

Académie royale de Belgique

Koninklijke Belgische Academie

BULLETIN

DE LA

CLASSE

DES SCIENCES



MEDEDELINGEN

VAN DE

KLASSE DER

WETENSCHAPPEN

5<sup>e</sup> Série. — Tome XLI

5<sup>de</sup> Reeks. — Boek XLI

1955 — 7

EXTRAIT — UITTREKSEL

Stades larvaires du Doliolum,

PAR

J. GODEAUX

*(Station Zoologique de Villefranche s/Mer, France —  
Laboratoire de Biologie générale, Institut Ed. Van Beneden,  
Université de Liège).*

BRUXELLES  
PALAIS DES ACADEMIES  
RUE DUCALE, 1

BRUSSEL  
PALEIS DER ACADEMIËN  
HERTOGELIJKESTRAAT, 1

1955

ZOOLOGIE

**Stades larvaires du *Doliolum*,**

par J. GODEAUX (\*),

(Station Zoologique de Villefranche s/Mer, France —  
Laboratoire de Biologie générale, Institut Ed. Van Beneden,  
Université de Liège).

*Résumé.* — Trois stades larvaires nouveaux de *Doliolum* sont décrits et comparés aux embryons connus par les recherches d'ULJANIN et de NEUMANN.

Parmi les Tuniciers, le *Doliolum* se signale par un développement des plus complexe. Non seulement le *Doliolum* présente une alternance de générations, l'oozoïde stérile bourgeonnant trois types de blastozoïdes dont un seul est sexué, mais encore l'oozoïde passe au cours de sa vie par quatre phases distinctes. Il sort de l'œuf sous forme d'une larve caudée assez semblable au têtard de l'Ascidie ; le tronc de cette larve se métamorphose en une sorte de petit tonneau, toujours porteur de la queue ; cette queue se résorbe tandis que le tonneau grandit et enfin l'oozoïde ou nourrice perd ses viscères et bourgeonne. Si les trois derniers stades sont bien connus, nos informations sur le premier sont restées fort fragmentaires. Ces larves vivent dispersées et probablement en profondeur et seul le hasard en permet parfois la capture. En fait, sept individus <sup>(1)</sup> seulement ont été dessinés et décrits d'une manière d'ailleurs approfondie par ULJANIN (1884) et NEUMANN (1906) dans leurs monographies désormais classiques. ULJANIN est parvenu à élever ses embryons ; nous lui sommes redevables de la totalité de nos connaissances sur le développement précoce de l'œuf et de la larve.

---

(\*) Présenté par M. DUBUISSON.

(1) Compte non tenu des deux décrits par FOL (1883).

Lors d'un séjour à la Station Zoologique de Villefranche s/Mer (déc. 1953), nous avons eu la bonne fortune de trouver dans nos échantillons de plancton trois embryons de *Doliolum* qui trouvent leur place immédiatement après les plus jeunes d'ULJANIN. Avant de décrire nos embryons, il nous paraît opportun de résumer l'œuvre de nos prédécesseurs.

ULJANIN a observé la ponte et la fécondation chez *Doliolum mülleri*. L'œuf se développe dans le fond de l'eau ; une série de divisions égales amène à une blastula typique qui se transforme par embolie en une gastrula à blastopore largement béant. A cette gastrula, par une embryogenèse qui nous est encore inconnue, succède l'embryon n° 1 d'ULJANIN (voir fig. 1). Cet embryon, toujours enfermé dans sa membrane vitelline, est composé, sous un ectoblaste mince, de deux régions : une volumineuse, piriforme, l'ébauche du système nerveux (selon ULJANIN) et une petite où se distinguent de grosses cellules qui donneront la chorde. Entre les deux régions se loge l'amas du mésoderme aux limites imprécises.

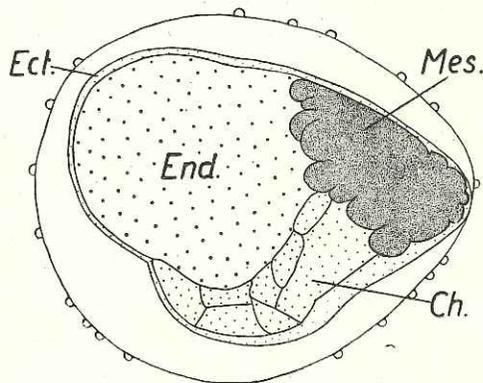


FIG. 1. — Embryon n° 1 d'ULJANIN (Pl. III, fig. 9, 1884) un peu modifié au point de vue des notations. Taille inconnue.

Ch. : cellules chordales ; Ect. : ectoblaste ; End. : endoblaste (ébauche neurale selon l'auteur) ; Més. : mésoblaste.

L'organogenèse de l'embryon n° 2 d'ULJANIN (voir fig. 2) est plus poussée. Le corps s'est allongé et affiné ; il se présente plié en trois dans son enveloppe. ULJANIN distingue, d'avant

en arri  
b) le co  
blaste,  
avec ses  
ciées. U  
queue.

FIG. 2.  
point de  
Ch. : c

Les  
lées, m  
expans  
nant l  
compa  
de la  
*Doliolu*  
les cel  
vers l  
plonge  
en par  
dans l  
l'expos  
loin su  
Des  
5), no  
montr

(1) A

en arrière : a) le rostre ectodermique, organe transitoire ; b) le corps proprement dit avec l'ébauche neurale et l'endoblaste, flanqué de deux lamelles mésoblastiques ; c) la queue avec ses cellules chordales et ses cellules musculaires différenciées. ULJANIN arrête l'ébauche neurale à la naissance de la queue.

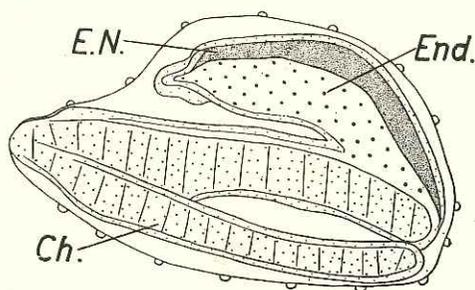


FIG. 2. — Embryon n° 2 d'ULJANIN (Pl. III, fig. 10, 1884) un peu modifié au point de vue des notations. Taille inconnue.

Ch. : cellules chordales ; E. N. : ébauche neurale ; End. : endoblaste.

Les deux autres larves d'ULJANIN, plus âgées, se sont déroulées, mais leur structure est restée simple : au rostre, simple expansion ectodermique, fait suite une région massive (compréhendant l'ébauche nerveuse avec son neuropore <sup>(1)</sup>, l'endoderme compact et un mésoderme latéral et surtout postérieur) séparée de la queue par une vésicule ectoblastique (caractéristique du *Doliolum mülleri*, selon ULJANIN). La queue est soutenue par les cellules chordales flanquées de cellules musculaires actives vers l'arrière et de deux amas mésoblastiques non différenciés plongeant dans la vésicule vers l'avant. Ces deux amas donneront en partie les éléments figurés du sang. L'évolution du mésoderme dans le corps de l'embryon est difficile à comprendre d'après l'exposé d'ULJANIN ; nous aurons l'occasion de revenir plus loin sur cette question.

Des trois larves figurées par NEUMANN (1906, Pl. XI, fig. 1, 3, 5), nous ne retiendrons que la plus jeune (fig. 6), les deux autres montrant des signes très nets de métamorphose (système ner-

(1) Après rectification de l'orientation, cf. NEUMANN, 1906, p. 102-105.

veux, cavité cloacale). Ces larves attribuées à l'espèce *D. denticulatum* QUOY et GAIMARD sont dépourvues de vésicule précaudale. La larve que nous considérons diffère de la quatrième d'ULJANIN par un rostre plus allongé, un système neural esquissant déjà la disposition du complexe neural de l'adulte (quoique le neuropore soit toujours béant), la présence de la plage mésodermique du stolon prolifère. La queue a gardé la même structure. Malheureusement, NEUMANN ne donne d'autre renseignement dans son texte que la longueur de l'animal : 2.58 mm dont 0.667 pour le corps proprement dit.

Nos trois embryons présentent une vésicule interposée entre le tronc et la queue, très nette chez deux d'entre-eux, plus discrète chez le troisième, le plus grand. Nous les désignerons par les lettres A, B, C, par ordre croissant des tailles, ce qui nous a le mieux paru refléter la gradation du développement des organes. La larve A a été fixée au Bouin acétique et sa fixation fut excellente ; les larves B et C ont été traitées par le formol/acide osmique mais, par suite de leur découverte relativement tardive dans l'échantillon de plancton, leur fixation fut médiocre ; elle a permis néanmoins l'étude topographique.

Les coupes transversales sériées à  $3\mu$  d'épaisseur ont été colorées par la méthode à l'hématoxyline ferrique/éosine selon HEIDENHAIN.

*Stade A* (fig. 3). — La larve est enveloppée d'une tunique hyaline, fusiforme, volumineuse, indiquant qu'il s'agit d'un être flottant *passivement* entre deux eaux. Sa longueur totale est de

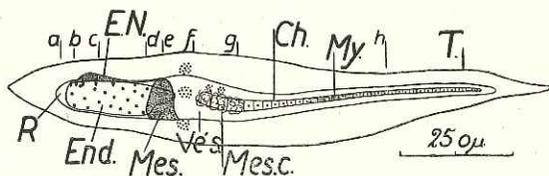


FIG. 3. — Vue d'ensemble de l'embryon A. Taille : 1000 microns.

Ch. : corde ; E. N. : ébauche neurale ; End. : endoblaste ; Més. : mésoblaste ; Més. c. : mésoblaste caudal ; My : cellules musculaires ; R. : rostre ; T. : tunique ; Vés. : vésicule précaudale ; a, b, c, d, e, f, g, h : plans des coupes figurées ci-après ou commentées dans le texte.

■ : positions des 6 paires de cellules mésoblastiques antérieures.

A hauteur de la vésicule s'observent les amas cellulaires extraectoblastiques.

1.000 mic  
vésicule.

L'exan  
tronc, ou  
apparaît  
plusieurs  
queue est  
gie du D  
Son extr  
diffère de  
bandelet  
chorde.

C'est s  
mieux. I

a) L'e  
long), es  
arrondi,  
épais (fig  
duirons

FIG. 3A  
Bl. c. :

1.000 microns, dont 270 pour la région du tronc, antérieure à la vésicule.

L'examen « in toto » ne révèle pas de détails dans la région du tronc, ou céphalotéron, trop compacte. La vésicule précaudale apparaît vide, mais à sa périphérie, dans la tunique, sont logés plusieurs amas cellulaires énigmatiques extraectodermiques. La queue est effilée. D'après ce que nous connaissons de l'embryologie du *Doliolum*, elle a à peu près atteint sa longueur définitive. Son extrémité antérieure plonge dans la vésicule et son aspect diffère de celui de la portion postérieure où se reconnaissent des bandelettes de cellules musculaires longitudinales flanquant la corde.

C'est sur coupes que la structure de l'animal s'interprète le mieux. D'avant en arrière, plusieurs régions se distinguent :

a) L'extrémité antérieure, d'ailleurs courte (25 microns de long), est un cœcum ectodermique, se terminant en un bout arrondi, limité par un épithélium ectoblastique relativement épais (fig. 3a). Sa cavité est blastocoelienne comme nous le déduirons à l'examen de la structure de la larve. Cette cavité

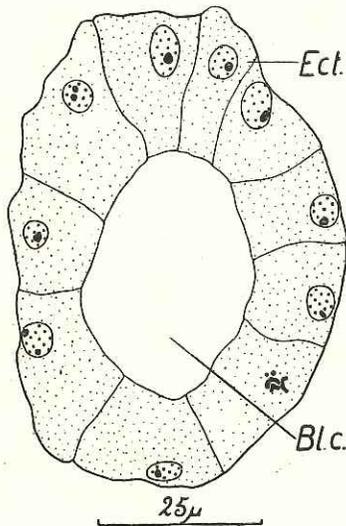


FIG. 3A. — Coupe transversale du rostre de l'embryon A.  
Bl. c. : cavité blastocoelienne ; Ect. : ectoblaste.

interne est bientôt obturée par un bouchon cellulaire compact, tandis que sa paroi dorsale s'aplatit. L'amas cellulaire interne est l'endoblaste. Ses cellules, encore peu nombreuses à ce niveau, forment plus ou moins un verticille. L'aplatissement, comme le démontre l'examen des coupes sériées, est le premier indice de la plaque neurale, relativement courte (20 microns).

b) La plaque neurale s'infléchit et se transforme en une gouttière de plus en plus profonde à liséré basophile : la fente du neuropore (fig. 3b). Au-delà, l'ectoblaste se continue, toujours formé d'une assise de cellules grossièrement cubiques à noyaux volumineux. A l'intérieur, l'endoblaste est un massif compact de cellules placées sur deux files ; la limite séparant les deux files est une fente virtuelle, l'archentéron, correspondant (l'étude des larves métamorphosées le prouve) à la future cavité pharyngienne. La fig. 3b montre un nouveau tissu, sous la forme de deux cellules logées dans l'espace ménagé de chaque côté entre

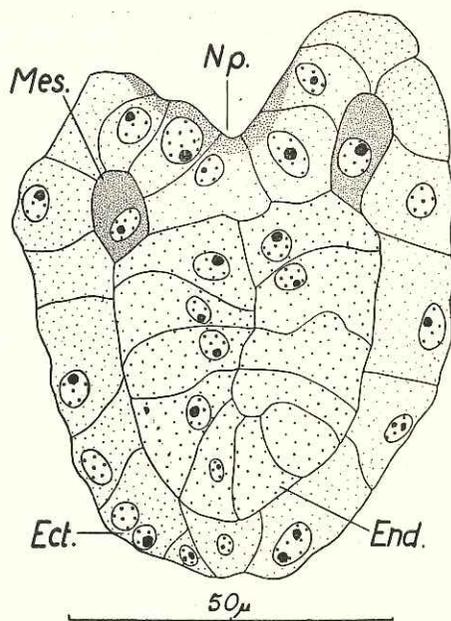


FIG. 3B. — Coupe dans l'embryon A au niveau du neuropore.  
Ect. : ectoblaste ; End. : endoblaste ; Més. : mésoblaste ; Np. : neuropore.

l'ectoblaste  
cellules s  
nous ayon

c) La  
en un tu  
ressouder  
moitié ar

FIG. 3C  
E. N. :

dorsaler  
à proto

l'ectoblaste, l'endoblaste et la gouttière médullaire. Ces deux cellules sont les éléments mésoblastiques les plus antérieurs que nous ayons pu repérer sur cette série de préparations.

c) La gouttière médullaire se transforme progressivement en un tube interne, recouvert par les lèvres ectoblastiques qui se ressoudent dorsalement. La structure caractéristique de la moitié antérieure du tronc est visible sur la fig. 3c. On aperçoit

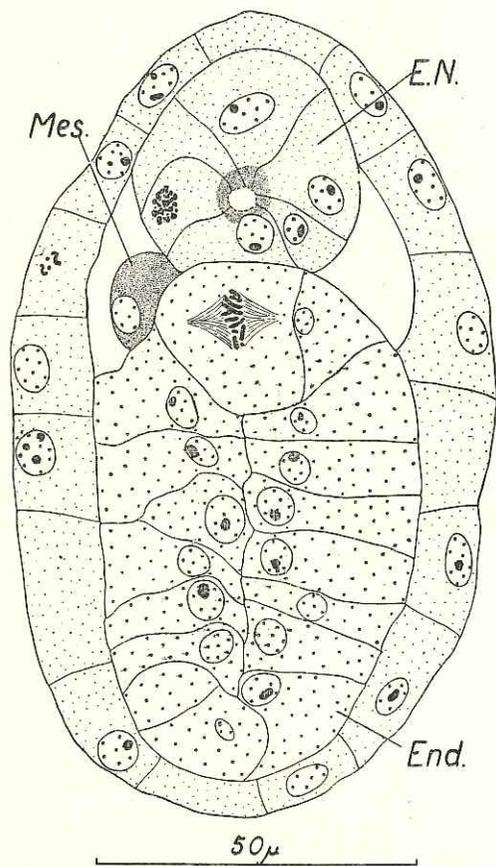


FIG. 3c. — Coupe dans l'embryon A au niveau du tronc (céphalenteron).  
E. N. : ébauche neurale ; End. : endoblaste ; Més. : mésoblaste.

dorsalement le tube médullaire, constitué de quelques cellules à protoplasme dense et plus colorable, en activité mitotique,

et disposées radiairement autour du canal. Celui-ci communique à l'extérieur par le neuropore. Le moindre indice de différenciation du complexe ganglionnaire de l'adulte fait défaut, ce qui indique que notre stade est plus jeune que celui de NEUMANN (fig. 6). Sous l'ébauche neurale, nous retrouvons le massif ovaire de l'endoblaste : la mitose visible dans la région supérieure éclaire le processus de formation des deux rangées de cellules. La division horizontale de l'endoblaste qui devient évidente lors de la métamorphose (NEUMANN, 1906, Pl. XIII, fig. 7 et 8) s'esquisse : la moitié ventrale donnera l'endostyle, la moitié dorsale la cavité pharyngienne proprement dite. Or notre fig. 3c suggère déjà l'arrangement en un tube des cellules du plan supérieur. Enfin, latéro-dorsalement, une cellule mésoblastique, appartenant à la quatrième paire.

d) Dans la région postérieure du tronc, le tube médullaire s'amenuise : ses cellules sont moins nombreuses, plus petites, la cavité interne s'efface ; il ne persiste plus qu'un cordon mince qui disparaît à son tour. Assez curieusement, les cellules de ce cordon montrent des mitoses. L'ectoblaste ne révèle rien de particulier. L'endoblaste diminue brusquement d'importance ; sa position dans la coupe devient centrale. Du côté ventral, entre ecto- et endoblaste apparaît un autre tissu, mésoblastique cette fois. La réduction de l'endoblaste pourrait correspondre à la disparition de sa portion endostyloïde ; cette zone de transition serait assimilable à la région de formation du stolon. Au moment où le mésoblaste s'annonce par quelques cellules latéro-ventrales par rapport à l'endoblaste et devient apparent, le système nerveux s'estompe et disparaît.

e) Progressivement, le mésoblaste refoule l'endoderme vers le dos tout en constituant un massif ventral. L'endoblaste à ce niveau est un tube à lumière réelle ; cette région correspondrait, dans notre esprit, à l'anse digestive proprement dite de l'adulte.

Plus en arrière, le mésoblaste continue de s'accroître, enveloppant complètement le tube endoblastique d'un anneau épaissi du côté ventral (fig. 3e).

FIG. 3  
tronc, n  
en un t

Puis  
redevi  
aband  
croît  
massif  
du tro

f) L  
(ULJA  
(NEUM  
aplati  
sur un  
crons.  
le viv  
éviden  
reste

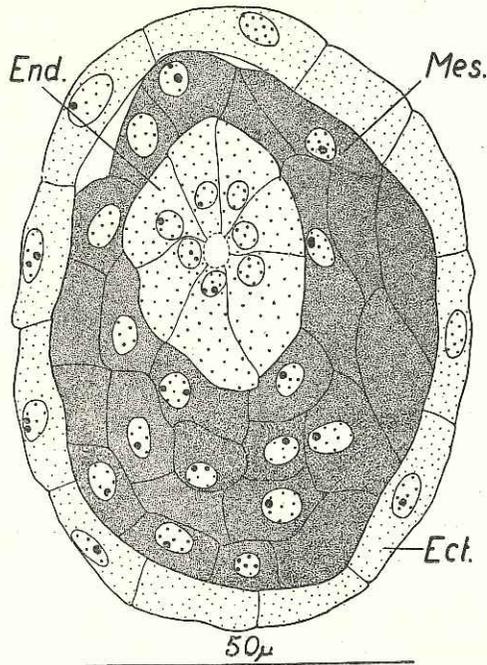


FIG. 3E. — Coupe transversale de l'embryon A, dans la région postérieure du tronc, montrant le mésoblaste Mes. enveloppant l'endoblaste End. arrangé en un tube. Il n'y a plus de trace de l'ébauche neurale. Ect. : ectoblaste.

Puis après une trentaine de microns, le mésoblaste se retire et redevient ventral par rapport à l'endoblaste. L'espace qu'il abandonne se continue dans la vésicule précaudale dont l'ampleur croît progressivement. Le mésoblaste dépasse légèrement le massif endoblastique et disparaît, marquant la limite postérieure du tronc.

f) La vésicule, qui caractérise les larves de *Doliolum mülleri* (ULJANIN) et fait défaut à celles de *Doliolum denticulatum* (NEUMANN), est limitée par le seul ectoblaste, plus étiré et aplati. Cette vésicule est entièrement libre d'éléments figurés sur une longueur de 50 microns ; son diamètre atteint 100 microns. Elle est sans doute gorgée de liquide et turgescente sur le vivant, mais nos fixation et coloration n'ont rien mis en évidence qui soit identifiable. Le rôle même de cette vésicule reste inconnu et son existence prouvée seulement chez certaines

espèces pourrait ne pas la faire considérer comme un organe de flottaison. Les coupes transversales dans la vésicule montrent plusieurs amas intratuniques pluricellulaires constitués de grosses cellules, dont l'aspect est tout à fait comparable à celui des divers tissus de l'embryon et notamment des cellules mésoblastiques (fig. 3). Ces amas atteignent 30 microns de diamètre ; ils ont un aspect organisé, les cellules étant disposées régulièrement autour d'un point central idéal. Leur fonction est inconnue. De nos trois embryons, seul le premier en possède.

g) La vésicule se continue dans la queue (fig. 3 g). Sa cavité est alors occupée partiellement par deux tissus : le tissu choral formé d'une pile de grosses cellules turgescentes, flanquées de cellules mésoblastiques, entassées sans ordre et non différenciées repérables sur environ  $100\mu$ . La vésicule se continue sur 150 microns au-dessus et en dessous de cette sorte de diaphragme (fig. 3g), de plus en plus discrète. Elle chevauche donc les deux régions du corps de l'embryon.

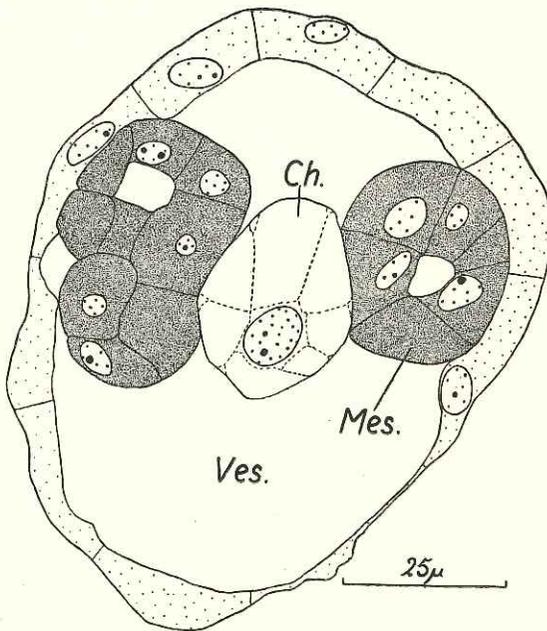


FIG. 3G. — Coupe de l'embryon A, dans la région postérieure de la vésicule Vés., montrant la corde Ch. flanquée de deux amas de cellules mésoblastiques Més.

h) No  
chorde à  
et se di  
queue.  
muscula  
périphér  
annoncé  
ques le  
elle est  
trastent

FIG. 3H  
dale Ch.,  
a pas trac

On en t  
ment m  
fusiform  
de long  
les fibre  
contact  
comme  
seurs, n  
a pas t  
et est c

En c  
avancé.  
grandes  
niveau  
encore

h) Nous assimilons les deux groupes cellulaires voisins de la corde à du mésoblaste, car ces cellules vers l'arrière s'ordonnent et se différencient. La fig. 3h est en effet une coupe dans la queue. On reconnaît sur les flancs de la corde, des cellules musculaires à noyaux centraux et dont les myofibrilles sont périphériques et à disposition longitudinale. La transition est annoncée par la mise en place progressive des cellules mésoblastiques le long de la corde ; mais du point de vue histologique, elle est brutale. Les éléments musculaires sont allongés et contrastent avec les cellules non différenciées à aspect globuleux.

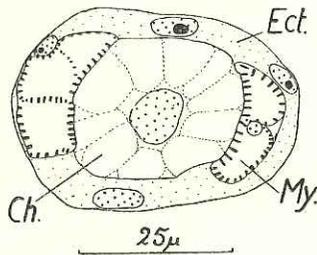


FIG. 3H. — Coupe dans la queue de l'embryon A, montrant une cellule chorale Ch., flanquée de cellules musculaires, My. — Ect. : ectoblaste. Il n'y a pas trace d'ébauche neurale.

On en trouve de trois à cinq de chaque côté de la corde, rarement moins par suite de la disposition en quinconce d'éléments fusiformes. Cette disposition se retrouve sur presque 600 microns de long et ce n'est qu'à l'extrémité postérieure de la queue que les fibres musculaires disparaissent et que la corde arrive au contact de l'ectoblaste, disposition que NEUMANN interprète comme une image de dégénérescence. Pas plus que nos prédécesseurs, nous n'avons pu retrouver une ébauche nerveuse. Il n'y a pas trace d'endoblaste. La queue ne présente pas de torsion et est dépourvue de replis natatoires.

*En conclusion*, l'embryon A correspond à un stade neurula avancé. L'ectoblaste est un tissu épithélial monostratifié à grandes cellules. Il ne montre aucune spécialisation, sinon au niveau de la plaque neurale où la basophilie augmente. Il n'y a encore aucune trace de l'invagination cloacale. Le système

nerveux s'ouvre toujours à l'extérieur par un ample neuropore. L'ébauche neurale est réduite dans la région postérieure du tronc et ne pénètre pas dans la région caudale. Sans doute n'y existe-t-elle jamais ? L'endoblaste n'a qu'ébauché sa mise en place, notamment vers l'arrière. Il ne pénètre pas non plus dans la queue. Le mésoblaste a abandonné une série (6) de paires de cellules dans la région antérieure du tronc ; en arrière, le mésoblaste compact enveloppe l'endoblaste d'un étui, mais étant deux fois plus développé du côté ventral, il ressemble à une bague et à son châton. Ce mésoblaste troncal est séparé du mésoblaste caudal par la vésicule dont la cavité a valeur de blastocœle, comme celle du rostre antérieur. La région caudale postérieure se révèle curieusement en avance sur le reste du corps avec sa file de cellules chordales typiques, turgescents, à protoplasme gonflé de vacuoles et ses éléments musculaires latéraux à fibrilles différenciées, quoique dépourvus de toute innervation.

A côté des caractères typiques de la neurula se rencontrent des signes d'accélération du développement et d'une spécialisation précoce : nous entendons par là les caractères de la queue, cellules chordales, cellules musculaires différenciées en regard des autres tissus restés embryonnaires.

*Stade B.* — Cet embryon est plus long, atteignant 1400 microns (dont 150 pour le rostre seul et 900 pour la queue avec la vésicule). L'examen « in toto » nous révèle une constitution identique à celle de l'embryon précédent : *a)* le rostre, antérieur ; *b)* le tronc, renfermant l'ébauche nerveuse, l'endoblaste et le mésoblaste ; *c)* la vésicule précaudale et la queue proprement dite avec sa corde et ses cellules musculaires.

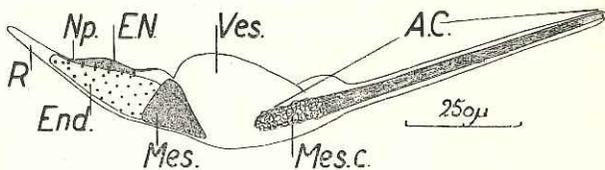


FIG. 4. — Vue d'ensemble de l'embryon B. Taille : 1400 microns.

A. C. : appendice caudal ; E. N. : ébauche neurale ; End. : endoblaste ; Més. : mésoblaste ; Np. : neuropore ; Més. C. : mésoblaste caudal ; R : rostre ; Vés. : vésicule précaudale ; ■ : position des six paires de cellules mésoblastiques antérieures.

L'examen des coupes confirme celui de l'embryon A. Les dessins sont parfaitement superposables. Le rostre est un cœcum aveugle, limité par un ectoblaste cubique. Vers l'arrière, sa cavité est occupée par un bouchon endoblastique dont les cellules, d'abord disposées en cercle, ne tardent pas à se placer sur deux files parallèles. Un peu en retrait du plan d'apparition de l'endoblaste, la paroi ectoblastique dorsale s'aplatit, puis s'invagine en une rainure de plus en plus profonde. Juste avant sa fermeture en un tube neural, la gouttière a 25 microns de profondeur sur 8 microns de largeur. En regard de la gouttière neuroporale, une seule paire de cellules mésoblastiques (cf. fig. 3b) a été repérée. La gouttière se continue dans le tube neural dont la cavité primitive est bien visible : les cellules neurales sont disposées en cercle autour du canal médullaire. En dessous se trouve le massif endoblastique et par places, nous voyons des paires de cellules mésoblastiques, collées contre l'endoblaste ou contre le tube neural. Cinq paires (peut-être même six) ont pu être observées. Le tube médullaire, évident sur 120 microns, s'atrophie en un cordon de plus en plus ténu, long d'une quinzaine de microns. Les coupes pratiquées à ce niveau montrent l'ectoblaste, l'endoblaste toujours pareils, mais contre les parois latéro-ventrales de ce dernier se sont glissées des cellules mésoblastiques. Comme dans l'embryon A, ces cellules nous mènent progressivement à un endoblaste réduit, à lumière centrale. La seule différence semble être que le mésoblaste est plus développé dorsalement. Vers l'arrière, le mésoblaste se décolle de l'ectoblaste dorsal au profit de la vésicule caudale. Progressivement, endoblaste et mésoblaste s'amenuisent, leurs dernières traces s'apercevant sur la ligne médioventrale. Aucun indice d'une invagination cloacale, paire ou impaire, n'a été relevé. Au-delà de l'énorme vésicule précaudale, se retrouvent la chorde et sa gaine soit de cellules mésoblastiques, soit de myomères fusiformes au nombre de 3 à 5.

*En conclusion*, ce stade neurula ne diffère donc guère du précédent A.

*Stade C.* — Cet embryon (fig. 5) est un peu plus grand que B

puisqu'il mesure 1500 microns, mais à nouveau, la longueur tient au rostre (160 microns) et à la queue (800 microns). A la limite du tronc et de la queue s'intercale une vésicule précaudale rejetée vers le dos. D'avant en arrière, les coupes transversales montrent le rostre creux constitué par les cellules ectoblastiques, puis apparaît le massif endodermique avec une disposition cellulaire différente de celle observée dans les deux autres individus. L'endoblaste est formé d'une pile de cellules larges et basses. De plus, il dépasse nettement (60 microns) la plaque neurale vers l'avant. Cette plaque neurale s'invagine profondément, puis se transforme en un tube médullaire que l'on peut suivre

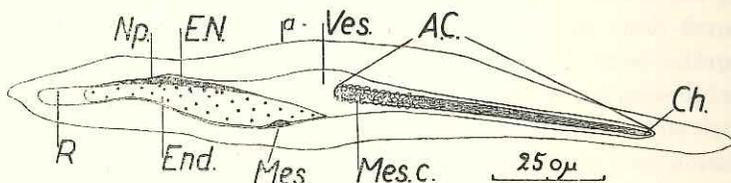


FIG. 5. — Vue d'ensemble de l'embryon C. Longueur : 1500 microns.

A. C. : appendice caudal ; Ch. : chorde ; E. N. : ébauche neurale ; End. : endoblaste ; Més. : mésoblaste ; Més. c. : mésoblaste caudal ; Np. : neuropore ; R : rostre ; Vés. : vésicule précaudale (?) ; a. : hauteur de la coupe figurée en 5a. ■ : position des cinq paires de cellules mésoblastiques antérieures.

aisément sur les coupes (230 microns de longueur). Vers l'arrière, le système nerveux se réduit brusquement à un cordon monocellulaire, accolé à l'endoblaste et séparé de l'ectoblaste dorsal par le début de la vésicule précaudale. Après un trajet de 50 microns, ce cordon disparaît. L'endoblaste est l'élément le mieux représenté dans le tronc ; sa structure simple se reconnaît sur toute la longueur de l'ébauche, quoique vers l'arrière, les cellules se disposent en amas plus arrondi, aplati dorso-ventralement (fig. 5a). L'endoblaste pénétrant profondément dans la vésicule précaudale atteint le plan antérieur de la chorde. Quant au mésoblaste du tronc, il est considérablement réduit. Outre un nodule ventral, riche de quelques grosses cellules à grand noyau et protoplasme granuleux (fig. 5a), coincé sous l'endoblaste, le mésoblaste comprend un petit nombre (cinq paires) de cellules disposées comme dans les deux autres embryons,

le long  
pore a

FIG.  
blastiqu  
Ect.  
stolon ;

de tro  
La vé  
mais  
deux  
flanqu  
lules  
font

En  
rapp  
absol  
ment

le long du canal médullaire, contre l'endoblaste, entre le neuropore antérieur et le cordon postérieur ; il nous a été impossible

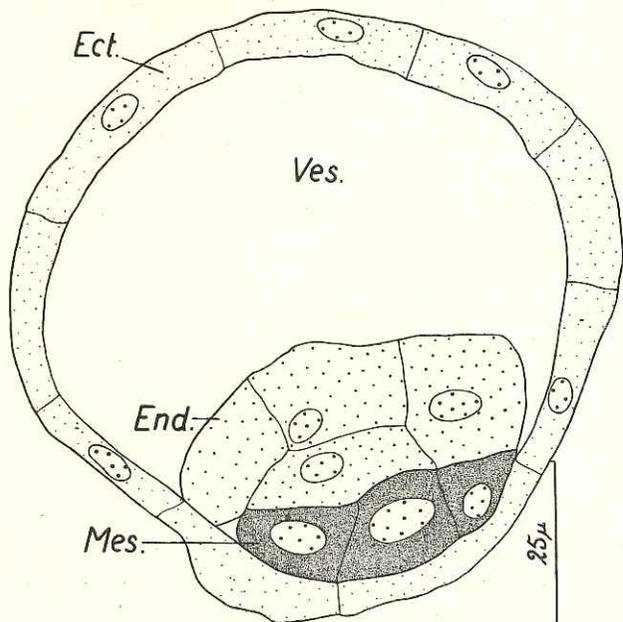


FIG. 5A. — Coupe transversale dans l'embryon C au niveau du massif mésoblastique ventral.

Ect. : ectoblaste ; End. : endoblaste ; Més. : mésoblaste du péricarde et du stolon ; Ves. : vésicule précaudale.

de trouver autre chose. Il n'y a aucune trace de la cavité cloacale. La vésicule précaudale montre les traces d'un précipité granuleux, mais sans éléments figurés. Quant à la queue, comme chez nos deux autres larves, elle est formée d'une file de cellules chordales flanquées en avant de mésoblaste indifférencié, en arrière des cellules musculaires. Il n'y a pas de torsion. Les replis natatoires font défaut.

*En conclusion*, il s'agit de nouveau d'une neurula ; sa structure rappelle celles des deux autres embryons, mais sans leur être absolument superposable. La réduction du mésoblaste notamment est très marquée. Cette neurula appartient à une autre

espèce que *Doliolum mülleri*, peut-être *Doliolum denticulatum* ou *Doliolum rarum*. Nos connaissances systématiques du groupe, malheureusement trop fragmentaires, ne nous permettent que des hypothèses.

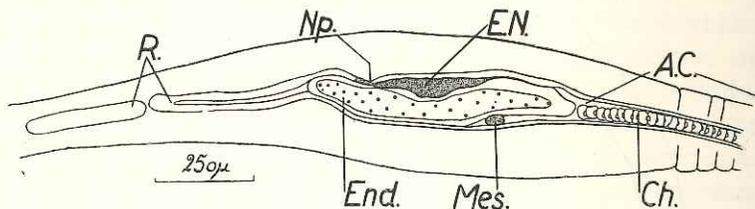


FIG. 6. — Embryon de NEUMANN (Pl. XI, fig. 1, 1906).

A. C. : appendice caudal ; Ch. : cellules de la chorde ; E. N. : ébauche neurale ; End. : endoblaste ; Més. : mésoblaste ; Np. : neuropore ; R. : rostre.

#### DISCUSSION.

Leur description montre bien que nos trois embryons s'intercalaient entre les embryons 2 et 3 d'ULJANIN, notre stade C étant fort semblable au n° 3 de notre prédécesseur et nettement moins avancé que le plus jeune individu de NEUMANN.

Récapitulons les diverses étapes de l'organogenèse de l'oozoïde à partir de l'embryon 1 d'ULJANIN.

Ce premier embryon, baptisé gastrula par le chercheur russe est en fait un individu qui va (ou vient de) commencer sa neurulation. On y distingue deux régions. La plus importante renferme, non pas l'ébauche du système nerveux, mais un massif endoblastique compact, bourré de réserves vitellines. Le système nerveux n'a sans doute guère dépassé l'étape de la plaque neurale et échappe à l'observation. Vers l'arrière, les cellules chordales sont déjà visibles dans ce qui deviendra la queue de la larve, tandis que le massif mésoblastique encore indivis siège à la limite des deux régions. Cette interprétation motive la rotation de 90° que nous avons imposée à la disposition originale de l'embryon.

Le second embryon d'ULJANIN présente une organogenèse plus poussée. En fait, il ne diffère de notre embryon A que par

sa plicat  
avancée  
remarqu  
Cepend  
bien en  
l'ont av  
coupes  
paigne l  
l'archen

Notre  
L'ébauc  
avant t  
vers l'a  
ou dors  
Ceci ex  
nerveux  
alors n  
rapproc  
d'endob  
différen  
d'une a  
mésobla  
tronc, i  
régulière  
arrière,  
cellules  
faulien  
bande  
nière, l  
sance d  
séparé  
que, op  
myomé  
l'organ  
du san  
drant l  
métamo

sa plicature et l'absence de vésicule précaudale. C'est une neurula avancée, avec ébauche neurale importante, mais avec ceci de remarquable que l'ébauche s'arrête à la naissance de la queue. Cependant le massif sous-jacent n'est pas mésoblastique, mais bien endoblastique, comme NEUMANN (1935) et BRIEN (1948) l'ont avancé. Cette opinion est corroborée par l'examen des coupes pratiquées dans notre embryon A : l'endoblaste accompagne l'ébauche neurale sur toute sa longueur ; il est compact et l'archenteron est une cavité virtuelle.

Notre embryon A est également une neurula à neuropore béant. L'ébauche neurale a une structure typique de tube médullaire en avant tandis qu'elle n'est déjà plus qu'un cordon plein et aminci vers l'arrière. Ce cordon est l'homologue du cordon viscéral ou dorsal des Ascidiacés ; il est remarquable qu'il soit si précoce. Ceci expliquerait pourquoi on n'a jamais trouvé de système nerveux dans la queue du *Doliolum* : il ne s'y forme jamais ou alors n'est qu'un élément transitoire fugace. On doit du reste rapprocher cette hypothèse de ce que la queue est dépourvue d'endoblaste tandis que cellules chordales et myomères sont différenciés très tôt. Ces particularités nous paraissent en faveur d'une accélération de l'organogenèse de cette région. Quant au mésoblaste, il s'est réparti entre le tronc et la queue. Dans le tronc, il est réduit à six paires de cellules disposées plus ou moins régulièrement, origine des sangles musculaires de l'adulte, en arrière, il a une disposition annulaire primitive. Les six paires de cellules vont proliférer et créer les bandes mésoblastiques qui se fauflent contre l'ectoblaste. Selon NEUMANN, la première bande donne les deux premiers anneaux musculaires, la dernière, les 7<sup>e</sup>, 8<sup>e</sup> et 9<sup>e</sup> anneaux, soit ceux compris entre la naissance de la queue et l'ouverture du cloaque. Ce mésoblaste est séparé du mésoblaste caudal par une ample vésicule ectoblastique, optiquement vidée. Le mésoblaste caudal a différencié les myomères vers l'arrière sans atteindre cependant l'extrémité de l'organe. En avant, il donnera une partie des éléments figurés du sang (ULJANIN) et deux masses cellulaires compactes encadrant l'origine de la corde et qu'on retrouve chez les larves métamorphosées.

L'embryon B ne diffère du précédent que par la taille ; les structures sont identiques. L'un et l'autre sont pourvus de la vésicule précaudale qui permet donc de les attribuer au type *Dolioletta* (*D. mülleri* Krohn).

L'embryon C est assez différent parce que plus âgé probablement. La position de la vésicule précaudale nous empêche de voir un *Dolioletta* dans cette neurula. En fait, il nous paraît que l'embryon C annonce l'embryon le plus jeune de NEUMANN ; malheureusement, le manque d'explications sur la structure de ce dernier individu nous gêne considérablement. On doit en particulier souligner l'existence dans les deux embryons d'une plage mésoblastique ventrale et postérieure, correspondant au péricarde et au stolon mais la réduction marquée du mésoblaste par rapport à A et B pose des problèmes rendus insolubles par la rareté du matériel.

Le tronc de notre individu mesure environ 500 microns, celui de l'individu de NEUMANN, 667 microns (sur 2,58 mm) d'après cet auteur. Il semble que ce soit la taille maximum que la larve puisse atteindre, avant d'entamer sa métamorphose. Outre un spectaculaire changement de structure sur lequel nous reviendrons dans un travail ultérieur, la métamorphose s'accompagne d'une réduction considérable de la longueur du tronc : nos collections comprennent des individus de *Doliolum mülleri* dont le tronc a acquis la forme en barillet typique de l'espèce et ne mesure plus que 120 à 140 microns, soit le  $1/5$  de la longueur de l'individu de NEUMANN !

L'ensemble de nos renseignements sur l'embryogenèse des Thaliacés montre donc que celle du *Doliolum* est la plus étroitement calquée sur celle des Ascidies. Les évolutions des ébauches sont parallèles. Cependant, après avoir acquis une structure de têtard d'Ascidie, l'animal subit une véritable métamorphose, avec condensation du corps et des remaniements profonds, qui en fait un être complètement différent d'aspect de l'Ascidie et très spécialisé.

Nous remercions très vivement Monsieur G. Trégouboff, Directeur de la Station Maritime de Villefranche s/M. pour l'aimable accueil qu'il nous a réservé dans son laboratoire et Messieurs les Professeurs P. Brien et M. Dubuisson pour l'intérêt constant qu'ils ont porté à nos recherches.

BIBLIOGRAPHIE

- BRIEN, P. : Embranchement des Tuniciers. IV. Les Thaliacés. Sous-classe des Cyclomyaires — in *Traité de Zoologie* de P. P. Grassé, 11, p. 789-822, 1948.
- FOL, H. : L'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. *Recueil Zoologique Suisse*, 1, p. 91-160, 1883.
- NEUMANN, G. : *Doliolum*, in *Wissensch. Ergeb. d. deuts. Tiefsee-Expedition*, 12, p. 95-243, 1906.
- NEUMANN, G. : Cyclomyaria, in *Hdb. d. Zoologie* de Kükenthal et Krümbach, 5/2, p. 324-400, 1935.
- ULJANIN, B. : Die Arten der Gattung *Doliolum* im Golfe von Neapel, in *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*. Monographie X, 140 p., 1884.
-