

# Recherches sur le développement des Arachnactis.

CONTRIBUTION A LA MORPHOLOGIE DE CÉRIANTHIDES,

PAR

ÉDOUARD VAN BENEDEN.

(PLANCHES III à V.)

Dans un mémoire qui parut dans le cours de l'année dernière, M. Boveri <sup>(1)</sup> a cherché à établir que les diverses tribus que l'on a distinguées dans le groupe des Actiniaires peuvent être déduites d'une seule et même forme primitive. Les Edwardsies, ces élégantes petites anémones à huit cloisons mésentériques, que M. de Quatrefages a le premier décrites et qu'il a dédiées à H. Milne Edwards, seraient les représentants actuels, peu modifiés, d'un type ancestral commun à tous les Malacodermés. Cette conclusion repose en partie sur des données embryologiques (Edwardsies, Hexactiniaires, Cérianthides), en partie sur des faits d'ordre anatomique (Zoanthines, Monaulées, Gonactinies et Paractinies).

Les observations concordent pour établir l'existence, chez toutes les Hexactinies, d'un stade assez prolongé pendant la durée duquel la larve possède huit cloisons complètes; ces cloisons répondent, non seulement par le nombre et l'ordre

---

(1) BOVERI. *Ueber Entw. und Verwandtschaftsbeziehungen der Aktinien*. Z. f. w. z. 49<sup>ter</sup>. Bd., 1889.

suivant lequel elles apparaissent, mais aussi par l'ordonnance de leurs muscles longitudinaux, aux huit sarcoseptes des Edwardsies. C'est ce qui résulte notamment des recherches de Haddon (1) sur *Halcampa* et *Peachia*, de J. Playfair Mac Murrich (2) sur *Aulactinia* et de Boveri sur diverses Hexactinies de la Méditerranée. En tirant de ce fait la conclusion que les Hexactinies sont issues de Zoophytes organisés à la manière des Edwardsies actuelles, Boveri n'a fait que reproduire la thèse soutenue précédemment par Haddon et Playfair Mac Murrich : ces auteurs ont été les premiers à affirmer que les Hexactinies passent, dans le cours de leur évolution individuelle, par le stade *Edwardsia*.

Boveri rapporte dans son mémoire les observations sur lesquelles il s'appuie pour étendre cette conclusion aux Cérianthides. Il rattache au genre *Arachnactis*, une larve ovoïde, dépourvue de tentacules, ressemblant à tel point à une jeune Edwardsie ou à une Hexactinie Edwardsiforme, que, n'étant la présence dans la paroi du corps d'une couche de fibrilles musculaires longitudinales, l'on ne soupçonnerait pas avoir à faire à une larve de Cérianthide. Nous verrons plus loin ce qu'il faut penser de la détermination de Boveri ; toujours est-il que, pour avoir considéré cette larve comme un jeune *Arachnactis*, c'est sur des faits d'ordre embryologique que Boveri croit pouvoir s'appuyer pour étendre aux Cérianthides la thèse que Haddon et Mac Murrich ont formulée quant à l'origine des Hexactiniales.

L'on ne possède jusqu'ici aucun renseignement sur le développement des Zoanthines, des Monaulées, des Gonactinies et des Paractinies ; mais ce que nous savons de leur organisation nous autoriserait à penser, s'il faut en croire Boveri, que ces

---

(1) HADDON. *Note on the arrangement of the mesenteries in the parasitic larva of Halcampa chrysanthellum*. *Scient. proc. roy. Dublin. Soc.*, vol. V. Pt. VI, 1887.

(2) PLAYFAIR MAC MURRICH. *On the occurrence of an Edwardsia stage in the freewimming Embryos of an Hexactinian*. *John Hopkins. Univ. Circ.*, vol. VIII, n° 70.

groupes peuvent être déduits, eux aussi, du type des Edwardsies.

J'ai combattu cette manière de voir en ce qui concerne les Zoanthines (1). L'étude que j'ai eu l'occasion de faire d'une larve voisine de la larve de Semper ne permet guère de douter que cette larve ne se rapporte à l'évolution de l'un ou de l'autre genre de la tribu des Zoanthines (microtype). Chez ces larves, trois paires de cloisons seulement sont unies au pharynx ; trois autres sont incomplètes. Le stade caractérisé par la présence de six macroseptes est de longue durée, et il est fort probable qu'aucune des cloisons incomplètes ne se fixe jamais au tube pharyngien. En effet, postérieurement à la publication de ma note, j'ai obtenu, par M. Hensen, deux nouveaux exemplaires de la même larve. Le plus grand des deux individus mesurait au delà de 13 millimètres de longueur, tandis que le premier exemplaire que j'ai eu entre les mains dépassait à peine 6 millimètres. Nonobstant ces différences de dimension considérables, les nouveaux exemplaires ne portent toujours que douze cloisons, dont six macroseptes et six microseptes ; ces derniers sont à peine indiqués dans la région du corps traversée par le pharynx. Le stade à six cloisons complètes est donc au moins aussi prolongé chez les Zoanthines que le stade à huit mésentéroïdes chez les Hexactinies. Tous les détails relatifs à l'organisation de ces larves établissent clairement que, contrairement à ce qu'a supposé Boveri, les Zoanthines ne passent pas, dans le cours de leur développement, par le stade *Edwardsia*.

La thèse est-elle mieux établie en ce qui concerne les Cérianthides ?

Avant d'examiner la valeur des observations sur lesquelles repose la conclusion formulée par Boveri, je dois dire quelques mots de l'orientation qu'il convient de donner à un Cérianthe. De la position que l'on attribue à l'animal dépend, en effet, la qualification de ses faces.

(1) EDOUARD VAN BENEDEN. *Une larve voisine de la larve de Semper* (Bull. Acad. roy. de Belgique, 1890) *Archives de biologie*, t. X, 1890.

J. Haime a le premier reconnu l'existence, chez le *Cerianthus membranaceus*, d'une symétrie bilatérale nettement accusée. Toutes les observations ultérieures ont confirmé cette conclusion, non seulement en tant que s'appliquant aux Cérianthides, mais dans son extension à tout l'ensemble des Anthozoaires.

Cette symétrie suppose la présence de deux faces semblables dites latérales, de deux faces dissemblables dont l'une est appelée dorsale, l'autre ventrale, d'une extrémité antérieure et d'une extrémité postérieure. L'on considère généralement comme extrémité antérieure, chez les Cérianthes et en général chez tous les Anthozoaires, le disque qui porte la bouche et les tentacules ; l'on appelle postérieure l'extrémité opposée, celle par laquelle se fait la fixation chez la plupart des Actinozoaires, celle qui porte un orifice aboral chez les Cérianthides.

Dès lors, les faces qui répondent l'une au sulcus, l'autre au sulculus de Haddon, doivent être appelées l'une ventrale, l'autre dorsale. Kölliker qui, le premier, reconnut la symétrie bilatérale des Pennatulides, a appelé ventrale la face des polypes octactiniens, qui répond à la loge directrice et au sulcus, dorsale la face opposée. Ces désignations ont été étendues à l'ensemble des Anthozoaires : on a qualifié de ventrale la face du corps des Cérianthes qui correspond au sillon pharyngien, au siphonoglyphe de Hickson (Hertwig, Vogt, Boveri, P. Fischer). Il fallait qu'il en fût ainsi pour rester dans les termes de la nomenclature proposée par Kölliker et en ce sens Hertwig a eu parfaitement raison de rejeter les désignations inverses employées par Haacke. L'on ne peut, en effet, appeler dorsale chez un Cérianthide la face homologue à la face ventrale d'un Octocoralliaire.

Mais il est à remarquer que la nomenclature de Kölliker est toute conventionnelle, au même titre que celle qu'emploient les botanistes, quand ils se servent des mots dorsal et ventral pour désigner les faces dissemblables des fleurs zygomorphes (Orchidées, Papilionacées, Scrophulariées, Labiées). Kölliker n'a été guidé par aucune considération d'ordre morphologique, quand il a proposé sa nomenclature ; il eût pu tout aussi bien appeler dorsal ce qu'il a nommé ventral et vice versâ.

Conventionnelles aussi sont les désignations employées pour désigner les faces orale et aborale. En employant les mots antérieur et postérieur pour dénommer les extrémités d'un Octocoralliaire ou d'un Zoanthaire, l'on n'a nullement entendu établir un rapprochement morphologique entre ces extrémités et les extrémités antérieure et postérieure du corps des Métazoaires supérieurs.

N'existe-t-il en fait aucun rapport entre un Actinozoaire et un Annelé ou un Chordé ?

Les connaissances que l'on possède aujourd'hui sur l'organisation et le développement des Anthozoaires justifient pleinement, à mon avis, un rapprochement entre les Métazoaires segmentés et les Anthozoaires. Je partage entièrement l'opinion de Sedgwick et de Caldwell d'après laquelle le disque qui porte la bouche et les tentacules, chez les Actinozoaires, répond morphologiquement à la face neurale des Annelés, des Arthropodes et des Chordés. Je pense, comme ces auteurs, que la bouche des Cnidaires est homologue à la fente blastoporique des Artiozoaires. *Les diverticules cœlomiques qui sont, ontogéniquement parlant, la cause de la segmentation, répondent aux loges mésentériques des Anthozoaires* et les cloisons intersegmentaires sont anatomiquement équivalentes aux sarco-septes.

C'est l'étude du Cérianthe et la comparaison de cet organisme avec les larves de l'*Amphioxus* et du Péripate qui m'ont conduit à cette conviction.

1° Les diverticules cœlomiques se forment par paires, comme les loges mésentériques des Cérianthides ;

2° Toute nouvelle paire de septes apparaît, chez les Cérianthes, en arrière des septes précédemment formés ; il en est de même des cloisons intersegmentaires chez les Artiozoaires ;

3° La partie antérieure du cœlentéron reste indivise et médiane chez la larve de l'*Amphioxus* ; elle constitue la dilatation préchordale des Céphalochordés et des Ascidiens. Les diverticules cœlomiques de la première paire siègent en arrière

de cette dilatation antérieure du tube digestif. De même, chez les Cérianthes, il existe une loge médiane qui porte le tentacule médian et précède, topographiquement parlant, les loges mésentériques de la première paire ;

4° Les diverticules coelomiques prennent naissance du côté de la face neurale chez tous les Artiozoaires ; de même les sarcoseptes apparaissent sur la face orale chez les Cérianthes.

Il convient d'orienter un Cérianthe en se basant sur les rapprochements que je viens d'indiquer : en conséquence, j'appelle antérieure, et non ventrale, la face caractérisée par la présence de la loge directrice, du tentacule médian et du sulcus, postérieure la face qui répond au lieu de formation des nouvelles cloisons ; je désigne sous le nom de neurale, la face qui porte la bouche et les tentacules, aneurale (dans le sens de abneurale), la face opposée.

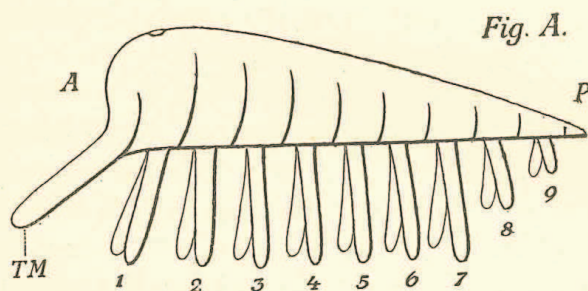
Suivant que l'on compare le Cérianthide à un Annelé ou à un Chordé, la face neurale sera dirigée en bas dans le premier cas, en haut dans le second. Il vaut mieux placer le Cérianthide la face orale dirigée en bas et l'appeler ventrale, parce que, suivant les observations concordantes de M. Sars et d'Alex. Agassiz, les Arachnactis se meuvent naturellement dans cette position, tant qu'ils nagent librement à la surface de la mer.

Il résulte de ce qui précède, que la face latérale des Anthozoaires que les auteurs appellent droite, est pour moi la face gauche, et vice versâ. Ce qui pour eux est ventral, est pour moi antérieur. Je nomme postérieur ce qu'ils qualifient de dorsal.

Les considérations que je viens d'exposer ici en termes sommaires seront développées et discutées dans la monographie des Cérianthides que je prépare. J'ai voulu seulement, pour le moment, poser quelques jalons, définir l'orientation que j'attribue aux Cérianthides et préciser le sens des termes antérieur, postérieur, ventral et dorsal, fréquemment employés dans la partie descriptive du présent travail. Un mot encore.

Chez les Métazoaires supérieurs, le corps est très allongé dans le sens antéro-postérieur, et en même temps la face aneurale est peu écartée de la face neurale. S'il en était de même

chez les Anthozoaires, les analogies indiquées ci-dessus seraient plus apparentes. Rien n'empêche de supposer que le pôle aboral se rapproche du pôle oral, et que le corps, de cylindroïde qu'il est chez la plupart des espèces, devienne discoïdal. Dans le matériel que je tiens de M. Hensen, j'ai trouvé plusieurs *Arachnactis* qui affectent cette forme discoïdale. Un semblable *Arachnactis*, vu par sa face latérale gauche, peut être représenté schématiquement comme ci-dessous (fig. A).

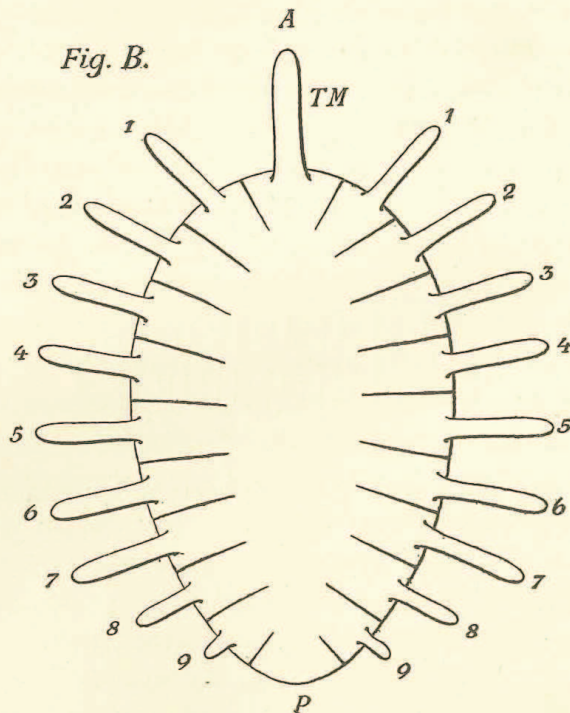


L'extrémité antérieure, caractérisée par le tentacule médian (TM), est à gauche, dans la figure; l'extrémité postérieure, où se forment transversalement les nouvelles paires de septa, est à droite; les tentacules paires, 1, 2, 3, etc., décroissent d'avant en arrière. Ces numéros d'ordre indiquent en même temps que leur degré d'écartement de l'extrémité antérieure, l'ordre de formation, ou si l'on veut, l'âge relatif de ces organes (voir plus loin). La face aneurale est en haut, la face neurale en bas. Les cloisons mésentériques sont dirigées verticalement; elles se développent de la face neurale vers la face aborale, comme chez les Chordés (*Amphioxus*) et les Annelés (*Péripate*).

La figure B représente schématiquement l'animal en projection horizontale. L'extrémité antérieure est en haut; elle répond à la loge directrice et au tentacule médian (TM); à l'extrémité postérieure (P) se voit une loge médiane destinée à être subdivisée par formation successive de nouvelles paires de cloisons et de loges et préside ainsi à l'allongement progressif du corps.

Il existe donc parmi les Anthozoaires des formes, les Cérianthides, chez lesquels l'accroissement en longueur et la formation

successive d'un nombre croissant d'organes similaires, procèdent d'un point unique et s'accomplissent de la même manière que chez les Artiozoaires. C'est là le point de rapprochement que j'ai tenu à mettre en lumière.



Il me paraît présenter, en effet, une portée générale. L'organisme des Métazoaires procède tout entier de deux couches cellulaires adjacentes entre elles, l'interne délimitant une cavité digestive primordiale appelée archenteron ou mieux cœlenteron. Ce stade embryonnaire, auquel Hæckel a donné le nom de gastrula, ne se forme pas toujours de la même manière et nous ignorons encore quel est son mode primordial de formation. L'intérêt qui s'attache à la présence de cette phase didermique dans le cours de l'évolution de tous les métazoaires résulte d'abord de sa généralité, ensuite de l'existence dans la nature actuelle d'un groupe d'organismes qui, pendant toute la durée de la vie individuelle se présentent à nous comme des gastrula à peine modifiées : chez les hydrozoaires les complications



que subit la gastrula, dans le cours de l'évolution individuelle, sont réductibles à un petit nombre de processus très simples. C'est pourquoi la gastrula pourrait être tout aussi bien appelée *Hydrula*.

Chez les Métazoaires segmentés, la gastrula se complique ultérieurement par la formation de diverticules cœlomiques disposés par paires. Dans mon opinion, les Cérianthides représentent à l'état permanent ce stade transitoire de l'évolution des Artiozoaires, c'est pourquoi je désigne sous le nom de *Cerianthula* le stade embryonnaire, succédant à la gastrulation, caractérisé par la présence d'un certain nombre de diverticules cœlomiques, symétriques deux à deux, qui sont le point de départ de la métamérisation. De même que le processus primordial de la genèse d'une gastrula a subi dans les divers groupes, voire même dans les limites d'un même groupe naturel de multiples altérations cœnogénétiques, de même la formation des saccules cœlomiques par évagination a pu s'altérer par des causes cœnogénétiques d'ordres divers. Mais l'on ne peut douter que la cavité du corps cloisonné d'un annélide ne soit homologue à la cavité du corps d'un Arthropode, d'un Amphioxus ou d'un Vertébré et, malgré les différences que l'on constate dans la genèse, il est éminemment probable que les segments mésoblastiques des Artiozoaires possèdent chez tous la même valeur anatomique et ont leur origine phylogénique dans le cloisonnement du cœlentéron chez les Anthozoaires.

Je pense en d'autres termes que des organismes constitués à la manière des Cérianthides actuels ont été la souche des Annelés, des Arthropodes et des Chordés et que le stade *Cerianthula*, que l'on observe dans le cours de l'évolution ontogénique des animaux à composition métamérique a sa raison d'être dans la présence d'organismes cérianthiformes dans la lignée ancestrale des Artiozoaires.

L'on sait, grâce à C. Vogt, que, chez les Cérianthides, le nombre des cloisons augmente progressivement, par suite de la formation de nouvelles paires de septes en arrière des paires précédemment formées. L'on peut dire d'une manière

générale que leur longueur, proportionnelle à leur âge, décroît d'avant en arrière. Von Heider a distingué, il est vrai, deux sortes de cloisons : les unes portent les produits sexuels, les autres en sont dépourvues; les premières ont été appelées fertiles, les autres stériles. Une cloison stérile est toujours interposée entre deux cloisons fertiles, et vice versa. Toute cloison stérile est plus courte que les cloisons fertiles qui l'avoisinent. Les frères Hertwig ont donné le nom de Septes directeurs aux très longues cloisons qui, chez le Cérianthe membraneux, s'étendent seules jusqu'au voisinage du pôle aboral. Ils ignoraient, ce que von Heider a le premier reconnu, qu'une paire de septes insérés en avant des précédents ne dépassent guère le bord libre du pharynx. Ce sont ces cloisons relativement très courtes et non pas les cloisons très longues délimitant la *gouttière interlamellaire impaire* de J. Haime, qui répondent aux cloisons directrices des autres Anthozoaires. Les septes directeurs sont donc beaucoup plus courts que les cloisons de la seconde paire, lesquelles sont les plus longues de toutes et s'étendent jusqu'au voisinage du pôle aboral. Mais si l'on fait abstraction des cloisons qui délimitent la loge directrice, la loi relative à la décroissance des cloisons d'avant en arrière se vérifie, tant pour les cloisons fertiles que pour les cloisons stériles. De plus, l'ordre topographique répond à l'ordre évolutif : les cloisons sont d'autant plus âgées qu'elles sont plus voisines des septes directeurs. C. Vogt a le premier établi cette loi par l'étude comparative qu'il a faite d'une série de larves d'*Arachnactis*. Malheureusement les plus jeunes de ces larves étaient déjà pourvues de plusieurs paires de cloisons et l'on peut se demander si la loi s'applique aux premières paires, aux septes directeurs et aux trois paires qui les avoisinent.

Boveri, se fondant sur des observations qu'il a eu l'occasion de faire sur de jeunes larves rapportées par lui au genre *Arachnactis*, répond négativement à cette question; il cherche à établir que les quatre paires ventrales des Cérianthides sont homologues aux cloisons des Edwardsies, et que les Cérian-

thides passent, dans le cours de leur développement individuel, par le stade *Edwardsia*.

Les jeunes larves étudiées par Boveri étaient ovoïdes, totalement dépourvues de tentacules et mesuraient deux tiers de millimètre, suivant leur grand axe. Elles ont été coupées transversalement. La cavité cœlentérique s'est montrée subdivisée, par quatre paires de cloisons mésentériques, en huit cavités mésentéroïdes, dont deux médianes et six latérales, symétriques deux à deux. Au voisinage du pôle oral, toutes ces cloisons s'insèrent au tube pharyngien; plus bas, chacune d'elles est garnie, suivant son bord libre, par un bourrelet mésentérique dont la structure est identique à celle de l'épithélium interne du pharynx.

Deux cloisons sont plus longues que les autres et divisent la cavité de la larve en deux chambres inégales, l'une ventrale, plus petite, l'autre dorsale, plus étendue <sup>(1)</sup>. Dans la chambre dorsale, se voient deux paires de septes; il n'en existe qu'une seule dans la chambre ventrale. Des deux paires dorsales, celle qui est adjacente à la paire principale ne le cède que très peu en longueur à cette dernière, tandis que l'autre est notablement plus courte. La paire ventrale est la plus courte des quatre.

Toutes ces cloisons sont pourvues d'une couche de fibrilles musculaires longitudinales; mais tandis que l'une des paires porte ses fibrilles sur la face dorsale, les trois autres sont pourvues d'une couche de fibrilles sur la face qui regarde vers la face ventrale. Bref, l'arrangement des muscles est identique à la disposition caractéristique qu'Andres a découverte chez les Edwardsies et qui se retrouve également au stade du développement des Hexactinies caractérisé par la présence de huit cloisons mésentéroïdes.

A en croire Boveri, les Cérianthides seraient donc constitués, à un moment donné de leur évolution, et cela avant l'apparition

---

<sup>(1)</sup> Les mots dorsal et ventral sont pris ici dans le sens qui leur est attribué par Hertwig, Vogt et Boveri.

des premiers tentacules, comme les Edwardsies et leurs quatre premières paires de cloisons seraient homologues d'une part aux mésentéroïdes des Edwardsides, d'autre part aux quatre premières paires des Hexactinies. Boveri en conclut que les Cérianthides comme les Hexactinies sont issus d'organismes constitués à la façon des Edwardsies de la nature actuelle.

Malheureusement, le matériel que Boveri a eu à sa disposition ne lui a pas permis de décrire les stades ultérieurs du développement de ses larves ovoïdes. Les larves les plus voisines du premier stade étudié portaient déjà trois paires de tentacules marginaux très développés et une quatrième paire en voie de formation ; ces mêmes larves montraient, en outre, les ébauches de deux paires de tentacules labiaux. Le tentacule médian n'avait pas encore fait son apparition. C'est donc, non pas sur l'étude d'une série évolutive complète, mais, en définitive, *sur l'examen d'un seul stade de développement, que Boveri fonde son hypothèse.*

Il y a lieu de se demander ce qui a pu autoriser Boveri à affirmer que les larves ovoïdes qu'il a décrites sont des larves d'Arachnactis.

Elles ont été recueillies à la surface de la mer, en même temps que de jeunes Arachnactis ; mais en résulte-t-il qu'elles appartiennent au cycle évolutif de ces dernières ?

J'ai pris la liberté d'exprimer à Boveri mes doutes sur ce point. Dans une première lettre qu'il m'écrit, en réponse à celle que je lui avais adressée pour lui demander des éclaircissements, il insiste sur l'existence, chez ses larves ovoïdes, d'une couche de fibrilles musculaires longitudinales à la face externe de la lamelle fondamentale de la paroi murale.

On sait que les Edwardsies, pas plus que les Hexactinies, ne portent jamais de fibres longitudinales dans la paroi du corps, tandis que les Cérianthes possèdent une couche musculaire ectodermique très puissante.

Si réellement les points brillants que Boveri a figurés à la face externe de la lamelle fondamentale de ses larves, ne pouvaient être interprétés que comme étant les sections transver-

sales de fibrilles musculaires longitudinales, l'argument de M. Boveri aurait de la valeur ; mais tous ceux qui ont eu sous les yeux des coupes de jeunes larves de Zoanthaires savent qu'il n'est pas facile de distinguer des points brillants résultant de la section transversale de fibrilles musculaires, de granulations d'autre nature.

Il faut croire qu'après la publication de son mémoire, Boveri lui-même a eu des doutes sur l'exactitude de son interprétation. Il m'écrit, en effet, qu'il regrette, n'ayant pas ses préparations sous la main, de ne pouvoir les soumettre au contrôle d'un nouvel examen.

Nous possédons d'ailleurs quelques données sur les premiers stades du développement du *Cerianthus membranaceus*. Ces données, nous les devons aux recherches de J. Haime et de Kowalewsky (<sup>1</sup>). Les observations de J. Haime datent malheureusement d'une époque où la technique microscopique était encore à ses débuts. J. Haime n'a pu fournir aucun renseigne-

(<sup>1</sup>) Jourdan a eu également à sa disposition de jeunes larves de Cérianthes, mais il ne s'est pas occupé de la formation des sarcoseptes. — Je pense avec Leuckart, A. Agassiz et C. Vogt, que les larves dont Busch a suivi le développement et qu'il a désignées sous le nom de *Dianthea nobilis*, se rapportent à un Cérianthe. C. Vogt fait observer que la forme circulaire que Busch assigne à la bouche de ses larves plaide contre cette opinion et il suppose que les observations de Busch sont entachées d'erreur sur ce point. Je ne pense pas que l'objection de Vogt soit fondée. Je possède de jeunes *Arachnactis* dont la bouche, au lieu d'affecter l'apparence d'une fente étroite, est fortement distendue, au point d'être aussi large que longue. Il est à remarquer, du reste, que toutes les figures produites par Busch, à l'exception d'une seule, notamment ses figures 3, 4, 7 et 8, représentent la bouche sous la forme d'une fente délimitée par deux lèvres très saillantes. Mais il est un autre point dans les observations de Busch, qui mérite d'être pris en considération. Busch fait apparaître un tentacule latéral, impair, entre les tentacules plus anciens, d'un côté seulement du plan médian. Ce tentacule (le sixième) est représenté dans la figure 5 (moitié droite de la figure). Si cette observation était exacte, il faudrait renoncer à voir un Cérianthe dans le *Dianthea nobilis*. Mais je soupçonne que Busch a commis une erreur en figurant un sixième tentacule entre les tentacules latéraux précédemment formés. Dans la figure 6, qui représente un stade très voisin de celui qui a été dessiné dans la figure 5, l'on ne voit aucune trace de ce sixième tentacule. En outre, dans la figure 7, représentant un stade plus avancé, l'on distingue les tentacules 6 et 7 insérés au voisinage l'un de l'autre, à l'extrémité de la bouche opposée à celle qui répond au tentacule médian. Le soi-disant sixième tentacule de la figure

ment sur l'organisation des larves qu'il a eues sous les yeux. Il n'en est pas de même de Kowalewsky. L'éminent embryologiste russe a fait des coupes de tous jeunes stades embryonnaires.

Il a constaté :

1° Que l'endoderme se forme par invagination et que le Cérianthe passe, dans le cours de son développement, par le stade gastrula ;

2° Que le tube pharyngien se forme par refoulement de cette partie de la paroi du corps qui entoure immédiatement la bouche de la gastrula. Les deux feuillets prennent part à ce refoulement. Il s'opère de manière à amener la formation de deux culs-de-sacs endodermiques siégeant l'un d'un côté, l'autre de l'autre côté du tube pharyngien. Celui-ci est aplati et présente à considérer deux faces et deux bords ; les faces répondent aux deux culs-de-sacs endodermiques ; les bords ne sont pas seulement adjacents à la paroi du corps, mais unis à cette paroi, l'ectoderme du pharynx étant immédiatement apposé, le long de ces bords, à l'ectoderme externe, sans interposition d'aucune couche endodermique ;

3° Que chacun des culs-de-sacs endodermiques se subdivise bientôt, en deux loges, par la formation d'une cloison réunissant la paroi du corps aux faces latérales du pharynx. A ce moment, les deux premières paires de tentacules ont fait leur apparition ; ils répondent aux quatre premières loges mésentériques.

Ces résultats de A. Kowalewsky sont inconciliables avec ceux de Boveri. Ils démontrent, en effet, qu'au moment de

δ ne représente-t-il pas le tronc effilé de la larve vu en raccourci, se projetant dans la figure entre deux tentacules latéraux ?

En ce qui concerne les premiers stades du développement larvaire du genre *Arachnactis*, nous ne possédons que les observations d'Alex. Agassiz sur l'espèce *Arachnactis brachiolata*. Agassiz a fort bien étudié l'ordre de succession des tentacules, mais il n'a fourni aucun renseignement en ce qui concerne la formation des cloisons et des loges mésentériques. C. Vogt et Boveri n'ont eu à leur disposition que des larves déjà fort avancées dans leur développement. Quant à la larve ovoïde que Boveri a rapportée au cycle évolutif du genre *Arachnactis*, elle n'appartient très probablement pas à un Cérianthide.

l'apparition des deux premières paires de tentacules, il n'existe encore que deux paires de cavités mésentériques et une paire unique de septes. A en croire Boveri, au contraire, il existerait déjà, préalablement à l'apparition des premiers tentacules, quatre paires de mésentéroïdes et huit loges, dont deux seraient médianes.

Il est vrai que les larves étudiées par Kowalewsky se rapportent à un vrai Cérianthe, tandis que Boveri considère ses larves ovoïdes comme de jeunes Arachnactis. Mais il est bien difficile d'admettre qu'il existerait des différences aussi profondes dans le développement de deux genres si voisins qu'il n'y aurait pas lieu de s'étonner s'il venait à être démontré que les Arachnactis sont les larves de vrais Cérianthes.

Il est étrange que Boveri ne fasse aucune mention des résultats de Kowalewsky. Je ne puis m'expliquer son silence qu'en supposant que Boveri, à raison même des différences profondes que l'éminent naturaliste russe a signalées entre le développement des Cérianthides et celui des autres Actiniaires, a eu de la peine à admettre l'exactitude de ces résultats. Il n'a pas ignoré l'existence du mémoire de Kowalewsky : il le cite dans la bibliographie jointe à son travail, et même dans le texte, quand il parle du développement des Hexactinies; mais il a traité comme si elles n'existaient pas, les observations de Kowalewsky sur le Cérianthe. En cela, il a eu grand tort; je vais avoir l'honneur de le montrer.

J'ai eu la bonne fortune d'obtenir tout récemment une belle série de jeunes larves rapportées à l'espèce *Arachnactis albida*; elles ont été recueillies par Bourne et m'ont été envoyées par mon éminent collègue et ami Ray Lankester.

Dans son rapport sur les draguages exécutés par le "Research", sur la côte sud-ouest de l'Irlande, M. G. Bourne, directeur de la station zoologique de Plymouth, signale l'*Arachnactis albida* au nombre des formes pélagiques recueillies dans le cours de son exploration. Le même Anthozoaire avait été observé précédemment par Bourne dans les eaux de

Plymouth. On lit, en effet, dans le rapport : " A few specimens of *Arachnactis albida*, a form not uncommon at Plymouth, were taken in each castsch (1). „

La plupart des exemplaires que j'ai eu à ma disposition sont de très jeunes larves pourvues de deux paires de tentacules ; elles ressemblent étonnamment aux plus petits *Arachnactis brachiolata* décrits par Alex. Agassiz. D'autres portent, indépendamment de deux paires de tentacules bien développés, les ébauches des tentacules subséquents. L'état de conservation est très satisfaisant, ce qui m'a permis d'obtenir de bonnes séries de coupes transversales de chacun des stades.

Je vais rendre compte de ce que l'étude de ces coupes m'a appris quant à la constitution de ces jeunes larves. Je les décrirai successivement, en commençant par la plus jeune.

1<sup>er</sup> stade. (Pl. III, fig. 1 et 2 ; pl. IV, fig. 1 et 2.)

Deux paires de tentacules ; ceux de l'une des paires sont un peu plus longs que ceux de l'autre. La bouche a la forme d'une fente, allongée dans le plan médian ; elle est délimitée à droite et à gauche par une lèvre très saillante. Les deux lèvres forment ensemble une sorte de cône à sommet arrondi, s'élevant entre les bases des tentacules. Chacune des lèvres se termine par un bord semi-circulaire. Le corps translucide présente une section transversale circulaire, ce qui se voit distinctement quand on examine la larve à la loupe, au moment où son pôle aboral est dirigé vers l'observateur. Les quatre tentacules forment alors ensemble une croix de Saint-André (comme dans la fig. 5, pl. V). On distingue à l'intérieur le tube pharyngien qui est très court ; il ne dépasse guère inférieurement la base du cône labial. Quand on voit la larve suivant le plan de symétrie, on aperçoit à l'intérieur deux cordons opaques qui, partant du bord inférieur du pharynx, vont en divergeant, de façon à décrire ensemble un V ouvert vers le pôle aboral (fig. 1). Dans

---

(1) GILB. BOURNE. *Report of a Traveling Cruise in H. M. S. « Research » of the South-west Coast of Ireland.* Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, new. sér., vol. I, n° 3. Issued, april 1890, p. 321.



la vue de profil, on distingue un seulement de ces cordons, à mi-distance entre les bases des tentacules d'un même côté (comme dans la figure 4 de la même planche). La direction du cordon est alors parallèle à la ligne des pôles. Ce cordon est parfois un peu sinueux. Rien dans l'intérieur du corps qui rappelle la masse vitelline observée par Agassiz chez son *Arachnactis brachiolata*.

Aucune trace ni de tentacule médian, ni de tentacules labiaux. Longueur du corps, mesurée du pôle oral au pôle aboral : 0,42 millimètre (42 coupes transversales de 0,01 millimètre).

Une coupe faite au niveau de l'insertion des tentacules présente l'apparence de la figure 1 (pl. IV) ; le coelenteron s'y trouve subdivisé en quatre cavités à peu près égales. Dans le plan médian, se voit le pharynx comprimé transversalement et uni à la paroi du corps, suivant son bord antérieur et son bord postérieur. Il en résulte que le pharynx sépare l'une de l'autre deux cavités latérales, l'une droite, l'autre gauche, sous-divisées chacune en une loge antérieure et une loge postérieure, par une mince cloison transversale qui réunit la paroi du corps au tube pharyngien. Ces quatre cavités se prolongent dans les cavités des tentacules et dans les cavités du cône labial (comme le montre la succession des figures 3 à 6 de la pl. V, représentant une série de coupes d'un individu un peu plus âgé). Dans le cône labial, composé de deux moitiés symétriques se regardant par une face plane, l'on trouve, en effet, quatre cavités (pl. V, fig. 3, 4 et 5), comme au niveau de l'insertion des tentacules (pl. V, fig. 7). Mais de ces cavités, symétriques deux à deux, deux sont plus petites que les deux autres. Les plus petites n'atteignent pas la partie terminale des lèvres (pl. V, fig. 4, 5 et 6) : les coupes intéressant les sommets du cône ne montrent plus que deux cavités (pl. V, fig. 6). Ce fait se reproduit dans toutes les larves, quel que soit leur âge : des deux premières paires de loges mésentériques qui se prolongent supérieurement dans les lèvres, celles de l'une des paires s'élèvent moins haut et sont moins étendues que celles de la seconde. Les

loges les moins étendues répondent à l'extrémité antérieure du corps ; elles avoisinent immédiatement la loge directrice future. (Voir pl. V, fig. 11 et 12.)

Revenons au pharynx. Les parois latérales de cet organe sont formées par deux couches cellulaires, l'ectoderme en dedans, l'endoderme en dehors (pl. IV, fig. 1). Mais suivant son bord antérieur, il n'en est pas de même : la paroi pharyngienne est ici réduite à l'ectoderme et cet ectoderme pharyngien est immédiatement adjacent à l'ectoderme de la paroi du corps. Au contraire, on distingue au bord postérieur de l'organe un petit amas cellulaire plein, de forme quadrilatère à la coupe, intercalé entre l'ectoderme pharyngien et l'ectoderme mural. Il est interposé entre les revêtements endodermiques des deux cavités mésentériques postérieures.

En suivant la série des coupes du pôle oral vers le pôle aboral, on constate que ce petit amas cellulaire plein se continue inférieurement dans un épaissement endodermique indiqué en P dans la figure 2 (pl. IV). Le petit bourgeon cellulaire solide dépend donc de l'endoderme ; il est dirigé de bas en haut entre l'ectoderme pharyngien et l'ectoderme mural. Le schéma représenté figure 2 de la planche I, représente une coupe sagittale de ce stade ; il montre le petit bourgeon dont il s'agit.

Une coupe transversale faite en deçà du bord inférieur du pharynx (pl. IV, fig. 2) montre la cavité coelentérique incomplètement subdivisée en deux cavités, l'une antérieure, l'autre postérieure, par des septes à diversion transversale, garnis le long de leur bord libre, sur un trajet très court d'ailleurs, par des bourrelets mésentériques. Le caractère histologique de ces bourrelets est identique à celui du revêtement interne du pharynx, dont ces bourrelets sont la continuation. L'endoderme présente deux épaissements médians. L'épaissement postérieur P est plus large ; l'antérieur A notablement plus étroit. Les septa visibles dans la coupe représentée fig. 2 s'arrêtent après un court trajet : les sections de la partie aborale du corps montrent une cavité coelentérique indivise, circulaire à la coupe.

A ne considérer que les coupes que je viens de décrire, l'on pourrait hésiter tout d'abord à assigner un caractère bilatéral plutôt que biradiaire à la symétrie de la larve. La symétrie bilatérale ressort cependant avec certitude : 1° de l'existence d'un amas cellulaire endodermique entre l'un des bords de l'ébauche pharyngienne et la paroi du corps ; 2° de la différence que l'on constate dans la largeur des épaissements endodermiques P et A, fig. 2 ; 3° de ce que les cavités mésentériques antérieures s'étendent moins haut dans les lèvres que les cavités postérieures ; 4° de ce que les tentacules antérieurs sont un peu plus longs que les postérieurs.

II<sup>e</sup> stade. (Pl. IV, fig. 3 à 13 ; pl. V, fig. 1 et 2 ; pl. III, fig. 3, 4, 5 et 6.)

Une larve se rapportant à ce second stade a été représentée planche III, figure 3, par sa face antérieure, vue à la loupe ; figure 4 de profil ; figure 5, par le pôle aboral. Cette larve présente les mêmes caractères extérieurs que la précédente ; elle est seulement plus grande et sa forme est un peu différente. Elle mesure du pôle oral au pôle aboral 0,58 millimètre (58 coupes transversales de 0,01 millimètre).

Comme le montrent les figures 3 et 4 (pl. IV), les coupes sont légèrement obliques.

La cavité du pharynx, au lieu d'avoir la forme d'une fente antéro-postérieure, est distendue et sa section est irrégulièrement circulaire. Le sulcus est bien marqué. Sur les côtés, deux paires de loges mésentériques, comme au stade précédent (fig. 3), elles sont séparées l'une de l'autre par les septes *s'*, qui se poursuivent sur une série de coupes et sont garnis de bourrelets mésentériques (figures 5 et 6).

A la place du bourgeon endodermique du stade précédent, on voit, entre le bord postérieur du pharynx et la paroi du corps, une loge mésentérique médiane de forme quadrilatère (pl. IV, fig. 4 et pl. V, fig. 1). Elle est délimitée de toutes parts par une couche endodermique continue. Cette couche complète à la fois la paroi pharyngienne, la paroi murale et les cloisons mésentériques *s''*.

Si l'on compare la coupe représentée figure 4 à la coupe correspondante (pl. IV, fig. 1) du stade précédent, il devient évident que la loge médiane s'est constituée dans le bourgeon endodermique plein décrit précédemment.

En suivant la série des coupes du pôle oral vers le pôle aboral, on voit la loge médiane postérieure déboucher inférieurement dans la cavité cœlentérique (pl. V, fig. 2). L'endoderme se montre fortement épaissi au niveau de l'orifice de communication, contre la paroi murale, et cet épaississement se poursuit sur une série de coupes en deçà de l'orifice (pl. IV, fig. 5 en p).

En suivant la série des coupes vers l'extrémité orale du corps, l'on voit la loge médiane postérieure se subdiviser par un repli endodermique antéro-postérieur en deux cavités latérales très petites (pl. IV, fig. 3 et 13); il est facile de constater que ces deux logettes se terminent en cul-de-sac l'une et l'autre, après un trajet très court. Les figures 11 à 13 démontrent l'existence de ces culs-de-sacs.

Tandis que, au stade précédent, le bord antérieur du pharynx était adjacent à la paroi du corps, sans interposition d'aucune formation endodermique entre l'ectoderme pharyngien et l'ectoderme mural, nous trouvons, au stade dont nous nous occupons, un bourgeon cellulaire engagé entre les deux épithéliums (pl. IV, fig. 1 et 8). Cet amas cellulaire se poursuit sur sept coupes successives. Il ne s'avance pas cependant jusqu'à la commissure buccale (pl. IV, fig. 7); dans les coupes qui avoisinent cette commissure, le revêtement interne du pharynx est intimement uni à l'ectoderme mural, comme au stade précédent. Au voisinage du bord inférieur du pharynx le bourgeon cellulaire augmente de volume (pl. IV, fig. 9); on distingue à son milieu une petite lumière en forme de fente transversale; le bourgeon est manifestement un prolongement du revêtement endodermique de la cavité cœlentérique, et la lumière que l'on observe à sa base débouche dans cette cavité (pl. IV, fig. 10).

Un schéma représentant la coupe sagittale de la larve que nous venons de décrire a été figuré planche III, figure 6; en P

se voit la loge médiane postérieure, en A le bourgeon médian antérieur.

### III<sup>e</sup> stade. (Pl. V, fig. 3 à 10.)

Un exemplaire se rapportant à ce stade mesure, du pôle oral au pôle aboral, 0,98 millimètre (98 coupes de 0,01 millimètre).

Les caractères extérieurs sont très semblables à ceux de la larve représentée planche III, fig. 3, 4 et 5. Il n'existe encore aucune trace ni de tentacule médian, ni de nouveaux tentacules latéraux.

Les seules différences que l'on constate entre cette larve et la précédente sont les suivantes :

1<sup>o</sup> Une cavité assez étendue a apparu dans le bourgeon cellulaire antérieur (fig. 7); cette cavité est délimitée latéralement par deux petites cloisons dépassant un peu inférieurement le bord libre du pharynx (fig. 8 et 9).

2<sup>o</sup> Les cloisons *s''* sont plus développées qu'au stade précédent et la cavité qu'elles délimitent est plus étendue (fig. 8). La loge médiane postérieure est subdivisée supérieurement par une cloison médiane (fig. 7), plus marquée qu'au stade précédent. Les deux logettes séparées par cette cloison se terminent en culs-de-sacs au voisinage de la commissure buccale postérieure. Les cloisons *s''* se prolongent inférieurement en deçà du bord du pharynx (fig. 8 et 9); les septes *s'* sont cependant beaucoup plus longs que les cloisons *s''* (fig. 10). Toute la portion aborale du corps est toujours dépourvue de toute trace de cloisons et sa cavité indivise présente à la coupe une forme circulaire.

### IV<sup>e</sup> stade.

Il est représenté par une larve mesurant en longueur 1,17 millimètre. Elle ne diffère de la précédente que par une seule particularité : la loge médiane postérieure est subdivisée supérieurement, par deux cloisons inégalement développées, en trois logettes, une médiane et deux latérales. Toutes trois se terminent en cul-de-sac. De ces deux cloisons, la plus grande siège

au côté gauche, la plus petite, à droite. Je n'ai pas figuré de coupe de cette larve pour ne pas multiplier les figures.

V<sup>e</sup> stade. (Pl. V, fig. 11 à 19; pl. III, fig. 7, 8, 9 et 10.)

Larve mesurant 1,31 millimètre du pôle oral au pôle aboral. Les coupes sont légèrement obliques.

L'examen à la loupe permet de distinguer, indépendamment de deux paires de tentacules très développés, trois tentacules rudimentaires. Un médian marque l'extrémité antérieure du corps et répond à la loge directrice (pl. III, fig. 7 et 9). Les deux autres siègent au voisinage de la commissure buccale opposée; ils forment ensemble une paire; celui de gauche est notablement plus développé que celui de droite (pl. III, fig. 8 et 9).

L'examen des coupes permet de constater que la loge directrice est notablement plus étendue qu'aux stades précédents (pl. V, fig. 12 et 14). Les septes directeurs s'étendent notablement en deçà du bord inférieur du pharynx (fig. 14 et 15). Ils sont garnis à leur origine de bourrelets ectodermiques qui se confondent en un seul au voisinage du pharynx (fig. 14). Les extrémités aborales de ces cloisons directrices sont dépourvues de bourrelets (fig. 15). La loge médiane antérieure se prolonge supérieurement dans le tentacule médian (fig. 14 et 12). Cependant celui-ci apparaît plutôt comme un diverticule de la paroi antérieure du corps (fig. 12). La loge médiane s'étend au-dessus de l'insertion du tentacule pour se terminer en cul-de-sac en deçà de la commissure buccale.

L'inégalité que l'on observe dans le développement des cloisons directrices (fig. 15) dépend probablement de l'obliquité des coupes.

Les septes *s''* atteignent à peu près en saillie le même développement que les septes *s'*. Mais ils sont notablement plus courts que ces derniers (fig. 16). Ils sont garnis de bourrelets mésentériques dans leur partie supérieure (fig. 14); mais ces formations manquent aux extrémités inférieures de ces cloisons (fig. 15 et 16). Les septes *s''*, voisins du plan médian, aux stades

antérieurs, ont maintenant gagné les faces latérales du corps. La région du corps interposée entre ces cloisons s'est développée aux dépens de la région médiane très réduite du stade I, répondant au bourgeon médian postérieur. Les loges latérales  $L'''$  que nous avons vues se former par subdivision de la loge médiane postérieure du stade II, se prolongent l'une et l'autre dans un tentacule latéral de nouvelle formation (fig. 12). Ces loges sont très inégales, et il en est de même des tentacules qui en dépendent (fig. 11). La loge gauche et le tentacule gauche sont beaucoup plus considérables que la loge droite et le tentacule qui lui correspond.

De même, la cloison gauche  $s'''$  est plus développée et reste complète sur une plus grande longueur que la cloison droite qui forme avec elle une paire (fig. 13).

Les tentacules  $T'''$ , comme les premiers formés  $T'$  et  $T''$ , constituent des diverticules latéraux plutôt que terminaux des loges mésentériques. Les loges latérales se prolongent supérieurement dans les lèvres (fig. 11); cela est le cas aussi pour la loge latérale gauche  $L'''g$ , mais non pour la latérale droite  $L'''d$  qui se termine en cul-de-sac à droite de la commissure buccale postérieure.

La loge médiane postérieure se termine supérieurement en cul-de-sac, comme le montrent bien les figures 19, 18 et 17, représentant en sens inverse de leur numéro d'ordre, des coupes de plus en plus voisines du pôle aboral. Si l'on suit la série des coupes du pôle oral vers le pôle aboral, on constate que la loge médiane débouche dans la latérale droite  $L'''d$  (fig. 13); les septa qui la délimitent se prolongent déjà cependant en deçà du bord inférieur du pharynx (fig. 14 et 15); mais elles sont encore dépourvues de filaments mésentériques (fig. 13 et 14).

La portion aborale du corps est toujours totalement dépourvue de cloisons; les coupes montrent la cavité coelentérique indivise, de forme circulaire.

#### VI<sup>e</sup> stade.

Larve de 1,30 millimètre. Mêmes caractères extérieurs que

chez la précédente. Tentacule médian et tentacules latéraux de la troisième paire encore peu développés.

Deux différences : 1° dans l'individu dont il s'agit la loge médiane postérieure est subdivisée supérieurement par une cloison rudimentaire intéressant quatre coupes successives en deux culs-de-sacs; 2° les loges latérales L''' s'élèvent l'une et l'autre dans les lèvres de telle sorte que les coupes transversales qui intéressent la base du cône labial montrent dans chacune des lèvres trois cavités : deux grandes L' et L'' et une petite L'''. De ces loges, la moyenne L'' atteint seule les sommets des lèvres, comme dans la figure 6 de la planche V.

Je n'ai pas trouvé dans le matériel qui m'a été communiqué par Ray Lankester, de larve plus avancée que celle que je viens de décrire en dernier lieu. La larve à trois paires de tentacules, décrites par Boveri, constitue un stade immédiatement subséquent à mon stade VI. Elle présente, en effet, trois paires de tentacules également développés, et une quatrième paire en voie de développement. Entre les loges qui répondent aux tentacules rudimentaires se voit une loge médiane indivise (voir pl. XXI, fig. 4 et 6 du mémoire de Boveri).

Nul doute cependant que les larves d'*Arachnactis* observées par Boveri ne se rapportent à une autre espèce que celles que j'ai eues entre les mains. En effet, dans l'espèce de Plymouth, le tentacule médian prend naissance à peu près en même temps que les tentacules latéraux 3 et 3'. Dans l'espèce de Boveri, au contraire, les larves pourvues de trois paires de tentacules également développés et d'une quatrième paire en voie de développement, ne montrent encore aucune trace de tentacule médian.

#### *Conclusions.*

I. Au stade du développement caractérisé par la présence de deux paires de tentacules, il n'existe, au début, aucune trace de loges médianes, pas plus chez le *Cerianthus membranaceus* (Kowalewsky), que chez *Arachnactis*. Ces larves sont pourvues,



au niveau du pharynx, de deux cavités latérales, l'une située à droite, l'autre à gauche du pharynx, subdivisées elles-mêmes par une paire unique de cloisons en quatre loges mésentériques, symétriques deux à deux.

L'apparition de ces cavités est probablement la conséquence du mode de formation du pharynx et de la forme primitive de cet organe. Aplati transversalement, de manière à présenter deux faces latérales, un bord antérieur et un bord postérieur, le pharynx se développe de manière à subdiviser la cavité cœlentérique primitive en deux moitiés latérales. Suivant les deux bords de l'organe, le revêtement interne du pharynx est immédiatement adjacent à l'ectoderme mural. Il en résulte que le pharynx constitue une cloison complète séparant l'une de l'autre les cavités mésentériques droites et gauches. Il n'en est pas de même chez les Hexactiniaires et chez les Hexacoralliaires : chez eux, le pharynx occupe au début l'axe de la larve ovoïde et constitue un tube dans la paroi duquel interviennent à la fois l'ectoderme et l'endoderme, non seulement sur les côtés, mais aussi en avant et en arrière. La formation du pharynx n'a pas pour conséquence la subdivision de la cavité cœlentérique en deux parties latérales : cette cavité est indivise et entoure de toutes parts l'ébauche pharyngienne.

II. La première paire de cloisons mésentériques est transversale; elle amène la subdivision de chacune des cavités primitives en deux, l'une antérieure un peu moins étendue, l'autre postérieure un peu plus considérable. A ces cavités, semblables deux à deux, répondent les deux premières paires de tentacules marginaux.

III. Les loges médianes antérieure et postérieure se creusent dans des bourgeons cellulaires pleins, qui dépendent de l'endoderme et s'insinuent, à un moment donné, entre le revêtement interne du pharynx et l'ectoderme mural.

IV. La loge postérieure et les septa qui la délimitent précèdent à peine, dans l'ordre évolutif, la loge directrice et les cloisons de direction.

V. Les cloisons ultérieures se forment par paires, sous la

forme de duplicatures endodermiques, dans la loge médiane postérieure. Ces duplicatures procèdent de la face neurale vers le pôle aboral ; elles naissent tout d'abord sur la face neurale. Cependant, à tous les moments de leur évolution, leur bord libre est oblique de dedans en dehors : elles sont plus longues suivant leur insertion murale que suivant leur insertion à la paroi pharyngienne. Les deux cloisons d'une même paire ne naissent pas simultanément, mais successivement, celle de gauche étant toujours en avance sur celle de droite qui lui correspond. Il en est de même des tentacules qui procèdent secondairement de ces loges.

VI. Toute nouvelle paire de cloisons naît en arrière de la paire précédemment formée. Il n'y a d'exception que pour les cloisons de direction qui apparaissent peu après les cloisons de la seconde paire. Le tentacule médian apparaît à peu près en même temps que les tentacules de la troisième paire.

VII. Il n'est pas possible de distinguer aucune trace de fibres musculaires longitudinales ni dans les cloisons directrices, ni dans les autres cloisons. Par contre, une couche de fibrilles musculaires ectodermiques apparaît de bonne heure dans la paroi du corps.

Il résulte de ce qui précède, que les larves ovoïdes que Boveri a considérées comme se rapportant au développement d'un *Arachnactis*, ne sont pas des larves de Cérianthide. Les conclusions qu'il a tirées de l'étude de ces larves, au point de vue de la phylogénie de ce groupe, reposent donc sur une erreur d'interprétation.

Il existe, au contraire, des différences profondes, dès le début du développement, entre les Cérianthides et les Hexaciniens. Les principales sont :

1° Chez les Actinies hexamères et chez les Hexacoralliaires les deux premières loges qui apparaissent, au niveau du pharynx sont médianes. De ces deux loges médianes, l'une, plus petite, est antérieure ; l'autre, plus étendue, est postérieure. Les restes de ces deux premières cavités mésentériques se conservent pendant toute la durée de la vie dans les loges

directrices. De même, les premiers tentacules sont médians (Lacaze-Duthiers) ;

2° Si l'on désigne par I les cloisons directrices, par II, III, IV, V et VI les autres paires, ces numéros d'ordre indiquant leur degré d'écartement de la paire directrice, l'ordre de formation est le suivant : III, V, I, VI, II, IV (Wilson, Boveri, Cerfontaine). Chez les Cérianthides, l'ordre de succession est, au contraire : II, III, I, IV, V, VI, etc. ;

3° Dès le jeune âge, les Hexactinies et les Edwardsies portent des muscles adducteurs dans leurs cloisons ; la paroi du corps, au contraire, ne contient pas de muscles dirigés parallèlement à la ligne des pôles. Les Cérianthides n'ont pas de muscles adducteurs dans leurs cloisons ; ils possèdent, au contraire, dans la paroi du corps, des fibres courant parallèlement à la ligne des pôles.

Le développement des Cérianthides diffère donc dès le début de celui des Hexactiniaires. Cependant, on ne peut méconnaître l'existence de certaines analogies dans l'ordre de succession des premières cloisons chez les Hexactiniaires, d'une part, chez les Arachnactis de l'autre. Les plus longues cloisons des Cérianthides, celles qui apparaissent en premier lieu subdivisent la cavité cœlentérique primitive en deux cavités inégales : une antérieure plus petite, une autre postérieure plus étendue et, en dessous du bord inférieur du pharynx, ces deux cavités sont médianes ici comme chez les Actinies hexamères. Au niveau du pharynx, il existe à ce moment quatre cavités, deux antérieures et deux postérieures. Mais si le pharynx était central, comme chez les Hexactinies, les deux antérieures n'en formeraient qu'une ; il en serait de même des postérieures ; l'antérieure serait moins étendue que la postérieure comme chez les Hexactiniaires. Cette analogie est remarquable. Elle paraît justifier un rapprochement entre la première paire de cloisons des Cérianthides et celle des Hexactiniaires. Et s'il y a homologie entre ces formations dans les deux groupes, ce qui me paraît probable, on est amené à reconnaître la même homologie entre les quatre premières paires de cloisons des

Cérianthides et les quatre premières des Hexactiniales : l'ordre de succession est en effet le même. Peut-on en conclure que les Cérianthides passent, dans le cours de leur évolution, par le stade *Edwardsia*? Je ne crois pas que pareille conclusion pourrait se justifier. Il est à remarquer, en effet, que les cloisons des Edwardsies portent des muscles rétracteurs, tandis que les Arachnactis en sont dépourvus et que, d'autre part, les Edwardsies ne possèdent jamais dans la paroi du corps ces fibres musculaires ectodermiques qui, chez les plus jeunes larves d'Arachnactis, sont faciles à reconnaître et les caractérisent comme Cérianthes. Ce qui fait l'Edwardsie, ce n'est pas l'existence de quatre paires de mésentéroïdes. Les Octactinicus possèdent le même nombre de cloisons; mais les muscles rétracteurs, logés dans ces organes, sont ordonnancés différemment dans les deux groupes. Les Cérianthides ne possèdent pas ces muscles; dès lors, rien ne nous autorise à identifier leurs quatre premières paires de cloisons à celles des Edwardsies.

---

## EXPLICATION DES PLANCHES.

## PLANCHE III.

- Fig. 1. La plus jeune larve observée, vue par sa face antérieure.  
 Fig. 2. Coupe sagittale schématique de la même.  
 Fig. 3. Larve plus âgée, vue par sa face antérieure.  
 Fig. 4. La même, vue de profil.  
 Fig. 5. La même, vue du pôle aboral.  
 Fig. 6. Coupe sagittale schématique de la même.  
 Fig. 7. Larve plus âgée, vue par sa face antérieure.  
 Fig. 8. La même, vue par sa face postérieure.  
 Fig. 9. La même, vue du pôle oral.  
 Fig. 10. Coupe sagittale schématique de la même.

*Observation.* — Les schémas représentés fig. 2, 6 et 10 ont été construits à la suite de l'étude de la série des coupes transversales successives de ces larves.

## PLANCHE IV.

- Fig. 1 et 2. Coupes transversales d'une larve comme celle qui a été représentée pl. III, fig. 1. — Fig. 1, au niveau du tube pharyngien; fig. 2, en deçà de cet organe.  
 Fig. 3, 4, 5 et 6. Coupes transversales d'une larve comme celle qui a été représentée pl. III, fig. 3, 4 et 5. — Fig. 3, au niveau du tube pharyngien; fig. 4, près du bord libre du pharynx; fig. 5, en deçà de ce bord; fig. 6, plus près du bord aboral.  
 Fig. 7, 8, 9 et 10. Coupes de plus en plus écartées du pôle aboral de la même larve, pour montrer la première ébauche de la loge directrice et des septes directeurs. Fig. 7. Coupe faite en deçà de la commissure buccale antérieure; l'ectoderme pharyngien est immédiatement adjacent à l'ectoderme mural. Fig. 8. Un bourgeon endodermique plein se trouve interposé entre les deux couches ectodermiques de la figure précédente. Fig. 9. Une lumière se montre dans ce bourgeon. Fig. 10. La lumière débouche à droite et à gauche dans les loges mésentériques latérales.

Fig. 11, 12 et 13. Coupes de plus en plus écartées du pôle oral de la même larve. Elles montrent la loge médiane postérieure visible dans la figure 4, se subdivisant supérieurement en deux cavités séparées l'une de l'autre par une cloison endodermique (fig. 13); ces deux cavités se terminent en culs-de-sacs l'une et l'autre (fig. 11 et 12), en deçà de la commissure buccale postérieure.

#### PLANCHE V.

Fig. 1 et 2. Coupe de la même larve à laquelle se rapportent les figures 3 à 13 de la planche IV. La figure 1 montre la loge médiane postérieure en deçà de la cloison endodermique qui la divise supérieurement en deux culs-de-sacs. La figure 2 montre la communication de la loge médiane avec les loges latérales L''.

Fig. 3 à 10. Coupes transversales d'une larve plus âgée, toutes dessinées au même grossissement que les figures 1 à 6 de la planche IV.

Fig. 3. La coupe passe par le cône buccal et les quatre tentacules. T', tentacule latéral de la première paire; T'', tentacule latéral de la seconde paire.

Fig. 4. Coupe du cône buccal montrant la communication du tube pharyngien avec l'extérieur. Les loges L' sont plus petites que les loges L''.

Fig. 5. Coupe passant par la fente buccale. L'inégalité des loges latérales est encore plus marquée que dans la coupe représentée figure 4.

Fig. 6. Coupe passant par le sommet du cône buccal. Les loges latérales L'' s'étendent seules jusqu'à ce sommet.

Fig. 7. Coupe passant par les bases des tentacules, en deçà du cône buccal. En avant se voit la loge antérieure délimitée par les septes directeurs. En arrière, les loges latérales L''' délimitées latéralement par les septes S'' et séparées l'une de l'autre par une cloison impaire.

Fig. 8. Coupe passant immédiatement en deçà du bord inférieur du pharynx. LD, loge directrice. Les loges L''' ne sont plus séparées que par une cloison incomplète.

- Fig. 9. Coupe plus rapprochée du pôle aboral. Seules les septes de la première paire portent à ce niveau des bourrelets mésentériques; les septes directeurs et les septes  $S''$ , sont dépourvus d'un prolongement de l'ectoderme pharyngien; ils constituent à ce niveau de simples duplicatures de l'endoderme.
- Fig. 10. Coupe plus rapprochée encore du pôle aboral. Plus de trace ni des septes directeurs ni des septes latéraux de la seconde paire.
- Fig. 11 à 16. Coupes de plus en plus écartées du pôle oral à travers une larve comme celle qui a été représentée pl. III, fig. 7, 8 et 9, dessinées au même grossissement que les figures 1 à 6 de la pl. IV, 3 à 10 de la pl. V.
- Fig. 11. Coupe légèrement oblique passant par la base du cône buccal.  $TM$ , extrémité du tentacule médian;  $T'' d$ , tentacule droit de la troisième paire.  $T'' g$ , idem du côté gauche.
- Fig. 12. Le tentacule médian ne communique pas encore avec la loge directrice à ce niveau; on voit, au contraire, la communication des tentacules de la troisième paire avec les loges latérales  $L'' d$  à droite,  $L'' g$  à gauche. Entre ces dernières, une loge médiane postérieure. Le septé latéral de la seconde paire  $S''$  montre la continuité du bourrelet mésentérique avec l'ectoderme pharyngien.
- Fig. 13. La loge médiane postérieure communique à droite avec la loge latérale  $L'' d$ .
- Fig. 14. LD. Loge médiane directrice encore complètement close. Le prolongement ectodermique du pharynx est commun aux deux cloisons directrices. Les septes latéraux  $S''$  sont pourvus à ce niveau de bourrelets mésentériques. Les septes  $S'''$  sont exclusivement endodermiques.
- Fig. 15. La partie inférieure des septes directeurs est dépourvue de bourrelets mésentériques. Les septes  $S'''$  descendent notablement en deçà du bord libre du pharynx.
- Fig. 16. Les septes latéraux de la seconde paire se voient encore, tandis que la coupe ne montre plus trace des septes directeurs. Les septes principaux divisent toujours à ce niveau la cavité coelentérique en une chambre antérieure et une chambre postérieure. On peut conclure de l'étude

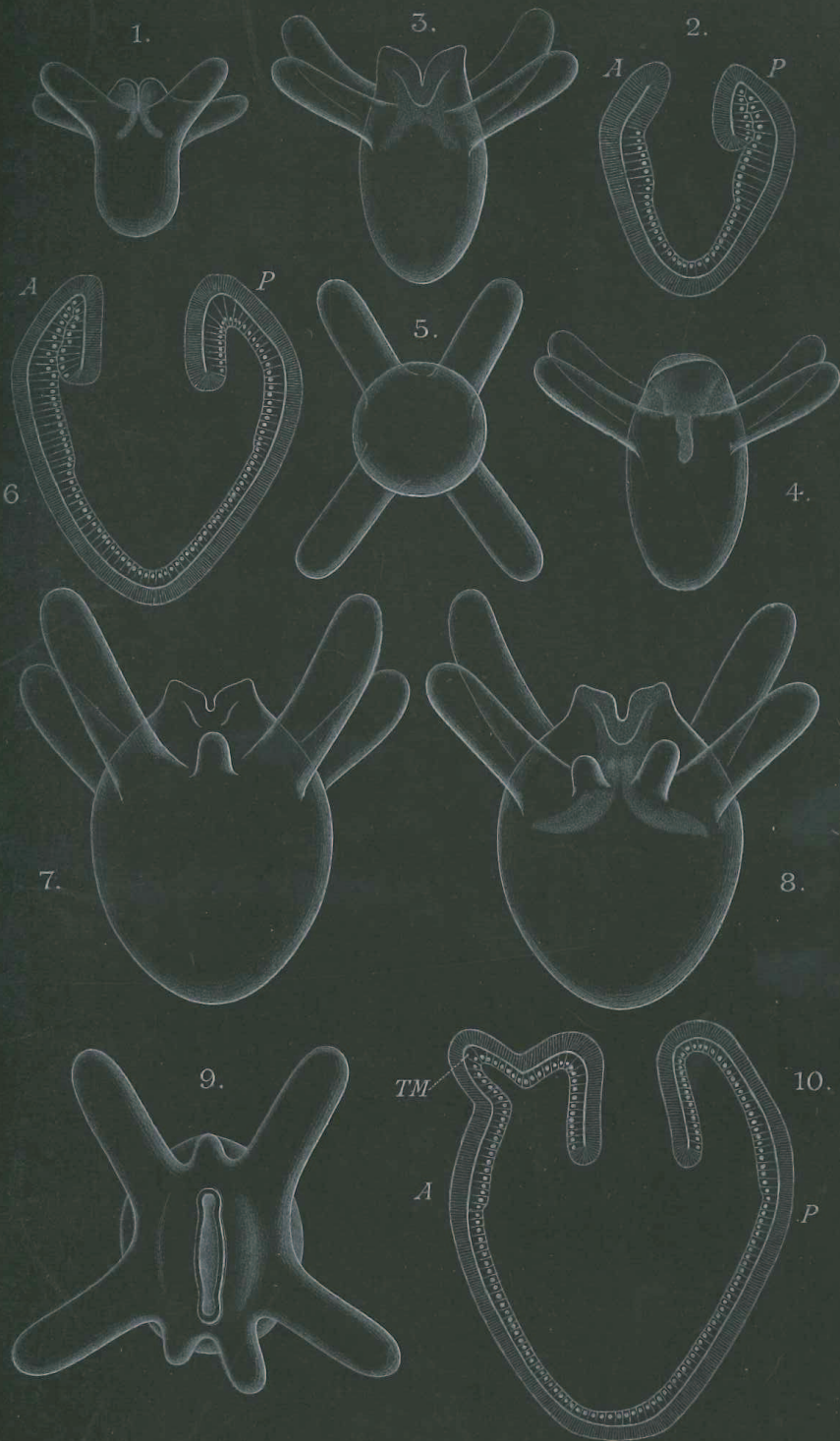
de cette succession de coupes que la longueur des septes est proportionnelle à leur âge. Les septes S'' qui apparaissent avant les septes directeurs descendent aussi plus bas que ces derniers.

Fig. 19. La loge médiane postérieure, près de son extrémité en cul-de-sac, montre encore une cavité.

Fig. 18. Elle n'est plus représentée que par un amas cellulaire. Cet amas forme l'extrémité aveugle de la loge.

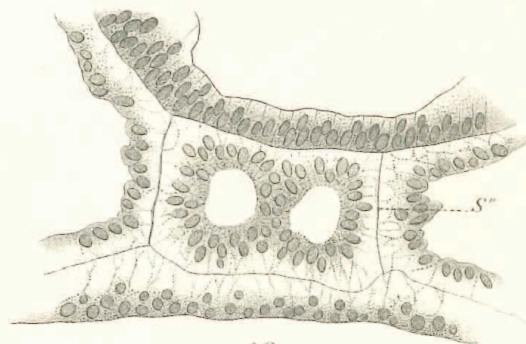
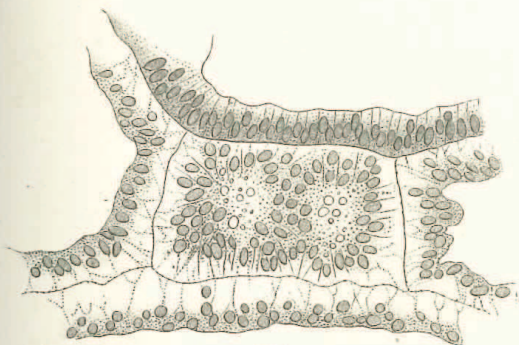
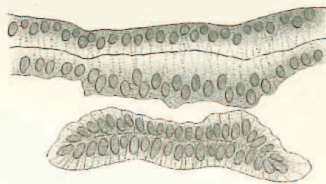
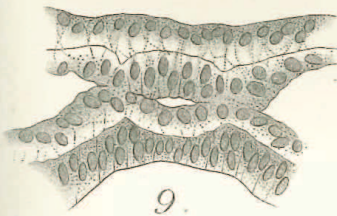
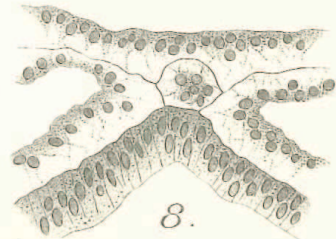
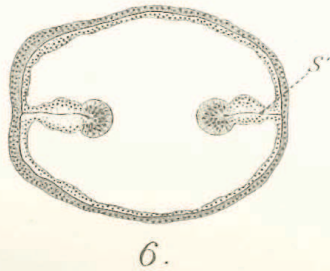
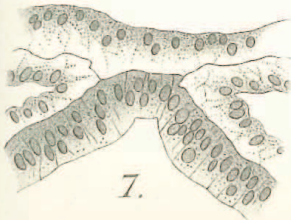
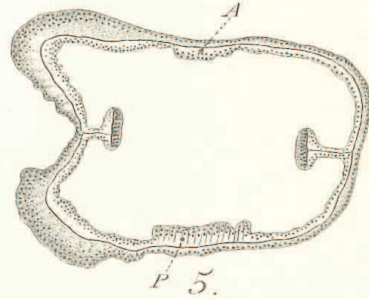
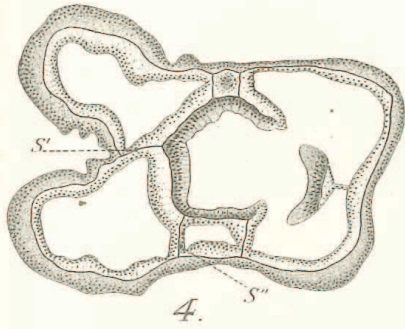
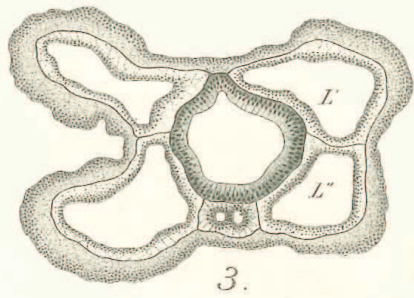
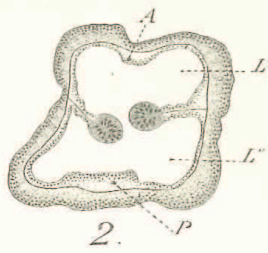
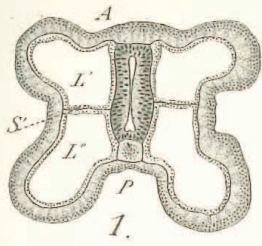
Fig. 17. Plus près de la commissure buccale, on ne voit plus rien de la loge médiane postérieure.





ARACHNACTIS.

Lith. Anst. v. Warner & White, Frankfurt a. M.



Arachnactis.

Lith. G. Senereyris, succ. J.L. Coffari.

