, chez la larve de Pédicelline, les deux masses latérales sont beaucoup plus développées que la médiane, cette dernière est cependant représentée par quelques cellules qui pénètrent dans l'épaisseur de l'épistome. La figure 94 montre les extrémités, *g*¹, de ces cellules coupées transversalement.

Des observations précédentes, je conclus que la disposition organique connue, chez les larves d'Ectoproctes, sous le nom d'*organe piriforme*, existe chez la larve de Pédicelline, et que, chez cette dernière, elle est postérieure par rapport à la bouche, alors que, chez le Cyphonautes, elle est antérieure.

¹ Les masses cellulaires *g*² n'ont pas passé inaperçues aux yeux de tous les observateurs qui ont étudié la larve de Pédicelline; mais ceux qui les ont vues ne paraissent pas leur attribuer grande importance et ne les interprètent pas dans le sens qui vient d'être indiqué. On voit ces formations sur les figures du mémoire de Hatschek (11, fig. 25, 26, *m*); l'auteur les désigne sous le nom de *Mesodermgebilde* et en ignore la fonction. M. Harmer a remarqué les cellules des formations en question: « A considerable portion of the epistome and of the sides of the anal cone is formed of a remarkable tissue composed of a large cells, with transparent contents, hardly staining with colouring matters (fig. 2, *x*). The nature of this tissue which atrophies during the metamorphosis is unknown to me (p. 242, 12). »

Que les Endoproctes soient phylogénétiquement antérieurs ou postérieurs aux Ectoproctes, ou bien que les deux groupes aient une souche commune, leur parenté ne paraît pas pouvoir être mise en doute ; il est donc naturel que les larves des deux groupes présentent des caractères communs et que, à un certain moment de leur développement, leur organisation soit la même. En fait, nous avons vu que la jeune larve de l'Ectoprocte ovipare et celle de l'Endoprocte présentent des caractères identiques pendant que leur appareil digestif se développe ; mais, à partir du stade où le tube digestif est constitué, les caractères nouveaux acquis par les deux larves diffèrent, et ce serait le moment de se demander si ces caractères différents ne se développent pas sous l'influence de conditions d'existence différentes.

Ces conditions ne sont effectivement pas les mêmes pour les deux larves. Le *Cyphonautes* est, à partir du stade commun avec la larve de Pédicelline (fig. 64, 87), livré à la vie pélagique. La larve de Pédicelline, au contraire, reste attachée, par son extrémité aborale, dans la cavité incubatrice de la mère ; elle est protégée par celle-ci, qui probablement facilite son alimentation. Mais voit-on, dans ces conditions d'existence différentes, des raisons : 1° pour que l'une des larves (*Cyphonautes*) présente, au devant de l'entrée de son tube digestif, un vaste vestibule qui manque chez l'autre ; 2° pour qu'un organe (organe piriforme) placé au devant de la bouche chez le *Cyphonautes* lui soit postérieur chez la larve de Pédicelline ; 3° pour que le *Cyphonautes* soit privé des reins et de l'organe sensitif antérieur (organe dorsal) qui existent chez la larve de Pédicelline ? Pour moi, je ne vois aucune raison, *a priori*, de pareilles différences.

Quant au sac interne du *Cyphonautes*, cet organe si important pour la métamorphose des larves d'Ectoproctes, il n'existe pas chez les larves d'Endoproctes, et ce n'est pas en discutant sur les modifications adaptatives subies par l'organisme larvaire sous l'influence de conditions d'existence différentes que l'on peut espérer expli-

quer la présence ou l'absence d'un organe qui n'est d'aucune utilité à la larve pendant sa vie libre.

Malgré les différences qui viennent d'être énoncées, il est certain que la larve des Ectoproctes ovipares présente avec celle des Endoproctes des rapports étroits que l'étude du développement embryonnaire ne permet pas de méconnaître.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Remarques sur les feuillets germinatifs. — Nitsche, à la fin de son étude sur le bourgeonnement de l'*Alcyonella* et du *Loxosoma*, consacre quelques pages à une intéressante discussion, dans laquelle il montre que les faits recueillis par lui ne s'accordent nullement avec la théorie de l'homologie des feuillets germinatifs. Il fait remarquer que, dans un bourgeon, l'endoderme se forme aux dépens de l'ectoderme du parent et compare ce fait à la formation du feuillet interne chez une blastula. L'auteur appelle l'attention sur ce fait que, chez les Bryozoaires, l'ectoderme, après s'être différencié comme tel, conserve la propriété de reproduire les éléments histologiques qui appartiennent ordinairement à l'endoderme.

Nitsche croyait que le mésoderme du bourgeon provenait également de l'ectoderme du parent ; nous savons, aujourd'hui, que ce mésoderme provient de celui de l'animal mère ; mais, relativement à l'endoderme, les résultats de Nitsche sont définitivement confirmés.

Cette propriété que conserve l'ectoderme de former, à toutes les époques de sa vie, le feuillet intestinal, est l'un des caractères les plus importants des Bryozoaires, et ses conséquences se retrouvent du commencement à la fin de l'histoire de ces animaux.

Chez les Endoproctes, l'endoderme qui se différencie au commencement du développement embryonnaire est de même valeur que celui auquel donnent naissance les œufs holoblastiques appartenant à d'autres groupes de Métazoaires, et le processus de sa formation

n'offre rien de particulier ; l'endoderme forme, suivant la règle, le mésentéron de la larve. Celle-ci se fixe et subit une métamorphose, pendant laquelle le feuillet intestinal larvaire passe au feuillet intestinal de l'adulte. Vient ensuite le phénomène du bourgeonnement, et l'on observe que le feuillet intestinal du blastozoïte se constitue aux dépens de l'ectoderme du parent, sans que l'endoderme y prenne aucune part, et ainsi de même pour tous les bourgeons à venir. Il en résulte que, parmi tous les individus issus de la larve, un seul d'entre eux, l'oozoïte, possède un endoderme qui est le descendant direct des initiales endodermiques, et que tous les autres ont un feuillet intestinal n'ayant aucun rapport de filiation directe avec ces initiales ; l'endoderme de ces derniers est de formation secondaire.

Voyons comment les choses se passent chez les Ectoproctes. Un *Cyphonautes* possède un endoderme d'origine aussi pure que celui d'une larve de *Pédicelline* ; il se fixe pour se métamorphoser, et aussitôt son tube digestif subit une histolyse complète, puis un nouveau tube digestif se constitue, et cela de telle sorte que son feuillet interne dérive uniquement de l'ectoderme de la larve en voie de métamorphose. Plus tard, lorsque l'oozoïte bourgeonne, c'est toujours l'ectoderme qui donne naissance au feuillet intestinal. Dans une colonie provenant d'un *Cyphonautes*, tous les membres sont donc pourvus d'un feuillet intestinal de même valeur, de même origine ; tous ont un endoderme de formation secondaire. Ce fait est général chez les Gymnolèmes ; chez tous, l'endoderme primitif subit le même sort : il disparaît sans passer à l'oozoïte, soit après s'être différencié (ovipares), soit avant chez tous les autres Gymnolèmes, qui sont vivipares, et, chez ceux-ci, on peut suivre une rétrogradation intéressante de ce feuillet.

Chez la *Flustrella*, l'*Alcyonidium mytili* et d'autres probablement, le feuillet interne arrive à former un sac endodermique distinct jusqu'à une période assez avancée du développement, mais se résorbe avant que les larves éclosent.

Chez les *Bugula*, les *Leprælia*, etc., l'endoderme disparaît presque

aussitôt après sa différenciation, avant que la larve ait acquis ses organes.

Chez les Cyclostomes (*Discopora*), on ne peut pas affirmer si l'endoderme commence même à se différencier. M. Barrois (2) voit, à un stade très jeune, des cellules internes qui subsistent très peu de temps et correspondent « peut-être à des cellules endodermiques » (p. 39).

L'endoderme primitif a donc une tendance marquée à disparaître chez les larves de vivipares.

Toute larve de Bryozoaire ectoprocte, qu'elle appartienne à un ovipare ou à un vivipare, passe par l'état de cystide avant d'être transformée en bryozoïte, ce qui revient à dire qu'elle est réduite, à un certain moment de son évolution, à l'état d'un sac clos dans la constitution duquel n'entrent que deux feuilletts germinatifs, l'ectoderme et le mésoderme. Pour arriver à cet état, les ovipares ont pris le chemin le plus long, tandis que les vivipares ont suivi un chemin plus direct, et, parmi ces derniers, les Cyclostomes ont pris le plus court. D'ailleurs, toutes les larves, qu'elles appartiennent à l'une ou à l'autre catégorie, ont la faculté de reconstituer un endoderme aux dépens du feuillet externe, dès qu'elles sont parvenues à l'état de cystide.

Supposons, maintenant, qu'il existe des Bryozoaires ectoproctes chez lesquels la viviparité soit poussée à un degré tel que l'embryon, au moment de son éclosion, possède déjà l'organisation de l'adulte. En restant dans l'hypothèse que nous avons acceptée précédemment et qui, dans l'état actuel de nos connaissances, nous paraît la plus vraisemblable, à savoir que les Bryozoaires vivipares sont les descendants des ovipares, nous devons admettre que les Bryozoaires parfaitement vivipares, dont nous supposons provisoirement l'existence, ont hérité des processus embryogéniques de leurs prédécesseurs, mais que ces processus sont nécessairement simplifiés par le fait même de leur parfaite viviparité.

Nous pourrions prévoir que, chez de tels Bryozoaires, l'œuf n'évoluera plus pour former des organes larvaires inutiles à l'adulte et

qu'ici non seulement le tube digestif, mais encore tous les autres organes qui persistent chez la larve libre des Bryozoaires qui sont vivipares à un moindre degré, seront supprimés radicalement. Il nous paraîtra logique, en un mot, que l'œuf évolue directement pour former un cystide, cystide qui sera l'équivalent de celui auquel parvient une larve d'ovipare, alors qu'elle a perdu tous ses organes propres détruits par histolyse.

Or, c'est justement ce qui a lieu chez les Phylactolèmes qui réalisent les conditions de viviparité énoncées plus haut. Chez eux, l'œuf évolue directement en cystide, sans qu'aucun phénomène d'histolyse intervienne. L'endoderme primaire, le véritable endoderme, celui qui, chez les ovipares, forme le tube digestif de la larve, n'apparaît même plus, et à la formation de l'ectoderme succède celle du mésoderme qui vient tapisser les parois du sac endodermique¹. L'embryon parvient ainsi au stade de cystide, dans la cavité incubatrice de la mère, où il continue son évolution en développant son polypide suivant le processus habituel des Gymnolèmes, c'est-à-dire par un bourgeonnement interne des deux assises du cystide.

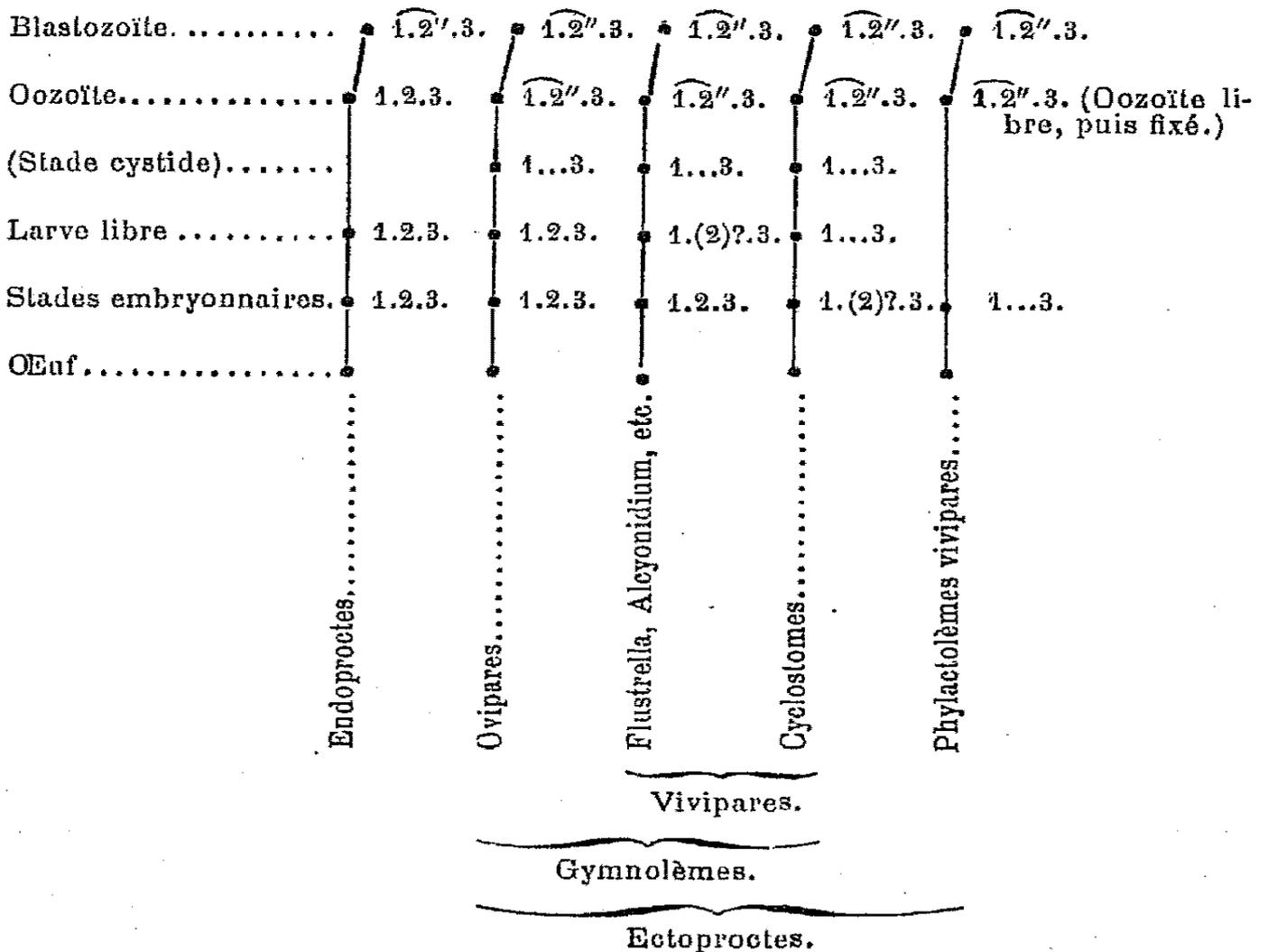
Les considérations qui précèdent me paraissent expliquer d'une manière satisfaisante les particularités de l'embryogénie des Phylactolèmes. La suppression totale de l'endoderme primaire, qui, au premier abord, nous semble paradoxale, trouve une explication

¹ Le stade à doubles parois que l'embryon des Phylactolèmes atteint dans les premiers temps du développement a été, il est vrai, diversement interprété par les auteurs. Les uns considèrent la couche interne comme un endoderme; les autres la regardent comme un mésoderme. On voit par ce qui précède que je me range à cette dernière opinion, qui seule permet d'établir l'homologie des tissus entre les Gymnolèmes et les Phylactolèmes.

M. Korotneff (17) a montré que, chez la *Cristatella*, la couche interne est formée de cellules qui, d'abord produites à une extrémité de la blastula, vont se ranger ensuite sur la surface interne de l'assise externe. Le savant directeur du laboratoire de Villefranche considère cette couche interne ainsi formée comme un endoderme. M. Dawenport (7) critique cette opinion et fait remarquer que ce mode de formation du prétendu endoderme, qui peut être, il est vrai, comparé à celui de certains Cœlentérés, peut également être rapproché du mode de formation du mésoderme (mésenchyme) des Échinodermes.

logique dans l'hypothèse toute naturelle que les processus embryogéniques actuellement conservés chez les Phylactolèmes sont le résultat d'un raccourcissement de l'embryogénie des Gymnolèmes provoqué par une viviparité parfaite.

Le tableau ci-contre permet de se rendre compte rapidement des différences qui existent entre les cinq types de développement que nous connaissons actuellement chez les Bryozoaires, au point de vue spécial de la nature des feuilletts germinatifs qui entrent dans la constitution des divers stades considérés. L'ectoderme est représenté par le chiffre 1, l'endoderme primaire par le chiffre 2, le mésoderme par le chiffre 3 et, enfin, la notation 2'' représente l'endoderme secondaire produit par l'ectoderme d'un cystide ou d'un oozoïte. Ces chiffres inscrits en regard des divers stades indiquent que les feuilletts correspondants existent à ce moment du développement.



Les idées qui viennent d'être exposées relativement à la manière dont on doit interpréter le développement des Phylactolèmes s'accordent avec celles que M. Dawenport a publiées récemment dans un important mémoire sur le bourgeonnement des Bryozoaires (32). Après avoir pris connaissance des considérations qui ont conduit M. Dawenport à conclure que la couche cellulaire interne des embryons des Phylactolèmes représente leur mésoderme, je n'ai pas cru devoir rien changer à la rédaction de mon mémoire depuis longtemps terminé et qui attendait son tour de publication. Une suite de faits étant donnés, des auteurs différents en tirent parfois des conclusions différentes ; j'ai constaté avec satisfaction que, en ce qui concerne l'embryogénie des Phylactolèmes, tel n'était pas le cas pour M. Dawenport et pour moi.

Le même mémoire du zoologiste américain renferme d'autres considérations au sujet desquelles j'ai à présenter quelques remarques.

Comment doit-on interpréter les deux feuillets qui forment l'ébauche du polypide ? M. Dawenport examine cette question souvent discutée.

Pour le feuillet externe de cette ébauche, il ne saurait y avoir de discussion : c'est un feuillet mésodermique ; tous les auteurs, je le crois du moins, sont d'accord là-dessus. Quant au feuillet interne, j'ai peine à croire que l'accord ne soit également fait, sinon dans la forme, du moins dans le fond.

Pour M. Dawenport, « le tissu embryonnaire duquel dérive le feuillet interne du polypide ne doit être regardé *ni comme un ectoderme ni comme un endoderme*, mais comme un tissu encore indifférent, capable de donner naissance à l'un et à l'autre » (p. 88). M. Bræm, dans une note récente, revendique cette manière de voir comme s'accordant avec les idées qu'il a soutenues dans ses recherches sur les Bryozoaires d'eau douce (*Bibl. Zool.*, VI, *hft*, 1890). Il se défend d'avoir considéré le feuillet interne de l'ébauche du polypide comme un endoderme et son processus de formation comme une gastrulation.

Rechercher quels sont les rapports des tissus de l'adulte avec ceux de l'embryon est d'un grand intérêt pour l'histoire des Bryozoaires, mais il faut aborder la question en face et ne pas affaiblir par des considérations d'ordre spéculatif la réponse des faits. Le tissu qui donne naissance au feuillet interne du polypide fait partie de la couche pariétale ectodermique du bryozoïte, et je ne vois vraiment pas pour quelle raison nous qualifierions d'indifférente une partie de cette couche. Employer ce qualificatif donnerait à penser que nous ne sommes pas suffisamment éclairés sur l'origine de la couche pariétale ; que nous n'avons pas de notions précises sur ses rapports avec les feuillets germinatifs primaires, ce qui n'est pas le cas. Nous savons, en effet, que cette couche cellulaire pariétale est la continuation directe du feuillet externe de la gastrula. Dès que le stade gastrula est réalisé, les deux feuillets qui le constituent ont une signification embryologique définitive : l'un est irrévocablement un endoderme, l'autre irrévocablement un ectoderme, et rien ne nous autorise à dire que certaines cellules de ce dernier feuillet sont indifférentes, c'est-à-dire ne sont ni endoderme ni ectoderme.

Le feuillet externe de la gastrula forme l'ectoderme de la larve, celui de l'oozoïte et de tous les blastozoïtes (couche pariétale ectodermique *e*, voyez pl. XXIII), et, quoi qu'il advienne, dans la suite de l'évolution, tous ses éléments sont et restent des éléments ectodermiques. Or, le tissu qui donne naissance au feuillet interne du polypide est une partie de ce feuillet externe de la gastrula devenu couche ectodermique pariétale de la larve, de l'oozoïte ou du blastozoïte ; donc, ce tissu est bien un ectoderme ; c'est là une qualité que nous ne sommes pas en droit de lui contester.

Mais, au cours du développement, nous voyons une partie du feuillet interne de l'ébauche du polypide acquérir les propriétés physiologiques réservées d'ordinaire aux tissus d'origine endodermique ; sans doute, et c'est pour cela que nous concluons, avec Nitsche, que, chez les Bryozoaires, l'ectoderme conserve, pendant toute sa vie, la propriété de reproduire les éléments histologiques

qui appartiennent ordinairement à l'endoderme. Je suis, d'ailleurs, parfaitement d'accord avec M. Dawenport pour refuser au processus par lequel se constitue le feuillet interne du polypide le caractère d'une véritable gastrulation.

Les Ectoproctes et les Endoproctes doivent rester réunis dans une même classe. — Depuis que M. P.-J. Van Beneden, dans ses belles recherches sur les Bryozoaires de la côte d'Ostende, a fait connaître l'organisation du genre *Pedicellina* découvert par Sars en 1835, tous les auteurs ont été d'accord pour rapprocher la Pédicelline des Bryozoaires, et lorsque Nitsche (19) établit, pour les Pédicellines et les Loxosomes, le groupe des Endoproctes opposé à celui des Ectoproctes dans la classe des Bryozoaires, les idées du savant allemand furent universellement acceptées. Aujourd'hui, aucun des zoologistes qui étudient les Bryozoaires ne met en doute le bien fondé des vues de Nitsche, à ce point de vue. Cependant, Hatschek (34), dans son traité de zoologie en cours de publication, sépare les deux groupes, plaçant l'un, les Endoproctes, dans son *cladus* des *Scolecida* (subtyp. *Protonephridozoa*), et l'autre, les Ectoproctes, dans le *cladus* des *Tentaculata* (subtyp. *Metanephridozoa*). Hatschek reconnaît bien qu'il existe, entre les Endoproctes et les Ectoproctes, des ressemblances tant au point de vue de l'organisation qu'à celui du bourgeonnement, mais il les sépare « en considération de leur descendance phylogénétique très différente » (p. 370). Je ne sais sur quels faits s'appuie Hatschek pour dire que les Ectoproctes ont une descendance phylogénétique différente de celle des Endoproctes, mais il me semble que nos connaissances sur les rapports phylogénétiques de ces deux groupes avec les autres classes des Métazoaires sont encore trop peu précises pour que nous soyons autorisés à séparer radicalement les Endoproctes des Ectoproctes, malgré les différences d'organisation qui existent chez ces deux groupes.

L'Endoprocte possède un organe excréteur¹ du type *Protonephri-*

¹ J'ai fait des réserves à ce sujet à propos du *Loxosoma annelidicola* (*Archives de zoologie expérimentale*, 1891).

dium; l'Ectoprocte n'est jamais pourvu d'un pareil organe et, lorsqu'on trouve chez eux des néphridies (Phylactolèmes, Cori, 6), elles sont du type *Metanephridium*. Cette différence a conduit Hatschek à placer les Endoproctes à côté des Rotifères, dans les *Protonephridozoa*, et les Ectoproctes à côté des *Phoronis*, dans les *Metanephridozoa*.

« Notre conception morphologique des Endoproctes, que nous considérons seulement comme provisoire, est basée, dit Hatschek (p. 371), sur la comparaison de la larve d'Endoprocte avec la Trochophore. » Effectivement, il ne paraît guère possible de reconnaître avec sûreté les affinités naturelles d'un être fixé, c'est-à-dire modifié par des conditions spéciales susceptibles de masquer ces affinités, si l'on n'accorde une importance majeure à son ontogénie, et c'est pour cela que nous devons accorder une réelle valeur aux caractères communs qui nous sont offerts par la larve d'Endoprocte et par celle de l'Ectoprocte ovipare (Cyphonautes), qui représente le type larvaire primitif des Bryozoaires ectoproctes. Or, nous avons vu précédemment que les stades embryonnaires de ces deux larves présentent une concordance frappante et nous indiquent un même plan d'organisation pour les deux organismes. La comparaison des formes larvaires nous engage donc à rapprocher les deux groupes Endoproctes et Ectoproctes. Il en est de même de la transformation de la larve en adulte, malgré les différences que l'on observe dans le mode de métamorphose lui-même. La larve de l'Ectoprocte, aussi bien que celle de l'Endoprocte, se fixe par sa face orale; chez les deux larves, la région aborale devient la partie libre du corps de l'adulte sur laquelle s'ouvrent la bouche et l'anus, le plan de symétrie larvaire se confond avec celui de l'oozoïte, et le tube digestif de celui-ci s'oriente de telle sorte que la bouche regarde la face correspondant à l'arrière de la larve.

Enfin, l'étude du bourgeonnement ne nous laisse aucun doute sur les rapports étroits qui relient les Ectoproctes aux Endoproctes et sur les homologues qui existent entre ces deux groupes de Bryozoaires.

Ces homologues ont été clairement indiquées par Salensky (30), il y a déjà quinze ans, et les recherches ultérieures à celles du savant russe sont venues confirmer ses vues.

Un Loxosome est l'équivalent d'un bryozoïte d'Ectoprocte ; chez tous deux, le tube digestif du bourgeon a la même origine. La couche ectodermique tégumentaire du Loxosome correspond à la couche ectodermique pariétale qui sécrète la zoécie de l'Ectoprocte ; le tissu parenchymateux du Loxosome est représenté par l'ensemble du tissu mésodermique de l'Ectoprocte ; les muscles et les produits sexuels dérivent de ce tissu chez les deux types ; la cavité générale de l'Ectoprocte est représentée, chez le Loxosome, par les interstices du parenchyme.

Chez le Loxosome, la partie distale ou calice est si peu séparée de la partie proximale ou tige, que, dans certains types, il est impossible de délimiter ces deux parties ; chez la Pédicelline, il n'en est pas de même. Ici, la tige est distincte du calice et en est séparée par un pincement produisant une sorte de diaphragme comparable aux plaques de communication des Ectoproctes, de telle sorte que la Pédicelline nous apparaît avoir avec sa tige les mêmes rapports qu'un bryozoïte de *Walkeria*, par exemple, a avec son stolon. Comment interpréter ces deux parties de la Pédicelline ? L'embryogénie montre qu'elles dérivent toutes deux au même titre de la larve et qu'on ne peut considérer la tige comme un véritable bourgeon du calice. Dans les très jeunes stades, la Pédicelline est construite comme un Loxosome adulte ; il n'existe aucune limite tranchée entre le calice et la tige ; mais, de très bonne heure, apparaît le pincement qui sépare ces deux parties chez l'adulte. L'oozoïte de Pédicelline se divise en deux par sissiparité transversale, et les deux parties provenant de cette division ont chacune leur rôle bien défini : le calice est l'individu nourricier et reproducteur par voie sexuée ; la tige est l'individu chargé de la reproduction asexuée et, physiologiquement, c'est un véritable stolon comparable aux stolons des Ectoproctes stolonifères. La seule différence qui existe entre la tige

de la Pédicelline et le stolon de ces derniers consiste en ce que, chez ceux-ci, le stolon est produit par un véritable bourgeonnement de l'oozoïte, tandis que, chez la Pédicelline, la tige est produite par scissiparité. Or, si nous sommes en droit de considérer les articles prolifères d'un Ectoprocte comme des bryozoïtes incomplets, nous devons attribuer la même valeur à la tige de la Pédicelline.

Il n'est pas sans intérêt de remarquer que ce qui se passe chez la Pédicelline a également lieu chez quelques Ectoproctes, et notamment chez l'*Alcyonidium variegatum* étudié précédemment. Cet Ectoprocte nous montre, en effet, un oozoïte d'abord unique, se divisant ensuite, par scissiparité, en deux bryozoïtes qui dérivent de la larve au même titre que les deux bryozoïtes (calice et tige) de la Pédicelline.

On doit donc considérer le calice et la tige d'une Pédicelline comme équivalant chacun à un bryozoïte d'Ectoprocte, et, par conséquent, ce que l'on appelle généralement une Pédicelline comme une association de deux bryozoïtes.

A propos de la théorie du polypo-cystide. — Bien que la théorie du polypo-cystide paraisse généralement abandonnée aujourd'hui, quelques considérations à son sujet ne sont pas inutiles. Il faut d'abord remarquer que l'embryogénie des Ectoproctes ne fournit pas d'argument sérieux contre cette théorie, puisque nous voyons, au début de la métamorphose, l'Ectoprocte passer par l'état de cystide, tel que le comprend Nitsche, et le polypide se former ensuite par bourgeonnement interne de la paroi de ce cystide. Ces faits ne sauraient être interprétés d'une manière défavorable à la théorie du polypo-cystide. Il en est tout autrement de l'embryogénie des Endoproctes, qui nous montre la jeune Pédicelline dérivant de sa larve sans l'intervention d'aucun phénomène de bourgeonnement comparable à celui qui donne naissance au polypide des Ectoproctes. Chez l'Endoprocte, il est, par conséquent, de toute impossibilité de considérer l'appareil digestif comme un individu distinct renfermé dans un individu mère dont il serait dérivé par bourgeonnement. Or, si

nous comparons un jeune bourgeon d'Endoprocte, qui deviendra Pédicelline ou Loxosome, avec un jeune bourgeon d'Ectoprocte, qui deviendra un des blastozoïtes de la colonie, nous voyons que, quelles que soient les différences qui surviennent plus tard dans la forme et le plus ou moins grand degré de perfectionnement des organes, un jeune blastozoïte d'Ectoprocte, chez lequel vient d'apparaître l'invagination à doubles parois destinée à former le polypide est tellement identique, au point de vue de son origine et de sa structure, au bourgeon d'Endoprocte muni de son invagination ectodermique d'où dérivera le tube digestif, qu'il ne saurait être question de considérer l'un (l'Ectoprocte) comme un complexe de deux individus, alors qu'il est prouvé que l'autre (l'Endoprocte) est un individu unique.

Je n'ai pas l'intention de faire ici le procès complet de la théorie du polypo-cystide, mais je ferai remarquer qu'indépendamment du bourgeonnement il existe d'autres raisons pour rejeter cette théorie. C'est ainsi que, si l'on admet la dualité du Bryozoaire, on ne peut décider auquel des deux individus, polypide ou cystide, appartiennent les produits sexuels. Nitsche dit au cystide; Joliet dit au polypide. En outre, ainsi que je l'ai fait remarquer au sujet de la *Pherusa tubulosa*, on voit des muscles, les muscles pariéto-vaginaux, nés de la même ébauche que le polypide, c'est-à-dire lui appartenant bien, prendre leurs deux insertions sur la paroi du cystide.

Sur la dégénérescence et le renouvellement du polypide. — Le principal argument donné par les partisans de la théorie du polypo-cystide en faveur de leurs idées est basé sur le phénomène bien connu de la dégénérescence et du renouvellement du polypide. Si le polypide est seulement un ensemble organique, une partie de l'individu, bryozoïte, comment expliquer qu'à un certain moment tout cet ensemble disparaisse pour se régénérer ensuite? Doit-on admettre qu'un être perde normalement son tube digestif, son système nerveux central et ses principaux muscles? A cette objection, on doit d'abord répondre que, si un pareil phénomène ne se produit nulle part

ailleurs dans le règne animal, ce n'est pas une raison suffisante pour affirmer qu'il ne peut exister chez les Bryozoaires ; on doit ensuite chercher une explication logique à la nécessité d'un pareil phénomène.

Nous trouvons cette explication formulée dans le travail de M. Ostroumoff sur les Bryozoaires de la baie de Sébastopol (20). « On a remarqué, écrit M. Ostroumoff (p. 339), chez un grand nombre de Bryozoaires, une mue périodique du tube digestif. La nécessité de cette mue est une conséquence de l'absence d'organes excréteurs particuliers (reins). »

J'avais moi-même consigné cette idée dans mes notes, lorsque, en lisant le mémoire de M. Ostroumoff, je m'aperçus qu'elle n'était pas neuve. Tout récemment, M. Harmer a eu l'obligeance de m'envoyer un intéressant travail (33) dans lequel il recherche spécialement par quel processus s'accomplit l'excrétion chez les Bryozoaires marins, et j'ai été heureux de voir qu'il a pu fournir un certain nombre d'expériences lui permettant de conclure que les produits excrétés s'accumulent en partie dans les parois du canal alimentaire, ce qui le conduit à admettre, avec M. Ostroumoff, que la formation des corps bruns, c'est-à-dire la dégénérescence du polypide, est en relation avec l'absence d'appareil excréteur. Avec les expériences de M. Harmer, l'idée émise par l'auteur russe sort du domaine de l'hypothèse, et j'estime qu'on doit dorénavant l'accepter et admettre que le phénomène de la dégénérescence du polypide est une nécessité résultant de l'absence d'appareil excréteur. Les produits d'excrétion s'accumulant peu à peu dans les tissus du polypide, ceux-ci, progressivement affaiblis, meurent et se désorganisent. Le bryozoïte, subitement privé de ses principaux organes, commence à les régénérer aussitôt et bientôt un ensemble organique nouveau vient remplacer le polypide détruit. Le bryozoïte bénéficie d'un rajeunissement partiel périodique. Quant au corps brun, débris des organes disparus, ou bien il reste dans la cavité générale, ou bien il est évacué au dehors, soit que cette évacuation s'effectue par le procédé

singulier signalé depuis longtemps par Repiachoff (englobement du corps brun par l'estomac du polypide naissant), soit qu'elle ait lieu par le moyen du conduit génital comme chez l'*Alcyonidium duplex* (voir p. 589).

Si l'absence d'organe excréteur nous donne la raison d'être de la dégénérescence du polypide, comment expliquer son renouvellement? Ici, nous n'avons aucune explication à chercher et nous nous bornons à constater le fait, d'ailleurs commun dans le règne animal, d'un être régénérant une plus ou moins grande partie de son organisme.

Existe-t-il, chez les Endoproctes, un phénomène comparable à celui de la formation des corps bruns? — On sait que le calice de la Pédicelline est caduc et est remplacé, après sa chute, par un nouveau calice produit par bourgeonnement à l'extrémité de la tige. Si j'ai bien compris les idées exposées par M. Harmer, dans son étude sur la Pédicelline (12), il me paraît qu'il voit, dans la chute et le renouvellement du calice de la Pédicelline, un phénomène du même ordre que celui de dégénérescence du polypide chez les Ectoproctes. Je ne puis accepter cette manière de voir, car le calice de la Pédicelline n'est pas l'équivalent du polypide de l'Ectoprocte; c'est un bryozoïte tout entier. Ce bryozoïte, arrivé au terme de son existence, disparaît tout entier. Au moment de sa mort, il possède les mêmes organes qu'il a acquis à sa naissance. Il meurt comme meurt un bryozoïte d'Ectoprocte, mais il n'a pas, comme ce dernier, usé plusieurs tubes digestifs pendant sa vie, et c'est là la différence capitale. Mais; dira-t-on, lorsque le calice de la Pédicelline est tombé, un autre calice produit par bourgeonnement vient le remplacer; ne peut-on pas comparer ce fait au renouvellement du polypide? Aucunement, car ce bourgeonnement se produit sur une partie de la colonie: la tige, qui n'est pas partie intégrante du bryozoïte disparu.

Il n'existe donc pas, chez l'Endoprocte, de phénomène comparable à la mue du polypide de l'Ectoprocte; la chute du calice de la Pédicelline n'équivaut pas à la formation du corps brun. L'Endoprocte;

qui est pourvu d'un organe excréteur, n'a pas recours au singulier mode d'excrétion qui consiste, pour l'Ectoprocte, à renouveler, à certaines époques, un ensemble d'organes dont l'activité fonctionnelle est épuisée par suite d'une accumulation incessante de produits de désassimilation.

Influence de l'absence d'organes excréteurs sur la métamorphose de la larve. — C'est également par l'absence d'organe excréteur chez le Cyphonautes que l'on peut comprendre pourquoi, au moment de la métamorphose, son tube digestif, se trouvant dans le même état physiologique que celui d'un bryozoïte sur le point de former son corps brun, dégénère en totalité et ne passe pas à l'adulte. C'est encore par un développement logique de la même idée qu'on s'explique pourquoi la larve de Pédicelline, qui, elle, est pourvue d'un appareil excréteur, ne perd pas son tube digestif pendant la métamorphose et le transmet à l'adulte.

MÉMOIRES CITÉS.

1. ALDER, *A catalogue of the Zooplites of Northumberland and Durham* (Trans. Tyneside Nat. F. Club., 1857).
2. J. BARROIS, *Mémoire sur la métamorphose des Bryozoaires* (Annales des sciences naturelles, 7^e série, t. I).
3. — *Mémoire sur la métamorphose des Bryozoaires* (Annales des sciences naturelles, 6^e série, t. IX).
4. — *Mémoire sur l'embryologie des Bryozoaires* (Lille, 1877).
5. P.-J. VAN BENEDEN, *Recherches sur l'anatomie, la physiologie et l'embryogénie des Bryozoaires* (Bruxelles, 1845).
6. CORI, *Ueber Nierencanälchen bei Bryozoen* (Lotos, 1891, Neue Folge, Bd. XI).
7. C.-B. DAWENPORT, *Cristatella: the origine and development of the individual in the Colony* (Bull. of the Museum of comparative Zoology, vol. XX, n^o 4).
8. E. EHLERS, *Hypophorella expansa. Ein Beitrag zur Kenntniss der mini- renden Bryozoen* (Abhandlungen der Koeniglichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Gattingen, 1876).
9. A. FARRE, *Observations on the minute structure of some of the higher forms of Polypi* (Phil. Trans., 1837).

10. W. FREESE, *Anatomisch-histologische Untersuchung von Membranipora pilosa* (*Archiv für Naturgeschichte*, Bd. I, Jahrgang 54, 1888).
11. B. HATSCHKE, *Embryonalentwicklung und Knospung der Pedicellina echinata* (*Z. f. w. Z.*, Bd. XXIX, 1877).
12. SIDNEY HARMER, *On the life-history of Pedicellina* (*Quarterly Journal of microscopical science*, vol. XXVII, 1887).
13. HELLER, *Die Bryozoen der Adriatisches Meeres*, 1867.
14. T. HINGKS, *A History of the British Polyzoa*, 1880.
15. L. JOLIET, *Contribution à l'histoire des Bryozoaires des côtes de France* (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1^{re} série, vol. XI, 1877).
16. J. JOYEUX-LAFFUIE, *Description du Delagia chaetopteri* (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, 2^e série, vol. VI).
17. A. DE KOROTNEFF, *Sur le développement des Bryozoaires d'eau douce* (*Mémoires de la Société des naturalistes de Kiew*, 1889, en russe).
18. LAMOUREUX, *Exposition méthodique des genres de l'ordre des Poly-piers*, 1821.
19. NITSCHKE, *Beitrag zur Kenntniss der Bryozoen* (*Z. f. w. Z.*, Bd. XXI, 1871).
20. OSTROUMOFF, *Contribution à l'étude zoologique et morphologique des Bryozoaires du golfe de Sébastopol* (*Archives slaves de biologie*, t. II, 1886).
21. H. PROUHO, *Recherches sur la larve de Flustrella hispida* (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, 2^e série, vol. VIII, 1890).
22. — *Sur la reproduction de quelques Bryozoaires cténostomes* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, t. CIX, 1889).
23. — *Sur trois cas de développement libre observés chez les Bryozoaires ectoproctes* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, t. CXII, 1891).
24. REPIACHOFF, *Ueber die ersten embryonalen Entwicklungsvorgänge bei Tendra zostericola* (*Z. f. w. Z.*, Bd. XXX, suppl. 1877).
25. O. SEELIGER, *Die ungeschlechtliche Vermehrung der Endoprocten Bryozoen* (*Z. f. w. Z.*, Bd. XLIX, 1890).
26. — *Bemerkungen zur Knospentwikelung der Bryozoen* (*Z. f. w. Z.*, Bd. L, 1890).
27. VIGELIUS, *Zur Ontogenie der marinen Bryozoen* (*Mittheil. aus der zool. Stat. zu Neapel*, Bd. VI, 1886).
28. *Die Bryozoen gessammelt während der dritten und vierten Polarfahrt des « Willem Barents »* (*Bidragen tot de dierkunde nitgegeven door het genootschap Natura Artis magistra te Amsterdam*, 1884).
29. A. WATERS, *On the Bryozoa of the bay of Naples* (*Annals and Magazine of Nat. History*, 5^e série, vol. XXX, 1879).
30. SALENSKY, *Études sur les Bryozoaires endoproctes* (*Annales des sciences naturelles*, 6^e série, vol. V, 1881).
31. — *Bau und Metamorphose des Pillidium* (*Z. f. w. Z.*, Bd. XLIII, 1886).

32. DAWENPORT, *Observations on budding in Paludicella and some other Bryozoa* (*Bull. of the Museum of Compar. Zool. at Harvard College*, vol. XXII, n° 1).
33. SIDNEY HARMER, *On the nature of the excretory processes in marine Polyzoa* (*Quarter. Journ. of microscopical Science*, 1894).
34. B. HATSCHKE, *Lehrbuch der Zoologie* (Iéna, 1894).

EXPLICATION DES PLANCHES.

Lettres communes à toutes les figures.

- | | |
|---|---|
| <i>a</i> , orifice de la zoécie. | <i>mn</i> , tractus musculo-nerveux du Cyphonautes. |
| <i>ab</i> , organe aboral. | <i>mp</i> , muscles pariétaux. |
| <i>ad</i> , organe adhésif (sac interne). | <i>mpr</i> , mésoderme pariétal. |
| <i>av</i> , arc vestibulaire. | <i>mr</i> , muscle rétracteur. |
| <i>b</i> , bouche. | <i>mv</i> , muscles pariéto-vaginaux. |
| <i>bl</i> , blastopore. | <i>n</i> , ganglion nerveux. |
| <i>c</i> , collerette de soies. | <i>o</i> , œufs libres dans la cavité générale: |
| <i>cb</i> , corps brun. | <i>œ</i> , œsophage. |
| <i>cg</i> , conduit génital (organe intertentaculaire). | <i>or</i> , entrée de l'œsophage. |
| <i>co</i> , couronne ciliée. | <i>ov</i> , ovaire. |
| <i>d</i> , diaphragme. | <i>p</i> , polypide. |
| <i>e</i> , ectoderme pariétal. | <i>p</i> ¹ , polypide spermifère. |
| <i>ec</i> , ectocyste des auteurs. | <i>p</i> ² , polypide ovifère. |
| <i>en</i> , endoderme. | <i>ph</i> , pharynx. |
| <i>es</i> , estomac. | <i>r</i> , rectum. |
| <i>ex</i> , ectoderme. | <i>pi</i> , organe piriforme. |
| <i>f</i> , funicule. | <i>s</i> , spermatozoïdes. |
| <i>g</i> , gaine tentaculaire. | <i>sp</i> , spermatogonies. |
| <i>k</i> , membrane vitelline, enveloppe de l'œuf. | <i>t</i> , tentacules. |
| <i>m</i> , mésoderme. | <i>ts</i> , testicule. |
| | <i>v</i> , invagination vestibulaire. |

PLANCHE XXIII.

Nota. — La couleur noire indique les tissus d'origine ectodermique; la couleur rouge indique les tissus d'origine mésodermique.

- FIG. 1. Coupe sagittale demi-schématique d'un jeune oozoïte de *Flustrella hispida*; *in* invagination nerveuse; *ml*, cellules mésodermiques libres; *h*, épaissement mésodermique destiné à former les muscles pariéto-vaginaux; *j*, invagination ectodermique qui formera l'orifice par où s'épanouira le polypide.
2. Ovaire en voie de développement de l'*Alcyonidium albidum*. Gross., 470 d.
3. Coupe frontale demi-schématique d'un bryozoïte d'*Alcyonidium albidum*

l'ovaire ainsi que les œufs *o*, qui se sont détachés de l'ovaire, sont dessinés à la chambre claire; les éléments figurés de la cavité générale sont supprimés.

- FIG. 4. Très jeune ovaire se développant sur le funicule d'un bryozoïte d'*Alcyonidium albidum*; *o'*, ovules. Gross., 470 d.
5. Une portion du testicule de l'*Alcyonidium albidum*, pour montrer que les spermatogonies sont en rapport avec la couche mésodermique *mpr* et non avec la couche ectodermique *e*. Gross., 470 d.
6. Coupe d'un jeune blastozoïte de *Flustrella hispida* montrant la couche mésodermique *mpr* en dedans de la couche ectodermique *e*; *pol*, ébauche du polypide. Gross., 215 d.

PLANCHE XXIV.

- Fig. 7. Une plaque de communication de la *Pherusa tubulosa*.
8. Extrémité d'un rameau d'une colonie de *Pherusa tubulosa*, vu par la face frontale. Gross., 18 d.
9. Portion d'une colonie de *Flustrella hispida* appartenant à la variété sans épines. Gross., 26 d.
10. Un oozoïte de *Pherusa tubulosa* vu par sa face frontale; *coq*, valves de la larve. Gross., 37 d.
11. Larve de *Pherusa tubulosa* vue de profil. Gross., 37 d.
12. La même vue par la région aborale. Gross., 37 d.
13. Un blastozoïte de *Pherusa tubulosa* vu par sa face basale, pour montrer les plaques de communication *pc*. Gross., 37 d.
14. Portion distale d'un bryozoïte de *Cylindrocœcium dilatatum* montrant deux larves *l* sur le point d'éclore. Gross., 25 d.
15. Le même bryozoïte; la larve la plus âgée, *l'*, a repoussé la paroi devant elle. Gross., 25 d.
16. Le même; la larve *l'* s'est échappée dans l'eau ambiante et a laissé après elle son tube de sortie *q*. Gross., 25 d.
17. Un bryozoïte de *Cylindrocœcium dilatatum* montrant deux œufs *o* en voie de développement, une larve *l* encore enfermée dans la cavité générale et les restes de deux tubes de sortie *q*, qui ont donné passage à deux larves. Gross., 25 d.
18. Plancher du lophophore de la *Pherusa tubulosa* vu de face; *si*, sillon cilié; *fl*, flagellum; dessiné sur le vivant. Gross., 150 d.
19. Colonie de *Pherusa tubulosa* de grandeur naturelle.
20. Une plaque de communication de la *Pherusa tubulosa* vue de face; *po*, pores de communication. Gross., 340 d.
21. Coupe d'une plaque de communication de *Pherusa tubulosa* en place dans la couche colloïde *col*; *pc*, plaque de communication; *po*, pore. Gross., 470 d.
22. Plancher du lophophore de la *Flustrella hispida* vu de face; *si*, sillon cilié; *fl*, flagellum. Gross., 150 d.
23. Une jeune colonie de *Pherusa tubulosa* non encore dressée, de grandeur naturelle.

PLANCHE XXV.

- FIG. 24. Portion d'une colonie d'*Alcyonidium albidum* en reproduction; on aperçoit, par transparence, les œufs dans l'intérieur des bryozoïtes; *o*, œufs venant d'être pondus; *b'*, bryozoïtes incomplets. Gross., 26 d.
25. Portion d'une colonie d'*Alcyonidium variegatum*; *br*, bryozoïtes complètement contractés; *br'*, bryozoïtes incomplètement contractés; *br''*, bryozoïte expulsant une larve *lv*. Gross., 26 d.
26. Un bryozoïte de *Membranipora pilosa* en reproduction (sublimé et carmin aluné); *op*, opercule. Gross., 75 d.
27. Un bryozoïte d'*Hypophorella expansa* en reproduction, dessiné sur le vivant; *st*, stolon. Gross., 85 d.
28. Oozoïte d'*Alcyonidium variegatum*, *cv*, cellules vacuolisées; *b²*, premier blastozoïte; *rp*, ébauche de son polypide. Gross., 75 d.
29. Une cellule de la cavité générale de l'*Alcyonidium variegatum* dans laquelle apparaît une vacuole *vc*. Gross., 340 d.
30. Un bryozoïte d'*Alcyonidium albidum* en reproduction. Gross., 75 d.
31. Portion d'un bryozoïte épanoui d'*Alcyonidium albidum*, pour montrer le passage d'un œuf *o'* dans l'organe intertentaculaire. Gross., 150 d.
32. Une cellule vacuolisée de la cavité générale de l'*Alcyonidium variegatum*; *vc*, vacuole. Gross., 340 d.
33. Larve libre d'*Alcyonidium variegatum*. Gross., 78 d.
- 34, 35. Cellules vacuolisées de l'*Alcyonidium variegatum* chez lesquelles la vacuole *vc* n'a pas encore atteint sa dimension définitive. Gross., 340 d.

PLANCHE XXVI.

Nota. — Toutes les figures de cette planche représentent des préparations au sublimé colorées par le carmin aluné.

- FIG. 36. Un jeune blastozoïte d'*Alcyonidium duplex* dont l'orifice *a* n'est pas encore constitué. Gross., 75 d.
37. Un blastozoïte plus âgé chez lequel apparaît un second polypide *p²*. Gross., 75 d.
38. Funicule d'un polypide ovifère de l'âge de celui de la figure 39, *p²*, montrant un ovule *o'* dans le cordon funiculaire.
39. Un bryozoïte d'*Alcyonidium duplex* avec polypide spermifère *p¹* et polypide ovifère *p²*. Gross., 75 d.
40. Blastozoïte d'*Alcyonidium duplex* plus avancé dans son évolution que le précédent. Un amas de spermatogonies *sp* s'est détaché du polypide spermifère *p¹*; les ovules du polypide ovifère *p²* grossissent. Gross., 75 d.
41. Blastozoïte d'*Alcyonidium duplex* plus avancé que le précédent. Le polypide spermifère se flétrit. Gross., 75 d.
42. Blastozoïte d'*Alcyonidium duplex* plus avancé que le précédent. Le polypide spermifère n'existe plus, il a laissé après lui le corps brun *cb* et les amas de spermatogonies *sp*. Gross., 75 d.
43. Blastozoïte d'*Alcyonidium duplex* plus avancé que le précédent. Les œufs

sont sur le point de se détacher de l'ovaire; une partie des spermatogonies évolue en spermatozoïdes, *ts*. Gross., 75 d.

FIG. 44. Détail pour montrer un amas de spermatogonies dans le tissu mésodermique au contact du cæcum stomacal d'un polypide spermifère. Gross., 470 d.

PLANCHE XXVII.

Nota. — Les figures 46, 50 et 51, qui sont dessinées au même grossissement, permettent de se rendre compte des dimensions respectives de la larve, de l'oozoïte et des blastozoïtes de l'*Alcyonidium duplex*.

- FIG. 45. *Alcyonidium duplex*; les bryozoïtes *br* et *br'* sont supposés vus par transparence, les autres par la lumière directe; *br''*, bryozoïte incomplètement rétracté dont les œufs fixés sur la gaine font saillie à l'extérieur; *br'''*, bryozoïte complètement rétracté. Gross., 26 d.
- 45 bis. Un œuf d'*Alcyonidium albidum*, quelque temps après la ponte. Gross., 90 d.
46. Un bryozoïte d'*Alcyonidium duplex* épanoui; les œufs *l*, en voie de développement, sont fixés autour du diaphragme. Gross., 50 d.
47. Organe intertentaculaire de l'*Alcyonidium duplex* renfermant un débris de corps brun *cb*. Gross., 143 d.
48. Coupe transversale de la couronne tentaculaire de la *Membranipora pilosa*, pour montrer l'histologie de l'organe intertentaculaire *cg*. Gross., 470 d.
49. Coupe transversale de la même couronne tentaculaire, pour montrer l'orifice *cg* de l'organe intertentaculaire dans la cavité générale. Gross., 470 d.
50. Oozoïte d'*Alcyonidium duplex*. Gross., 50 d.
51. Larve libre d'*Alcyonidium duplex* au même grossissement que la figure précédente.
52. Coupe transversale de la couronne tentaculaire de l'*Alcyonidium duplex*, pour montrer l'histologie de l'organe intertentaculaire *cg*. Gross., 470 d.
53. Larve d'*Alcyonidium duplex* vue de profil. Gross., 215 d.
54. Blastozoïte rétracté d'*Alcyonidium duplex* montrant trois œufs en voie de développement fixés autour du diaphragme, un œuf *o* libre dans la cavité générale et deux amas de spermatogonies *sp* fixées sur la paroi (sublimé et carmin aluné). Gross., 75 d.
55. Blastozoïte d'*Alcyonidium duplex* présentant deux polypides ovifères *p*² et *p*³; *l*, œufs en voie de développement (sublimé et carmin aluné). Gross., 75 d.
56. Coupe du pavillon vibratile *pv* et du corps *cg* de l'organe intertentaculaire de l'*Alcyonidium duplex*. Gross., 470 d.

PLANCHE XXVIII.

Alcyonidium albidum.

Nota. — L'enveloppe de l'œuf a été supprimée dans les figures 58, 59, 60, 61 et 62.
Toutes les figures de cette planche sont dessinées sur le vivant.

- FIG. 57. Un œuf d'*Alcyonidium albidum* immédiatement après la ponte. Gross., 340 d.
 58. Embryon d'*Alcyonidium albidum* au stade 32, vu par sa face orale. Gross., 340 d.
 59. Le même en coupe optique vu de profil; *cs*, cavité de segmentation; *gp*, un globule polaire. Gross., 340 d.
 60. Embryon un peu plus âgé montrant la division des cellules endodermiques (coupe optique). Gross., 340 d.
 61. Coupe optique d'un embryon un peu plus âgé que le précédent; les cellules endodermiques ont pénétré à l'intérieur; *bl*, blastopore. Gross., 340 d.
 62. Coupe optique sagittale d'un embryon dont le blastopore est fermé depuis peu. Gross., 340 d.
 63. Stade avec invagination orale *v* et masse endodermique excentrique. Gross., 340 d.
 64. Embryon sortant de son enveloppe. Gross., 340 d.
 65. Jeune larve libre. Gross., 340 d.
 66. Jeune larve plus avancée que la précédente, ayant atteint l'organisation d'un jeune *Cyphonautes*; *or*, entrée de l'œsophage; *va*, chambre antérieure du vestibule; *vp*, chambre anale du vestibule; *ip*, dépression correspondant au futur organe piriforme; *j¹*, *j²*, mamelons précurseurs de la formation de l'anneau vestibulaire et de la division de la couronne ciliée; *cut*, cuticule. Gross., 340 d.

Hypophorella expansa.

- FIG. 67. OÛf immédiatement après la ponte. Gross., 340 d.
 68. Embryon au stade de sterrogastula. Gross., 340 d.
 69. Embryon plus âgé que le précédent; le blastopore est fermé, mais l'invagination vestibulaire n'a pas encore commencé à se produire. Gross., 340 d.
 70. Jeune larve libre. Gross., 340 d.
 71. Larve plus âgée que la précédente, chez laquelle le rectum n'est pas encore formé; *or*, entrée de l'œsophage. Gross., 340 d.
 72. Jeune *Cyphonautes* dont le tube digestif vient de se compléter par la formation du rectum *r*; *j¹*, un des deux mamelons postérieurs de la face orale; *av*, arceau vestibulaire vu par transparence à travers la paroi de droite. Gross., 340 d.
 73. Jeune *Cyphonautes* plus avancé que le précédent; *cl*, cils tactiles. L'arceau vestibulaire *av* est complet, les mamelons antérieurs *j²* sont apparus et la place de l'organe piriforme est indiquée par l'enfoncement *ip*; la région moyenne de la couronne perd ses cils. Gross., 340 d.

- FIG. 74. Le même vu par la face orale. Gross., 340 d.
 75. Détail de la base de la couronne tentaculaire d'un bryozoïte d'*Hypophorella* en reproduction; *pg*, pore génital. Gross., 215 d.
 76. Le même, au moment de l'évacuation d'un œuf *o*. Gross., 215 d.

PLANCHE XXIX.

Membranipora pilosa.

- FIG. 77. Un œuf libre dans la cavité générale, avant la ponte. Gross., 340 d.
 78. Un œuf immédiatement après la ponte. Gross., 340 d.
 79. Un œuf après l'expulsion du premier globule-polaire *gp*. Gross., 340 d.
 80. Stade à deux blastomères. Gross., 340 d.
 81. Stade à seize blastomères. Gross., 340 d.
 82. Embryon au stade 32 vu par la face orale. Gross., 340 d.
 83. Embryon ayant dépassé le stade 32 montrant la multiplication des cellules de la face aborale. Gross., 340 d.
 84. Stade de sterrogastrula. Gross., 340 d.
 85. Le blastopore est fermé, on aperçoit par transparence la masse endodermique *en*; la face orale s'élargit. Gross., 340 d.
 86. Vue postérieure d'un embryon dont le pôle aboral ainsi que les bords de la face orale sont soudés à l'enveloppe *k*. Cet embryon est au stade correspondant à celui de la figure 63.
 87. Jeune larve libre un peu plus âgée que la précédente; l'enveloppe de l'œuf a disparu; c'est le stade correspondant à celui de la figure 64. Gross., 340 d.
 88. Jeune larve dont le mésentéron vient d'entrer en communication avec le fond du vestibule. Gross., 340 d.
 89. Coupe optique sagittale montrant l'invagination rectale. Gross., 340 d.
 90. Jeune Cyphonautes un peu plus âgé que le Cyphonautes d'*Alcyonidium albidum* représenté figure 66; *ad*, invagination qui formera l'organe adhésif; *va*, chambre vestibulaire antérieure; *vp*, chambre postérieure; *cut*, formation cuticulaire; *j*¹, *j*², mamelons de la face orale dont l'apparition a précédé la formation de l'arceau *av* et la division de la couronne ciliée. Gross., 340 d.

PLANCHE XXX.

Nota. — Dans l'examen des coupes se rapportant à la larve de Pédicelline, il faut tenir compte de l'état de contraction de la larve produit par les réactifs.

- FIG. 91. Coupe d'une larve de Pédicelline suivant la direction $\alpha\beta$ de la figure 99; *fc*, dépression postorale (*Centrale Falte des Atriums*); *cp*, protubérance ciliée (épistome, de Harmer); *g*², masses glandulaires latérales. Gross., 340 d.
 92. Coupe optique d'un Cyphonautes complètement développé; *coq*, valves chitineuses; *cop*, coupe de la bande ciliée postérieure qui se réunit en *j*' à l'arceau vestibulaire *av*; *coa*, coupe de la bande ciliée antérieure qui

se prolonge, en arrière, jusqu'en f^2 (les cils des parties latérales gauches des bandes ciliées ne sont pas visibles sur la figure; ils sont masqués par l'épaisseur des bandes elles-mêmes); fc , dépression ou gouttière ciliée de l'organe piriforme; fa , fossette antérieure; pl , plumet vibratile; va , chambre antérieure du vestibule; vp , chambre postérieure ou anale; q , cornes de l'organe adhésif ad ; gl , cellules mésodermiques bourrées de granules réfringents; ma , muscle adducteur des valves. Gross., 215 d.

- FIG. 93. Coupe d'une larve de Pédicelline suivant $\gamma\delta$ de la figure 99; ca , cône anal; g^2 , masses glandulaires latérales. Gross., 340 d.
94. Schéma de l'organe adhésif d'un Cyphonautes, vu par la face orale; q , cornes de l'organe; ma , muscle adducteur des valves.
95. Une portion de la couronne ciliée du Cyphonautes, en coupe longitudinale; cc , cellules de la couronne; nc , faisceau nerveux. Gross., 470 d.
96. Coupe d'une larve de Pédicelline suivant αx de la figure 99; α , œsophage; fm , fibres musculaires agissant sur la protubérance ciliée; cp , cellules du plumet vibratile; ab , coupe effleurant l'organe aboral. Gross., 340 d.
97. Coupe transversale de l'organe piriforme du Cyphonautes; g^2 , masses glandulaires latérales; fc , gouttière ciliée; nl , faisceaux nerveux latéraux se réunissant en na de la figure 98; fmp , fibres musculaires; fn , fibres nerveuses. Gross., 470 d.
98. Coupe sagittale de l'organe piriforme du Cyphonautes; g^2 , masse glandulaire gauche; g^1 , masse glandulaire médiane; fc , gouttière ciliée; fa , fossette antérieure; cp , cellules du plumet vibratile; cc , cellules de la couronne ciliée; coq , valve chitineuse; fm , fibres musculaires du tractus musculo-nerveux; fn , fibres nerveuses de ce même tractus; fmp , prolongement des fibres musculaires fm , aboutissant au plumet cp ; gl , cellules mésodermiques à granules réfringents; na , point de rencontre des faisceaux latéraux nl de la figure 97; nx , faisceau nerveux. Gross., 470 d.
99. Coupe sagittale d'une larve de Pédicelline; α , œsophage; ca , cône anal; cp , cellules du plumet de la protubérance ciliée; gn , ganglion nerveux; cf , cellules ciliées de la fossette qui pénètre dans le ganglion nerveux; tr , tractus fibrillaire qui relie le ganglion à l'organe aboral; u , extrémité d'une masse latérale glandulaire (g^2 , fig. 91); fc , dépression postorale (*Centrale Falte des Atriums*, de Hatschek).
100. Schéma sur lequel le trajet du système nerveux du Cyphonautes est indiqué en forts traits noirs.