Warning Concerning Copyright Restrictions

The copyright law of the United States (Title 17, United States Code) governs the making of photocopies or other reproductions of copyrighted material.

Under certain conditions specified in the law, libraries and archives are authorized to furnish a photocopy or other reproduction. One of these specified conditions is that the photocopy or reproduction is not to be "used for any purpose other than private study, scholarship, or research." If a user makes a request for, or later uses, a photocopy or reproduction for purposes in excess of "fair use," that user may be liable for copyright infringement.

This institution reserves the right to refuse to accept a copying order if, in its judgment, fulfillment of the order would involve violation of copyright law.

Printing note: If you do not want to print this page, select pages 2 to the end on the print dialog screen.

Étude du sac branchial chez Ciona intestinalis (L.)

PAR

D. DAMAS.

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

(PLANCHES I ET II.)

INTRODUCTION.

Il semblerait que les travaux relativement nombreux sur l'anatomie de *Ciona intestinalis* L, et particulièrement sur la structure du sac branchial, aient élucidé complètement l'organisation d'une forme considérée comme le type classique des Ascidies simples.

Les études de C. KUPFFER (1), de C. HELLER (2), de M. TRAUSTEDT (3), la longue description monographique de L. ROULE (4) et quelques remarques intéressantes de W. A. HERDMAN (5) ont fait parvenir notre connaissance de cette

(1) C. KUPFFER. *Jahresber. d. Komm. z. wissensch. Untersuch. d. deutsch. Meere in Kiel*, VII. *Tunicata*. Berlin.

(2) C. HELLER. *Untersuchungen ueber die Tunicaten des adriatischen Meeres*. Denkschr. K. Akad. Wissensch., Abth. II ; Bd. XXXIV ; p. 117.

(3) M. TRAUSTEDT. *Die einfachen Ascidien (Ascidiæ Simplices) des Golfes von Neapel*. Mittheil. a. d. Zool. Station zu Neapel ; 1883 ; Heft. IV.

(4) L. ROULE. *Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence (Phallusiadées)* — 1re partie : Monogr. de la *Ciona intestinalis*. — Ann. du Musée d'hist. nat. de Marseille. Zool., t. II, 1884.

(5) W. A. HERDMAN. a) *On Individual variation in the Branchial Sac of Simple Ascidians*. — Linnean Society's Journal. Zool. ; vol. XV ; 1881.

b) *Notes on variation in the Tunicata*. 1886. Proc. Lit. Phil. Soc. Liverpool, vol. XL. Appendix.

forme à une perfection beaucoup plus grande que pour la majorité des autres types.

La récente étude de Marc de Sélys Longchamps [1] aura apporté plus d'une connaissance générale nouvelle et importante sur la structure du sac branchial des Ascidies, et particulièrement sur la disposition des sinus transverses. Par l'étude du développement post-embryonnaire, cet auteur a montré l'existence d'un plan de structure qui avait échappé jusqu'alors et qui consiste essentiellement dans la présence de champs principaux ou *séries*, dans l'étendue desquelles les sinus transverses ont une disposition régulière et caractéristique.

Travaillant à ses côtés, dans le même laboratoire et sous la même direction, j'ai eu le plaisir d'arriver à des résultats correspondants pour *Ciona intestinalis*.

Ce sont les résultats de cette étude d'une espèce que nous exposerons dans la présente notice, réservant les conclusions générales qui en découlent pour l'époque, où l'étude comparative des différents types d'Ascidies nous permettra d'asseoir sur une base plus sûre des vues théoriques sur la valeur morphologique des divers éléments de la branchie.

M. le professeur Ed. Van Beneden a libéralement mis à ma disposition une riche collection de *Ciona* de tous âges, provenant de la Station zoologique de Naples ; il m'a placé ainsi dans les meilleures conditions, pour poursuivre une étude que m'ont encore beaucoup facilitée ses savants conseils et ses précieux encouragements. Je remplis un devoir agréable en lui exprimant publiquement ma reconnaissance.

---

[1] Marc de Sélys Longchamps. *Etude de la branchie chez « Ascidiella scabroides »*. Archives de Biologie, t. XVI, 1899.

Ire PARTIE.

Étude de l'adulte.

§ 1. — Des sinus transverses.

Les sinus transverses ont été distingués en différents ordres suivant leur diamètre et leurs rapports avec les trabécules interstigmatiques et avec les barres longitudinales. Mais les descriptions des auteurs ne sont guère concordantes au sujet du nombre d'ordres qu'il y a lieu d'admettre.

Kupffer (1), Heller (2) et Traustedt (3) ont distingué deux catégories de sinus alternant régulièrement sur toute la surface branchiale conformément à l'ordre suivant :

1, 2, 1.

Roule (4) dans sa description monographique de *Ciona intestinalis* distingue tout d'abord trois catégories de sinus disposés d'après la formule :

1, 3, 2, 3, 1.

Mais dans la suite du même travail (5), revenant sur sa description antérieure, il admet une disposition plus compliquée, qui d'ailleurs, d'après lui, ne se trouve que d'une façon " fortuite ". Elle consiste dans la présence de sinus transverses de quatre ordres différents qu'il dénomme : grands et petits sinus de premier ordre, grands et petits sinus de second ordre. Ils sont disposés comme suit :

1, 2, **2**, 2, 1, 2, **2**, 2, **1**.

D'autre part, il n'est pas certain que les catégories de sinus transverses des auteurs se correspondent bien entre elles. Pour

---

(1) C. Kupffer : *l. c.*; p. 206.

(2) C. Heller : *l. c* ; p. 118.

(3) M. Traustedt : *l. c.*; p. 39. Cet auteur a fait cette observation sur *C. canina*, forme généralement considérée aujourd'hui comme une variété de *C. intestinalis*.

(4) L. Roule : *l. c.*; p. 47.

(5) L. Roule : *l. c.*; 2e partie; p. 202; description des espèces.

le dernier ordre, en particulier, il ne ressort pas des descriptions que le sinus de second ordre de KUPFFER, de HELLER et de TRAUSTEDT, ceux de troisième ordre de la première description de ROULE et les petits sinus de second ordre de sa deuxième description s'appliquent bien aux mêmes éléments. Les petits sinus qui barrent les trabécules interstigmatiques sans subdiviser les rangées de trémas observés par HELLER, TRAUSTEDT et ROULE ont peut-être échappé à KUPFFER — ce qui n'est pourtant guère admissible —; ou bien, ils ne se présentaient pas dans les individus étudiés par cet auteur — ce qui nous paraît de beaucoup plus probable.

HERDMAN [1], en effet, a montré que ces minces sinus (*horizontal membranes* [2] p. part.) sont fort inconstants. Tantôt, ils divisent tous les stigmates d'une rangée, tantôt ils intéressent seulement quelques trabécules interstigmatiques, tantôt enfin ils peuvent faire défaut.

J'ai pu reconnaître, chez *Ciona intestinalis,* une distribution des sinus transverses à la fois beaucoup plus compliquée que celle décrite par les auteurs cités plus haut, à cause de la distinction d'un nombre beaucoup plus grand d'ordre de sinus, et, d'autre part, plus simple, parce que réductible à un stade embryonnaire, ainsi que le montrera l'étude du développement.

Elle consiste essentiellement dans la subdivision de la surface branchiale en six champs ou *séries* d'égale valeur morphologique.

Dans la fig. 1, pl. II, on peut voir que la branchie représentée ici à un faible grossissement et dans sa partie dorsale seulement, est subdivisée en six espaces par cinq sinus plus volumineux [3] que les autres, et désignés respectivement d'avant en arrière $(1)^{I}$, $(1)^{(II)}$, $(1)^{III}$, $(1)^{IV}$, $(1)^{V}$.

---

(1) HERDMAN : *l. c.*; p. 359.

(2) HERDMAN nomme *horizontal membranes* deux choses fort distinctes : tout d'abord les petits sinus dont il est ici question, ensuite la *lame interne* de M. DE SÉLYS LONGCHAMPS, qui correspond à ce que je désignerai aussi comme *vaisseau interne.*

(3) L'existence de cinq sinus plus volumineux et de six séries transversales est surtout nette quand on examine la branchie entière à un faible grossissement et

Cette observation constitue à nos yeux, l'un des faits les plus importants et les plus caractéristiques du sac branchial de *Ciona*. Il importe donc de préciser la situation de ces sinus par l'étude de leurs rapports. Sur la ligne médio-dorsale, l'extrémité des canaux sexuels aboutit au milieu de l'étendue de la première série, c'est-à-dire qu'elle est distante du premier sinus principal (1)[I] d'un espace égal à celui qui le sépare de la gouttière péricoronale. Le second sinus principal (1)[II] correspond toujours sensiblement à l'anus. Enfin, les trois derniers sinus de premier ordre subdivisent en quatre champs à peu près égaux le reste de la branchie.

L'histoire du développement montre que ces six séries ont même valeur morphologique, mais chez l'adulte par leur grandeur et par le nombre de sinus qui les composent, en fait, elles diffèrent beaucoup entre elles, et l'étude qui va suivre consistera en grande partie dans la détermination de l'exacte valeur des différentes séries.

Chacune des six bandes sériales définies plus haut comprend, chez l'adulte, un nombre de sinus transverses qui varie de 64 à 128 (et même plus). Ils se laissent d'autant plus facilement rapporter à 7 ou 8 ordres différents de grandeur qu'ils se trouvent disposés suivant des lois constantes de nombre et de position :

— Les sinus de premier ordre, au nombre de cinq, mis à part il existe de chaque ordre un nombre de sinus exactement double de celui de l'ordre immédiatement précédent. Les sinus de second ordre étant au nombre de 6 (autant que de séries), il existe 12 sinus de troisième ordre, 24 de quatrième, 48 de cinquième, 96 de sixième, 192 de septième, et il y aurait 384 sinus de huitième ordre, sans cette circonstance que leur formation n'a pas lieu en même temps pour toute la surface branchiale et que les individus présentent, par conséquent, des sinus de huitième ordre variables en nombre et en position.

---

par projection. La seule preuve effective ne peut cependant en être donnée que par l'étude du développement. Nous donnerons cette preuve dans la deuxième partie de ce travail.

Cette loi pourrait se dénommer *loi de redoublement.*

— Les différents ordres de sinus alternent entre eux de façon que la série limitée par deux sinus de premier ordre est subdivisée en deux espaces égaux par un sinus de second ordre. Les deux champs secondaires ainsi formés sont eux-mêmes coupés par deux sinus de troisième ordre en quatre champs, qui à leur tour sont subdivisés par quatre sinus de quatrième ordre, et ainsi de suite : chaque sinus d'ordre inférieur divisant un espace délimité par les sinus d'ordres supérieurs. L'alternance ainsi obtenue, qui ne souffre aucune exception, est la plus complète possible.

Cette loi, basée sur la place des sinus au moment de leur apparition peut être appelée : *loi d'alternance par intercalation.*

Ces deux lois que Marc de Sélys Longchamps expose aussi en détail s'appliquent à toutes les Ascidies, je pense. Le seul examen des figures publiées par les auteurs, pour autant que leur exactitude soit suffisante et surtout que l'espace branchial considéré soit assez étendu, permet de se convaincre de leur généralité. Elles constituent à nos yeux avec la présence d'un nombre défini de séries la base de l'étude du sac branchial.

Quand il existe un nombre aussi grand d'éléments, qu'il est nécessaire de distinguer par le numéro de la série à laquelle ils appartiennent, par leur numéro d'ordre et le quantième de l'ordre, on reconnaît la nécessité de recourir à un système de conventions facilitant le discours.

Je me rallie à l'heureux système que propose Marc de Sélys Longchamps : (*l. c.*; p. 129 et 130), est fondé sur les bases suivantes;

— L'ordre des sinus est désigné par des chiffres arabes placés entre parenthèses (1), (2), (3), (4), (5), etc.

— Le numéro de la série désigné par un chiffre romain, se porte en exposant.

— Un chiffre arabe placé en indice, désigne le quantième sinus de l'ordre, on envisage dans la série.

Nous trouverons l'application immédiate de ces lois et de cette nomenclature dans l'explication de la fig. 2, pl. II, qui représente

une série entière (et en réalité la série III) du sac branchial d'un individu adulte.

Nous y reconnaissons deux sinus plus volumineux, que nous désignons comme sinus de premier ordre. Ce sont les sinus $(1)^{II}$ et $(1)^{III}$. Puis successivement un sinus (2), deux sinus (3), quatre sinus (4), huit sinus (5), seize sinus (6), trente-deux sinus (7), enfin les sinus (8) suivants : $(8)^{II}_{63}$, $(8)^{II}_{64}$, $(8)^{III}_{1}$, $(8)^{III}_{2}$, $(8)^{III}_{4}$, $(8)^{III}_{31}$, $(8)^{III}_{32}$, dont la plupart sont représentés par des ébauches discontinues.

Tous ces éléments sont disposés en alternance.

Mais nous n'avons décrit jusqu'ici que la disposition d'une seule série prise au milieu du sac branchial. L'étude des autres séries nous montrera de nouvelles variations de nombre. Dans la même branchie :

— La série I se caractérise par son grand développement et le nombre de ses sinus. Tous les sinus (8) y sont formés et s'étendent sur toute la longueur des rangées. La plupart ont déjà contracté des rapports avec les barres longitudinales mais les stigmates ne s'arrêtent pas à leur niveau. Les deux premiers sinus pourtant, $(8)^{I}_{1}$ et $(8)^{I}_{2}$, ont atteint un diamètre beaucoup plus considérable et subdivisent les rangées correspondantes de stigmates. On y observe — et c'est le seul point de la branchie où il s'en trouve — quatre sinus (9) déjà formés $(9)^{I}_{1}$, $(9)^{I}_{2}$, $(9)^{I}_{3}$ et $(9)^{I}_{4}$.

— La série II montre des sinus (8) complets dans sa région antérieure. Dans la région postérieure, ils manquent parfois. Les ordres supérieurs de sinus sont complètement semblables à ceux de la série I.

— Nous avons déjà décrit d'une façon générale la série III. La plupart des sinus (7) sont encore en rapport avec les barres longitudinales. Les sinus (8) s'y montrent plus rarement. Nous insisterons sur les rapports remarquables que présentent les sinus (7) et (8) avec les stigmates. On peut voir par la figure 2, pl. II, que les sinus de ces deux ordres passent au-dessus des stigmates. Les rangées ne sont pas dédoublées à leur niveau.

Dans la série IV, les sinus (8) ne se montrent plus. De plus,

les sinus (7) n'affectent le plus souvent pas de rapports avec les barres longitudinales.

Dans la série V, les sinus (8) font complètement défaut. Les sinus (7), tous présents, sont de fines ébauches continues ou plus rarement discontinues, telles que se montrent les sinus (9) dans la série I, les sinus (8) dans la série III. Les rangées de stigmates ne sont pas toutes dédoublées au niveau des sinus (6).

Dans la série VI, les sinus (7) sont rarement continus; le plus souvent, ce sont de petites ébauches, n'intéressant que quelques trabécules interstigmatiques de chaque rangée.

Cette description détaillée d'une branchie, nous permet de tirer les conclusions suivantes :

Le nombre des sinus transverses est beaucoup plus considérable dans les séries antérieures que dans les postérieures, aussi les séries elles-mêmes sont plus grandes. Ainsi tous les sinus (7) sont à peine apparus dans la série VI, et l'on trouve déjà des sinus (9) dans la série I. De sorte que le nombre d'éléments y est au moins double, et la longueur relative augmente à peu près dans la même proportion.

Toutes les transitions se trouvent entre les deux séries extrêmes dans les séries intermédiaires. Aucune série ne prend donc sur les autres un développement tout particulier et absolument prépondérant, tel que l'a observé Marc de Sélys Longchamps pour la série I et VI chez *Ascidiella scabroides*. La présence de sinus (8) et (9) dans la série I n'infirme en rien la distinction de six séries, distinction qui se justifie tant au point de vue pratique, que par la présence de transitions entre les deux points extrêmes.

Quant à la forme exacte de ces sinus, on pourra le mieux l'interpréter sur des coupes frontales, perpendiculaires aux sinus transverses. La figure 1, pl. I, représente une telle section intéressant une demi série, prise dans un autre sac branchial. Elle est limitée par les sinus $(1)^{II}$ et $(2)^{III}$. On peut voir que le diamètre des différents sinus va en augmentant du huitième au premier ordre. La forme des sinus des six ordres supérieurs est assez complexe. Ce ne sont pas de simples cylindres, ils pré-

sentent en coupe deux parties dilatées, qui sont la trace de deux vaisseaux parallèles, un *vaisseau interne* et un *vaisseau externe*, réunis par une lame rétrécie.

Les vaisseaux externes se trouvent dans le plan de la trame fondamentale, c'est sur eux que s'insèrent les trabécules interstigmatiques.

Les vaisseaux internes font saillie dans l'intérieur de la branchie et se trouvent en relation avec les barres longitudinales, avec lesquelles ils délimitent les mailles. Ils correspondent aux formations désignées par Marc de Sélys Longchamps (*l. c.*; p. 150) comme *lames internes*, chez *Ascidiella scabroides*.

Les sinus des deux derniers ordres (7) et (8) apparaissent dans les coupes comme de petits vaisseaux à lumière plus ou moins circulaire.

Les rapports des sinus (8) sont très variables : tantôt, ce sont des papilles dépendant de trabécules interstigmatiques isolés, tantôt ces papilles sont doubles, tantôt ce sont de petits sinus intéressant quelques trabécules, tantôt ils s'étendent sur toute la rangée de stigmates.

Nous trouvons aussi les sinus (7) sous cette forme, d'autres fois ils se mettent en relation avec les barres longitudinales par une languette triangulaire, parfois enfin, ils proéminent assez fortement dans la cavité. Ils barrent simplement les stigmates, ou bien ceux-ci s'arrêtent au niveau des sinus, les deux cas pouvant se présenter dans une même rangée, ou dans une même maille, ou pour deux stigmates consécutifs.

Nous montrerons que tous ces aspects se rattachent au mode de formation des sinus, et qu'ils n'ont, ni rien de spécifique, puisqu'ils ont été décrits chez les espèces étudiées d'une façon approfondie (et en particulier chez *Ascidiella scabroides*), ni rien de caractéristique des sinus, puisque tous présentent ces différents aspects aux différents moments de leur formation.

Le sinus transverse, quelque soit l'ordre auquel il appartient, est tapissé par un épithélium plat, qui revêt une mince couche de tissu conjonctif. Seul le vaisseau interne porte une bande épaissie de cellules cubiques à son bord interne (fig. 2, pl. I).

§ 2. — Des trabécules dermato-branchiaux.

Roule (1) a donné ce nom aux sinus sanguins qui relient la branchie à la paroi du corps.

Cet auteur les décrit et les figure comme de " fines poutrelles ", de diamètre étroit rarement bifurquées, et en relation avec les " sinus de premier ordre " (en réalité, sinus de l'ordre antépénultième de la série).

Cette description nous montre que cet auteur a envisagé seulement un espace correspondant aux ordres inférieurs de sinus. En réalité, par leur disposition, et par leur diamètre, les trabécules dermato-branchiaux observent les mêmes principes généraux que les sinus transversés. Ils sont d'autant plus larges qu'ils correspondent à un élément plus volumineux et qu'ils occupent une place plus antérieure dans la branchie.

Ainsi, les petits trabécules, tels que les considère Roule, sont dans la série III en relation avec les sinus (5). Mais dans la même bande sériale, les trabécules s'étendent dans le sens transversal, pour les sinus d'ordres plus élevés, au point de devenir de véritables *lames dermato-branchiales* qui pour les ordres supérieurs (1) et (2) finissent par cloisonner véritablement la cavité péribranchiale en chambres secondaires étendues dorso-ventralement et débouchant dans le cloaque.

Une disposition semblable a été signalée par Ch. Maurice (2) dans sa description monographique de *Fragaroides aurantiacum*. Elle reconnaît, pensons-nous, la même cause. Mais ici les lames dermato-branchiales correspondraient à tous les sinus transverses et non pas seulement à quelques-uns d'entr'eux et justement à ceux d'ordre le plus élevé.

D'autre part, tandis que les lames deviennent plus volumineuses dans la région antérieure, dans les dernières séries, elles disparaissent complètement pour faire place à des

(1) L. Roule. *l. c.*; p. 50.

(2) Ch. Maurice. *Etude monogr. d'une espèce d'Ascidie composée. (Fragaroides aurantiacum, n. sp.)* Arch. de Biol., t. VIII, 1888.

trabécules dermato-branchiaux, tels que les comprend ROULE et qui sont d'autant plus longs que dans cette région, la branchie est le plus fortement écartée de la paroi du corps et du septum épicardique.

§ 3. — SYSTÈME MUSCULAIRE PROPRE DE LA BRANCHIE.

ROULE, (*l. c.;* p. 55), le premier, signale l'existence de muscles longitudinaux et transversaux dans la branchie de *Ciona*.

Les premiers correspondent à l'insertion des languettes dorsales, suivant la ligne médio-dorsale, où " les îlots musculaires sont excessivement nombreux et développés ".

Les muscles transversaux, si nous reportons la description de cet auteur à la nomenclature adoptée par le présent travail, correspondraient en position aux sinus transverses (1), (2), (3) et (4).

Ce dernier point me paraît devoir subir une double correction.

1° Les sinus (4) ne possèdent de muscles que dans les séries antérieures;

2° La série VI en est également privée, complètement ou presque complètement.

Ainsi dans la branchie adulte, décrite plus haut, au point de vue des sinus transverses, les bandes musculaires transversales correspondent aux sinus d'après le tableau suivant :

Série I : $(1)^{I}$, $(2)^{I}$, $(3)^{I}_{1}$, $(3)^{I}_{2}$, $(4)^{I}_{1}$, $(4)^{I}_{2}$, $(4)^{I}_{3}$, $(4)^{I}_{4}$.
Série II : $(1)^{II}$, $(2)^{II}$, $(3)^{II}_{1}$, $(3)^{II}_{2}$, $(4)^{II}_{1}$.
Série III : $(1)^{III}$, $(2)^{III}$, $(3)^{III}_{1}$, $(3)^{III}_{2}$.
Série IV : $(1)^{IV}$, $(2)^{IV}$, $(3)^{IV}_{1}$, $(3)^{IV}_{2}$.
Série V : $(1)^{V}$, $(2)^{V}$, $(3)^{V}_{1}$, $(3)^{V}_{2}$.
Série VI : Pas de muscles.

Tous ces éléments ont été représentés dans la figure 2, pl. II.

On y trouve ainsi un ensemble de 25 muscles transversaux, disposés régulièrement de distance en distance. Chacun d'eux

forme en réalité un fer-à-cheval, ouvert ventralement et dont les branches libres pénètrent dans la tunique interne et s'y perdent. Mais il est complété sur la face ventrale par le système des muscles transversaux et obliques de la tunique interne. Sur la ligne médio-dorsale, une partie des fibres de chaque faisceau passe dans le muscle longitudinal dorsal, tandis qu'une autre partie le croise à angle droit et se rend directement à l'autre face de la branchie. Au niveau du bord dorsal de la lame dermato-branchiale, une partie des fibres diverge vers le derme et forme une anastomose musculaire entre le système branchial et le système général des muscles longitudinaux, transversaux et obliques.

Ce double système de fibres délimite donc à la surface de la branchie trois côtés d'un certain nombre de quadrilatères que l'on peut considérer comme complétés par les fibres longitudinales du derme. Cette disposition permet toutes les rétractions correspondant à celles du corps lui-même, tant dans le sens longitudinal que transversal; elle doit jouer un rôle important dans la respiration, en même temps que contribuer à soutenir à l'intérieur du corps la trame branchiale.

La coupe d'une demi série représentée fig. 3, permet de constater que l'épaisseur des muscles augmente avec le diamètre du sinus correspondant. Ils sont donc assez caractéristiques des barres (1), (2), (3) et éventuellement (4) qu'ils contribuent à différencier des ordres inférieurs. Au point de vue histologique, ces fibres ont identiquement la même constitution que celles du derme. Elles siègent dans le vaisseau interne, aussi bien que dans le vaisseau externe du sinus auquel elles correspondent (fig. 2, pl. I).

§ 4. — Languettes du raphé dorsal.

J'insisterai seulement sur leur forme et leurs rapports avec les sinus transverses.

La forme exacte des languettes dorsales est celle d'une pyramide à quatre faces, très allongée et présentant un bord

antérieur, un bord postérieur, et deux latéraux. Mais, elles sont tordues et courbées sur elles-mêmes en faucilles vers la face droite de la branchie.

Elles sont revêtues d'un épithélium plat suivant leurs faces, mais les bords latéraux de la base sont tapissés d'un épithélium prismatique simple vibratile (fig. 6). Chaque languette correspond à un sinus transverse et l'épithélium cilié se continue dans la bande épaissie du vaisseau interne.

Les bases des languettes sont réunies par une membrane très courte.

La longueur des languettes atteint un maximum aux environs du sinus (1)^{V}.

Elle va en décroissant lentement vers la partie antérieure, rapidement vers la bouche œsophagienne, de façon que les premières et les dernières de la rangée sont réduites à une petite papille conique. Les papilles voisines entre elles, sont généralement de grandeur sensiblement égale. On observe pourtant de petites papilles qui alternent sur une distance plus ou moins grande avec des papilles de grandeur normale. On peut alors toujours constater que ces papilles correspondent à des sinus transverses de l'ordre inférieur, auquel les languettes se rapportent dans la série. Ceci nous permettra de conclure qu'elles sont de formation plus récente et qu'elles auraient pris un développement égal à celui des languettes voisines.

Quoiqu'il ne soit possible de reconnaître entre les languettes d'une même région, aucune différence appréciable, ni de les distinguer par elles-mêmes en groupes, nous leur appliquerons le même système de nomenclature que nous avons adopté pour les sinus transverses d'après le principe suivant :

Chaque languette sera désignée par le même chiffre que le sinus transverse, à laquelle elle correspond.

Cette nomenclature exigée par la multiplicité des éléments et la nécessité où nous sommes de définir l'état de développement des individus, ainsi que l'espèce elle-même par la présence de différents ordres de languettes, trouvera sa raison d'être dans l'étude de leur mode d'apparition. Elle nous mon-

trera, en effet, que la formation de languettes d'un nouvel ordre est liée à celle d'un ordre correspondant de sinus.

En employant ce système de désignation, si nous analysons la figure 1, pl. II, qui montre tous les éléments du raphé dorsal d'un individu adulte, nous dirons :

— Que les languettes (1), (2), (3) et (4) se trouvent dans les six séries ;

— Que, tandis que pour la série VI, la complication s'arrête là, dans les cinq séries antérieures, on observe des languettes (5).

— Que les séries I, II et III montrent des languettes (6).

— Que les languettes $(7)^1_1$ et $(7)^1_2$ sont déjà formées.

Le nombre des languettes correspondant à chaque série est donc :

Série	I	34
„	II	32
„	III	32
„	IV	16
„	V	16
„	VI	7

Entre les deux nombres extrêmes, réalisés aux deux points extrêmes de la branchie, les régions moyennes forment une transition d'autant plus insensible que dans la partie postérieure de la série V, les languettes (5) sont encore petites, de même pour les languettes (6) dans la partie postérieure de la série III.

§ 5. — Des stigmates.

Les auteurs ont donné une description complète de la disposition des stigmates chez *Ciona intestinalis*. On sait qu'ils sont ovalaires, allongés suivant l'axe longitudidal du corps et disposés en rangées comprises entre un sinus (6) et un sinus d'un ordre supérieur. Nous avons vu les variations qui se présentent dans leurs rapports avec les sinus (7) et éventuellement avec les sinus (8).

Il nous reste maintenant à discuter la valeur du caractère

tiré du nombre de stigmates correspondant à une maille. On désigne ainsi le rectangle délimité par l'entrecroisement de deux sinus voisins au niveau desquels les stigmates sont subdivisés, avec deux sinus longitudinaux successifs.

Ces faits ont quelque importance, puisque la détermination pratique de certaines formes d'*Ascidiella* et d'*Ascidia* a été basée sur ce caractère [1], et que l'on a pris soin pour un certain nombre d'espèces du genre *Ciona*, de l'indiquer dans la diagnose spécifique comme étant de nature à faciliter la détermination.

Nous pouvons faire deux remarques préalables :

Les barres longitudinales ne correspondent pas toujours exactement à un trabécule interstigmatique ; de plus, souvent ces éléments ne sont pas parallèles entre eux, mais forment un angle aigu.

On trouve dans les sacs branchiaux d'individus à tout âge, des stigmates en voie de développement. Ils sont petits, n'intéressent pas toute la hauteur de la rangée, de sorte que les trabécules interstigmatiques se présentent comme bifurqués, ainsi que le décrit Roule [2], sans avoir pourtant jamais cet aspect de vaisseaux longitudinaux qu'il a représenté dans les figures 17 et 18, planche II, de son mémoire.

Abstraction faite de ces deux faits qui apportent quelque difficulté dans l'estimation du nombre de stigmates compris dans une maille, le même sac branchial présente de grandes variations par rapport à ce caractère. Tous les intermédiaires se rencontrent et parfois sur un petit espace, entre six et douze, sans qu'on puisse distinguer aucun ordre dans l'arrangement.

Le nombre le plus fréquent me paraît, chez les individus adultes que j'ai étudié, neuf ou dix.

Si l'on prend ce nombre comme caractéristique, il est évident qu'il doit varier suivant l'état de développement de l'individu

---

(1) W. A. Herdman. *A Revised Classification of the Tunicata.* Linnean Society's Journ. Zool. 91.

(2) L. Roule : *l. c.*, p. 50.

considéré, le nombre des stigmates augmentant avec l'âge. De sorte que si *Ciona Flemingi* Herd. (1), et *Ciona Savignyi* Herd., se caractérisent respectivement par deux et cinq stigmates dans chaque maille, un individu de l'espèce *intestinalis* d'un centimètre de long appartient à l'espèce *Flemingi* et un autre de trois centimètres et demi à l'espèce *Savignyi*.

Ce caractère tout relatif, de même que le mode de fixation, l'épaisseur de la tunique, l'époque de la maturité sexuelle et un certain nombre d'autres qui retentissent sur l'organisation générale, nous paraît aussi varier avec les conditions extérieures du milieu. Nous en trouvons peut-être l'indication dans la comparaison suivante : Herdman qui étudie les formes des côtes de Bretagne, pense que l'arrangement normal comporte *cinq* stigmates; Roule estime ce nombre plus grand, sept ou huit pour les *Ciona* de Provence; pour des individus provenant de la station zoologique de Naples, j'ai trouvé une moyenne de neuf à dix.

Ce caractère n'a donc qu'une valeur purement relative et seulement pour autant que l'étude complète de l'organisation fasse connaître l'état de développement des individus étudiés et que soit spécifié exactement leur lieu d'origine.

En pratique générale, nous le croyons inutile.

La grandeur des stigmates est fort variable; tantôt ils se présentent comme des fentes rectangulaires, tantôt ce sont des ovales de dimensions restreintes. Nous avons cru reconnaître que les individus présentent des fentes stigmatiques d'autant plus allongées, d'autant plus larges et mieux disposées en séries transversales que l'individu considéré offrait une vitalité plus grande. En nous basant sur la disposition irrégulière des stigmates chez les individus que nous savons pertinemment avoir été placés dans des conditions de vie défavorables, nous croyons pouvoir émettre l'hypothèse — qu'il ne nous a pas été donné

(1) W. A. Herdman. *Report on the Tunicata*. The Voyage of H. M. S. Challenger. Zoolog., vol. VI.

de vérifier par des expériences — que l'apparition de stigmates courts et ovalaires, disposés parfois avec irrégularité dans les rangées, est un signe de dégénérescence, provenant soit d'un défaut d'alimentation, soit de l'avancement en âge.

Nous interpréterions volontiers dans le même sens, les petites ouvertures arrondies, limitées par quelques cellules seulement, au sujet desquelles M. de Sélys Longchamps (*l. c.*; p. 142) se demande, s'il serait possible que parfois des stigmates se forment par perforation directe, alors qu'il a constaté la formation régulière et typique des stigmates par diverticules aux dépens de stigmates préexistants. Des cas semblables ne sont pas rares chez *Ciona*. Nous avons représenté un d'entre eux fig. 11, presque identique à la fig. 11 du mémoire cité. Mais les exemples en sont particulièrement nombreux dans les branchies avancées en âge. Nous en avons observées où des surfaces normalement percées de quinze ou vingt stigmates, étaient seulement occupées par ces ouvertures circulaires, de petit diamètre et bordées de quelques cellules cubiques; parfois même on ne trouvait que de petits groupes de cellules plus colorables en lieu et place des stigmates. Un cas semblable a été dessiné dans la fig. 4 de la pl. I. Il a été observé dans un individu de *Ciona intestinalis* que notre ami Marc de Sélys Longchamps a conservé en Norwège après l'avoir tenu dans un aquarium pendant cinq semaines environ. Il semble bien qu'il y ait une relation entre ces conditions artificielles de vie et la disparition des stigmates par résorption.

Quelques expériences résoudraient certainement la question, que, faute de pouvoir indiquer la marche réelle du phénomène, nous ne pouvons trancher ici d'une façon certaine ni dans un sens, ni dans l'autre.

Quant à la structure remarquable de l'épithélium stigmatique, elle est chez notre type, absolument conforme à la description donnée par Ch. Maurice pour *Fragaroides aurantiacum*. Nous nous bornerons donc à renvoyer à ce mémoire et aux fig. 3^a, 3^b, 3^c, de la planche I du présent travail.

SECONDE PARTIE.

Étude du développement.

Le développement post-embryonnaire d'une Phallusiadée : *Ascidiella* (*Phallusia*) *scabroides* Van Ben. et Jul. est actuellement connu par le travail de Ed. Van Beneden et Ch. Julin [1], continué par la récente étude de Marc de Sélys Longchamps (*l. c.*).

Il n'est donc utile de reprendre les détails du développement du sac branchial chez *Ciona intestinalis* que pour autant qu'ils puissent servir de terme de comparaison, ou qu'ils éclairent la disposition réalisée chez l'adulte et la discussion des caractères spécifiques.

La formation des barres longitudinales a été expliquée par Ed. Van Beneden et Ch. Julin, et nous ne pouvons que confirmer leur description. Chez *Ciona*, elles se forment aussi aux dépens des sinus transverses par une papille trifurquée dont deux branches se dirigent suivant l'axe longitudinale du corps. Ces ébauches sont disposées en rangées longitudinales et par la croissance, leurs bouts libres arrivent à se toucher et à se réunir. Elles se forment dans la région dorsale et ventrale. Pourtant, il semble qu'il puisse parfois s'intercaler un nouvel élément entre les éléments préexistants.

Les papilles proviennent de la partie moyenne de l'ébauche trifurquée de barres longitudinales, ou d'une différenciation locale de ces barres entre deux insertions sur un sinus transverse. Elle se produit alors après l'ébauche d'un nouveau sinus ou même avant cette ébauche (fig. 8^a et 8^b).

A. Willey [2] a démontré que les nouvelles rangées de

---

[1] Ed. Van Beneden et Ch. Julin. *Recherches sur le développement postembryonnaire d'une Phallusie* (*Phallusia scabroides*, *nov. sp.*). Arch. de Biologie, vol. V, 1884.

[2] A. Willey. *Studies on the Protochordata.* Quart. Journ. of microsc. science; vol. 34, 1893.

stigmates se forment par division de rangées préexistantes et que les nouveaux stigmates proviennent de la subdivision de stigmates antérieurs.

Mais non seulement cet auteur n'a pas distingué aussi clairement qu'il paraît désirable, deux phénomènes fort différents dans leurs résultats : l'augmentation du nombre des stigmates dans une rangée et celle des rangées, mais encore les détails histologiques de ces phénomènes n'ont pas été complètement élucidés.

Marc de Sélys Longchamps a le premier étudié complètement ces phénomènes et démontré leur valeur théorique.

Il y a pourtant quelque intérêt à reprendre sur notre espèce, l'étude de ces phénomènes, tout d'abord au point de vue comparatif, ensuite, pour ramener aussi la disposition réalisée chez l'adulte aux stades de développement connus et particulièrement au stade à six protostigmates.

Il semble particulièrement aisé de rapporter les six séries existantes chez l'adulte, respectivement à un protostigmate. Mais outre que l'étude objective peut seule justifier ce rapprochement, il sera utile d'établir par la connaissance du développement, chez quelques formes d'Ascidies choisies comme point de repère, la valeur des séries que, nous n'en doutons pas, l'étude approfondie de la structure du sac branchial, y fera découvrir. La comparaison pourra alors se faire entre ces formes bien connues et d'autres. Nous pensons que ce serait là la meilleure base pour la connaissance exacte de ces formes [1].

Nous étudierons donc successivement :

— La multiplication des stigmates.
— La multiplication du nombre de sinus transverses.
— La formation du système musculaire propre de la branchie.
— La formation des languettes dorsales.

---

[1] Nous ne parlerons pas non plus ici des modifications d'un ordre plus général apportée à la disposition du sac branchial par la fermeture des gouttières épicardiques.

§ I. — Multiplication des stigmates.

C'est l'opinion ancienne sur le mode de formation des stigmates définitifs qu'un récent ouvrage théorique résume ainsi : " Dans la branchie, le nombre des fentes stigmatiques [1] et des trémas s'accroît, mais sans ordre. „

A. Willey avait déjà montré que cette multiplication ne se fait pas d'une façon quelconque. Marc de Sélys Longchamps a montré qu'il existait trois modes de multiplication des stigmates, qu'il était important de distinguer clairement. Ils ont ceci de commun entre eux, qu'ils amènent la formation de deux stigmates aux dépens d'un stigmate préexistant. Mais ils diffèrent beaucoup au point de vue de leurs résultats. Ces trois modes de multiplication du nombre des stigmates sont :

1° La formation des stigmates s. str. aux dépens des protostigmates.

2° La multiplication du nombre des stigmates dans une rangée.

3° La multiplication des stigmates consécutive à la multiplication des rangées.

1° *Formation des stigmates s. str. aux dépens des protostigmates.*

A. Willey (l. c.) a démontré pour *Ciona intestinalis* l'existence d'un stade caractérisé par la présence de six protostigmates.

Nous n'entrerons pas dans l'étude du mode exact de formation de ces six protostigmates, non plus que des hypothèses émises sur leur signification. Il nous paraît seulement, que le travail d'A. Willey n'a pas clos la question, tant au point de vue des faits eux-mêmes, qu'à celui de leur interprétation théorique. Qu'il nous suffise, pour le moment, de nous baser

---

[1] Y. Delage et Herouard. *Traité de zoologie concrète.* Tome VIII. — *Les Procordés*, page 153. Paris, 1898. Les mots « fentes stigmatiques » sont pris ici dans le sens de rangées transversales de stigmates.

sur l'observation positive de cet auteur démontrant l'existence d'un stade à six protostigmates. Ceux-ci sont bordés par le même épithélium à caractères si remarquables qui délimite les stigmates s. str. Mais ici cet épithélium cilié est plat suivant les bords antérieur et postérieur et les portions d'épithélium cubique occupent les angles dorsal et ventral.

Il se fait tout d'abord une différenciation cellulaire sur un des bords antérieur ou postérieur du protostigmate. Aux dépens de l'épithélium plat, se forme une petite plaque d'épithélium cubique semblable à celui qui caractérise l'extrémité des stigmates (fig. 6[a]). Elle se divise en deux plaques séparées souvent par une cellule plate. Cette différenciation locale portée par une languette avance vers le bord opposé du stigmate auquel elle se soude (fig. 6[b]). Chacune des plaques d'épithélium cubique marque l'extrémité d'un des stigmates de nouvelle formation.

La languette destinée à subdiviser un protostigmate prend naissance au bord postérieur pour les stigmates I, III et V, et au bord antérieur pour les stigmates II, IV, VI. Il en résulte que par le fait de leur division, les protostigmates prennent la forme d'un croissant, dont les extrémités sont dirigées l'une vers l'autre pour deux rangées consécutives, l'une de rang impair, l'autre de rang pair, la disposition en croissant s'accusant de plus en plus avec le fractionnement du protostigmate.

Ceci résulte, d'une part de la comparaison et de l'étude des figures publiées séparément par A. Willey (1) et O. Seeliger (2) et d'autre part de l'étude de l'individu représenté fig. 12 qui montre dans ses rangées postérieures la fin du processus de subdivision des protostigmates.

Les rangées de stigmates V et VI présentent chacune deux restes de protostigmates en voie de subdivision. Ce sont les stigmates le plus dorsalement et le plus ventralement placés. Les autres stigmates des mêmes rangées, pour autant que

(1) A. Willey, *l. c.*, pl. XXXI, fig. 17.

(2) O. Seeliger. *Ueber die Enstehung des Peribranchialraumes in den Embryonen der Ascidien.* Zeitschrift f. wissensch. Zool. LVI Bd. — Taf. XX, fig. 37.

d'autres phénomènes ne soient pas intervenus (notamment dans la rangée V), se laissent rapporter deux à deux à des restes de protostigmates, et l'on peut voir que par suite du processus même qui leur a donné naissance, les angles que les stigmates forment entre eux sont ouverts antérieurement pour la rangée VI, postérieurement pour la rangée V.

L'étude de cette même rangée nous montre que le nombre de stigmates s. str. qui se forment aux dépens des protostigmates est de dix pour les dernières rangées. Il est peut-être plus élevé dans les rangées antérieures.

On voit que ce phénomène présente essentiellement les mêmes caractères que chez *Ascidiella scabroides* où Ed. Van Beneden et Ch. Julin, et ensuite Marc de Sélys Longchamps l'ont étudié en détail.

2° *Multiplication du nombre des stigmates dans une rangée.*

A. Willey a démontré que les nouveaux stigmates d'une rangée se forment par subdivision des stigmates existants en deux portions inégales, l'une grande, l'autre petite, par une courte languette. Le plus petit des stigmates formés glisse dans l'épaisseur d'un trabécule interstigmatique et par son accroissement atteint la grandeur normale des stigmates de la rangée.

Marc de Sélys Longchamps a fait voir que la languette destinée à subdiviser le stigmate porte à son extrémité une différenciation cellulaire d'épithélium cubique représentant les extrémités soit inférieures, soit supérieures des deux nouveaux stigmates.

Il a également signalé une différence entre *Ascidiella scabroides* et *Ciona intestinalis* à ce point de vue. Chez la première de ces deux formes, il se produit un petit diverticule par allongement du trémas qui s'incurve; et c'est la partie incurvée du diverticule qui se sépare secondairement. Chez *Ciona* une véritable languette dépendant d'un des bords du stigmate s'avance à la rencontre de l'autre bord et le subdivise. La comparaison des figures 5, 6 et 7, pl. VIII de son mémoire et des figures 7^a, 7^b, 7^c, 7^d du présent travail, fera aisément

saisir cette variation qui n'atteint d'ailleurs en rien le mode fondamental de la subdivision.

3° *Multiplication des rangées de stigmates* (fig. 8[a] et 8[b]).

A un moment donné, il existe six rangées de stigmates nés par subdivision des restes de six protostigmates. Elles sont destinées à donner, suivant un autre mode, douze rangées secondaires par subdivision égale des stigmates préexistants. Dans la suite du développement, le même processus réapparaît pour la multiplication des rangées.

Comme chez *Ascidiella scabroides*, la plaque d'épithelium cubique paraît provenir d'un des bords du stigmate qu'elle divise en deux parties égales. Elle se montre consécutivement ou antérieurement à l'apparition d'un nouveau sinus transverse.

Nous n'avons jamais observé la formation de stigmates jumeaux aux extrémités opposées d'un stigmate au moment de la formation d'un nouveau sinus, ainsi qu'il est décrit pour *Ascidiella scabroides*. Ce raccourcissement du développement ne se présente pas chez *Ciona intestinalis*.

On voit que ces trois modes de multiplication des stigmates ne sont que des variantes d'un même processus qui se caractérise comme suit :

1° Les stigmates sont subdivisés par une languette triangulaire qui coupe le stigmate perpendiculairement à son grand axe, c'est-à-dire dans le sens longitudinal pour les protostigmates, dans le sens transversal pour les stigmates s. str.

2° L'épithélium caractéristique du stigmate de nouvelle formation semble se former toujours aux dépens de l'épithélium du stigmate préexistant.

Ce fait a pour conséquence que, typiquement, tout l'épithélium bordant les stigmates définitifs provient de l'épithélium des six protostigmates.

§ 2. — De la formation des sinus transverses.

Nous connaissons, par les études de Willey et de Seeliger, un stade à six rangées de stigmates naissant par subdivision

de six protostigmates. Ces deux auteurs ont figuré et décrit ce stade d'une façon presque identique.

La branchie de l'adulte caractérisée par l'existence de six séries, se laisse immédiatement ramener à ce stade, et il résulte de la position relative des différentes séries, ainsi que du mode même de formation des sinus transverses et de l'étude de nombreux stades intermédiaires, que chez notre espèce des faits secondaires seulement viennent troubler la simplicité primitive du plan d'organisation.

Nous savons que l'anus chez l'adulte correspond sensiblement au sinus (1)^{II}. Il en est de même dans les individus à deux protostigmates figurés par A. Willey, planche XXX, fig. 3 et 5, et par Seeliger, planche XX, fig. 36; or, on sait, par l'étude de stades observés, que le premier donne le second protostigmate définitif, ces deux-ci sont donc antérieurs à l'anus dans leur ébauche. De même encore chez l'individu à six rangées de stigmates figuré par Seeliger fig. 37 : l'anus correspond au second sinus transverse. De même, enfin, dans celui plus âgé que j'ai représenté fig. 10.

L'extrémité des conduits sexuels dès qu'elle se trouve visible correspond au sinus (2)^{I}.

La position de ces organes se montre donc fixe dans le cours du développement et permet de reconnaître immédiatement la position des diverses séries.

De plus, le mode même de formation des sinus, conforme ici aussi à la description de Marc de Sélys Lonchamps, montre bien que chaque série correspond à un protostigmate.

On peut voir dans la fig. 8^{a} les petites ébauches d'abord isolées et dépendant de la face interne des trabécules interstigmatiques, se réunir en petits sinus qui se mettent en relation avec les barres longitudinales. Puis, par subdivision de la rangée de stigmates (troisième mode de multiplication des stigmates), la barre de nouvelle formation arrive à intéresser la face externe de la branchie (fig. 8^{ii}), et à subdiviser la rangée de stigmates en deux rangées. Par multiplications successives, la rangée primitive donne deux rangées, puis quatre, puis huit,

et nous pouvons ainsi ramener les six séries de l'adulte à six rangées de stigmates nées elles-mêmes par subdivision d'autant de protostigmates.

On voit par là que les cinq sinus (1) qui échappent aux lois de nombre et de position des sinus transverses, ont aussi une autre signification morphologique. Ils représentent de véritables *bandes intersériales* et résultent de la présence de six protostigmates à un moment donné du développement. Le nom de *lame intersériale* avait été appliqué par Ch. MAURICE (*l. c.*; p. 307) à tous les sinus transverses au nombre de 12 à 15 du sac branchial de *Fragaroides aurantiacum*. Il conviendrait pour l'uniformité de la nomenclature que ce nom fut pris dans le sens restreint que nous indiquons ici, le mot série lui-même, désignant un certain nombre de rangées. Dans le cas de l'existence de six séries, il peut s'appliquer aussi aux cinq sinus (1) et aux cinq bandes comprises entre les six protostigmates.

Mais MARC DE SÉLYS LONGCHAMPS a montré que les séries peuvent être modifiées par la suite du développement au point que les sinus (1) distingués par l'étude du développement ne correspondent pas aux bandes intersériales de l'adulte. Ces termes ne sont donc synonymes que dans le cas particulier de l'existence de six séries.

Qu'une telle modification n'est pas apportée dans le cas de *Ciona intestinalis*, c'est ce qu'achevera de nous démontrer l'étude de deux stades de développement, choisis parmi un nombre suffisant de stades étudiés.

1er Stade : fig. 9, pl. I, longueur de l'individu 2, 4 mm. long. de la branchie : 1, 3 mm.

Il existe six rangées de stigmates, donc cinq sinus interposés; ce stade se rattache immédiatement aux derniers stades figurés par WILLEY et SEELIGER. Les rangées ne sont pas subdivisées, les deux dernières présentent encore des indices évidents de la formation des stigmates s. str. aux dépens des protostigmates.

On trouve pourtant les indices de la formation des sinus transverses nouveaux :

— dans les ébauches barrant les stigmates des trois premières rangées,

— dans les petites papilles naissant des trabécules interstigmatiques de la rangée IV.

— dans les commencements de papilles qui se forment sur les barres longitudinales et correspondent aux futurs sinus $(2)^{II}$, $(2)^{III}$, $(2)^{IV}$ et $(2)^{V}$.

Ce stade nous permet de conclure au sujet de la première subdivision ici en voie de s'établir, qu'elle se fait alors que le tronçonnement des protostigmates en stigmates s. str. n'est pas complet, et que cette subdivision progresse d'avant en arrière.

2e Stade : longueur de l'individu : 21 mm.; longueur de la branchie 14 mm.

Ce stade n'a pas été représenté en entier. Nous avons figuré seulement la moitié de la série II comprise entre les sinus $(2)^{III}$ et $(1)^{III}$; et de la série V, la partie comprise entre les sinus $(2)^{V}$ et $(1)^{V}$ (fig. 10 et 11, pl. I).

Les individus de ce stade sont d'une délicatesse et d'une transparence admirable.

La tunique est mince et le sac branchial présente un aspect complètement différent de celui de l'adulte, ainsi qu'on peut en juger par la comparaison des figures 2 et 11, 12, ce qui montre les variations considérables d'aspect que présente une même espèce dans le cours de son accroissement.

Voici sa disposition réelle :

Les sinus (1), (2) et (3) sont formés dans toutes les séries. Les sinus (4) viennent d'apparaître dans la série VI et V, (fig. 12). Les sinus (5) sont d'autant plus développés qu'ils se trouvent dans une rangée antérieure ; enfin $(5)^{I}_{1}$ et $(5)^{I}_{2}$ divisent les rangées de trémas et on trouve les sinus $(6)^{I}_{1}$, $(6)^{I}_{2}$ et $(6)^{I}_{4}$ déjà présents.

Dans ce stade, les sinus (4) sont facilement reconnaissables par leur position relative et leur alternance. Comme d'une part, il se rattache facilement au premier stade étudié et d'autre part à l'adulte, il n'existe plus aucun doute : les six séries correspondent bien aux six protostigmates, et les cinq bandes intersériales au sinus (1) aux cinq sinus qui leur sont interposés.

§ 3. — Développement du système musculaire propre de la branchie.

Dans l'individu figuré comme premier stade, au point de vue de la formation des sinus transverses (pl. I, fig. 9), il n'existe aucune trace de système musculaire branchial.

Dans l'individu décrit comme second stade, on trouve les muscles suivants : $(1)^{I}$, $(1)^{II}$; $(2)^{I}$, $(2)^{II}$; $(3)^{I}$. Ce dernier est relativement grêle. De plus, les faisceaux musculaires siègent exclusivement dans la région dorsale de la branchie. Ils se perdent à l'intérieur du sinus, sur les faces latérales, sans atteindre la ligne médio-ventrale. Ils sont en relation avec le système musculaire du derme par les trabécules dermato-branchiaux et avec le muscle longitudinal dorsal.

L'étude d'un nombre suffisant de stades intermédiaires et ultérieurs nous a montré :

— Que la formation des muscles se relie à celle des trabécules dermato-branchiaux.

— Qu'elle progresse d'avant en arrière, de série en série.

— Que dans une même série, elle a lieu d'après l'ordre d'apparition des sinus eux-mêmes.

F. Lahille [1] admet que les muscles branchiaux se développent aux dépens de cellules mésodermiques, qui restent entre l'endoderme primitif et le sac péribranchial, au moment de la formation des diverticules péribranchiaux ; de la même façon que le système musculaire du derme, aux dépens des cellules mésodermiques disposées entre l'ectoderme et la paroi péribranchiale. Cette hypothèse trouve un appui dans le fait de l'absence de sinus péribranchiaux (ou dermato-branchiaux) chez le *Glossophorum sabulosum*.

Nous pourrions difficilement admettre cette hypothèse dans le cas de *Ciona* par suite des faits que nous venons de décrire.

---

[1] Fd. Lahille. *Système musculaire du Glossophorum sabulosum* (G.). Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse, Toulouse 1886, et *Recherches sur les Tuniciers des côtes de France*, Toulouse, 1890, pages 193-200.

— La formation des muscles prend son point de départ aux trabécules dermato-branchiaux et au muscle longitudinal dorsal.

— Elle commence très tardivement et seulement après la mise en relation de la paroi branchiale avec la paroi du corps par l'intermédiaire des trabécules dermato-branchiaux.

Nous pensons que le système musculaire propre de la branchie provient de la pénétration secondaire des muscles du derme dans la branchie par les trabécules dermato-branchiaux et la ligne médio-dorsale.

§ 4. — Développement des languettes dorsales.

Les languettes médio-dorsales apparaissent comme des petites papilles, concurremment ou consécutivement à la formation des sinus auxquelles elles correspondent. On n'observe à aucun moment de leur formation une membrane continue qui par un accroissement inégal se découperait en languettes. L'ordre de leur apparition ressortira suffisamment du tableau suivant, dressé d'après les deux individus pris comme exemples du développement.

N° d'ordre des séries.	1er INDIVIDU.	SECOND INDIVIDU.
Série I.	$(1)^{I}$; $(2)^{I}$.	$(1)^{I}$; $(2)^{I}$; $(3)^{I}_{1}$, $(3)^{I}_{2}$; $(4)^{I}_{1}$, $(4)^{I}_{2}$, $(4)^{I}_{3}$, $(4)^{I}_{4}$; $(5)^{I}_{1}$, $(5)^{I}_{2}$.
Série II.	$(1)^{II}$; $(2)^{II}$.	$(1)^{II}$; $(2)^{II}$; $(3)^{II}_{1}$, $(3)^{II}_{2}$; $(4)^{II}_{1}$, $(4)^{II}_{2}$, $(4)^{II}_{3}$, $(4)^{II}_{4}$.
Série III.	$(1)^{III}$; $(2)^{III}$.	$(1)^{III}$; $(2)^{III}$; $(3)^{III}_{1}$, $(3)^{III}_{2}$; $(4)^{III}_{1}$, $(4)^{III}_{2}$.
Série IV.	$(1)^{IV}$; $(2)^{IV}$.	$(1)^{IV}$; $(2)^{IV}$; $(3)^{IV}_{1}$, $(3)^{IV}_{2}$; $(4)^{IV}_{1}$.
Série V.	$(1)^{V}$.	$(1)^{V}$; $(2)^{V}$; $(3)^{V}_{1}$, $(3)^{V}_{2}$.
Série VI.		$(2)^{VI}$, $(3)^{VI}$.

Ce sont les mêmes règles de formation que pour les éléments précédemment étudiés. Nous résumerons brièvement ces lois dans le paragraphe suivant.

§ 5. — Remarques sur le développement et l'individu adulte.

Le développement du sac branchial, tel que nous venons de l'étudier, explique complètement la structure de l'adulte, aussi bien dans ses traits essentiels — présence de six séries de rangées, lois de nombre et de position des éléments — que dans ceux plus spéciaux, peut-être caractéristiques du genre ou de l'espèce.

1. Nous avons démontré que l'existence de six séries de rangées s'explique par la présence de six protostigmates et que les cinq bandes intersériales distinguées chez l'adulte ont une signification morphologique différentes des autres sinus.

Elles représentent les sinus interposés aux protostigmates. La persistance de ce plan de structure montre le caractère primitif de *Ciona* et se trouve en rapport avec ce que nous savons des autres traits d'organisation.

2. Les lois de nombre et de position qui régissent les différents ordres distingués plus haut de sinus transverses, de languettes dorsales et de muscles — lois de redoublement et d'alternance par intercalation — sont la conséquence immédiate et un autre mode d'expression du développement de ces différents éléments.

3. Nous avons eu grand soin de noter les différences relatives que l'on observe chez un même individu entre les diverses séries. Elles sont considérables chez l'individu adulte, où elles impliquent une différence d'un ou de deux ordres de sinus transverses, de trois ordres de languettes dorsales, de quatre ordres de muscles entre la première et la sixième série; c'est-à-dire un nombre respectivement double ou quadruple d'éléments.

Ce fait provient d'une avance dans le développement, caractéristique des premières séries, et qui se trouve indiquée dès les premiers stades. Nous avons vu que la première subdivision

des rangées a lieu dans la partie antérieure, alors que les restes de protostigmates ne sont pas encore complètement transformés en stigmates s. str. dans la série V et VII (fig. 10); que les muscles apparaissent tout d'abord dans la première série; que les languettes dorsales (2) montrent une grandeur décroissante dans l'individu pris comme premier stade, de la première série aux séries postérieures où elles font complètement défaut.

Cette avance se maintient et s'accentue même dans le cours du développement. Elle se traduit chez l'adulte par les différences de nombre indiquées plus haut [1].

4. Nous ne doutons pas que l'on puisse trouver des individus de taille plus grande que l'adulte pris ici comme type de notre description. Le développement nous permet de comprendre que les éléments peuvent continuer à s'accroître en nombre d'après les lois de redoublement et d'alternance par intercalation. La période de maturité sexuelle doit voir s'accomplir de nombreuses modifications de la surface branchiale. Nous ne pouvons dire la limite de l'accroissement possible.

J'ai pu observer des individus présentant des sinus (9) beaucoup plus nombreux dans la série I, des muscles (5) dans la série I, des muscles (4) dans la série II, et un muscle (2) dans la série VI, alors que l'individu-type n'en montrait aucune trace. Nous pouvons concevoir un état où le nombre des éléments serait encore doublé par l'apparition d'un ordre nouveau, en même temps que la longueur prendrait un développement double également. Peut-être cet état est-il atteint dans des endroits où les circonstances de la vie sont plus favorables encore que dans la baie de Naples.

Dans des lieux moins propices, le développement doit de même

---

[1] Nous aurions beaucoup désiré, dans le but de rendre plus claire toute la description précédente en la résumant d'une manière frappante, dresser un tableau graphique de la complication progressive de la branchie, semblable à celui qu'a imaginé M. de Sélys-Longchamps pour *Ascidiella scabroides* (l. c. p. 131). Mais des difficultés d'ordre pratique en même temps que la simplicité du développement nous en ont détourné.

être beaucoup moins grand. La limite d'accroissement semble plutôt dépendre du milieu ambiant.

On comprend combien des faits semblables compliquent la détermination spécifique, et l'on estimera peut-être alors, qu'il est nécessaire d'entrer dans des détails aussi circonstanciés sur la disposition réalisée chez les individus soumis à l'étude, pour arriver à la connaissance des lois biologiques qui régissent ces formes.

EXPLICATION DES FIGURES.

PLANCHE I.

FIG. 1. Gross. 20. — Coupe perpendiculaire aux sinus transverses. La figure représente une demi série prise chez un individu adulte, du sinus (1)^{II} à (2)^{III}. Les sinus des trois ordres supérieurs montrent en coupe les lames dermato-branchiales.

FIG. 2. Gross. 60. — Coupe d'un sinus transverse (1) montrant le vaisseau interne, le vaisseau externe et les faisceaux musculaires.

FIG. 3 *a*. Gross. 60. — Epithélium bordant le stigmate, vu de profil.

FIG. 3 *b*. id. — Id. id. id , vu de face.

FIG. 3 *c*. Gross. 60. — Coupe transversale de trois trabécules interstigmatiques consécutifs.

Ces figures montrent les différents aspects et la constitution de l'épithélium stigmatique.

FIG. 4. Gross. 50. — Portion du sac branchial d'un individu âgé, vue par la face branchiale. Outre un arrêt dans le développement d'un sinus transverse et de deux barres longitudinales, cette figure montre de nombreux stigmates interprétés comme en voie de résorption.

FIG. 5. Gross. 60. — Coupe transversale d'une languette dorsale.

Développement de la branchie.

FIG. 6 *a* et 6 *b*. Gross. 250. Deux stades successifs de la subdivision

d'un reste de protostigmate (1er mode de multiplication.)

FIG. 7 *a*, 7 *b*, 7 *c*, 7 *d*. Gross. 250. — Quatre stades successifs de la subdivision transversale des stigmates (2e mode de multiplication.)

FIG. 8 *a* et 8 *b*. Gross. 250. — Deux stades successifs de la formation des sinus transverses et de la subdivision des rangées de stigmates (3e mode de multiplication.)

FIG. 9. Gross. 50. — Jeune individu, vu par la face gauche.

Les rangées antérieures sont en voie de subdivision. Les deux rangées postérieures montrent des restes évidents du tronçonnement récent des deux protostigmates correspondants.

FIG. 10. Id. — Portion du sac branchial, du sinus $(2)^{III}$ à $(1)^{III}$. Face droite vue par l'intérieur de la branchie.

FIG. 11. Id. — Autre portion du même sac branchial, du sinus $(2)^{V}$ à $(1)^{V}$. Au niveau du sinus $(4)^{V}_{5}$, un exemple de résorption locale.

PLANCHE II.

FIG. 1. Gross. 4. — (Image obtenue par projection au moyen de l'appareil d'*Edinger*.) Région dorsale du sac branchial entier d'un individu adulte (longueur totale 15 cm.).

Dans cette figure destinée à montrer l'existence de six séries, on a représenté tous les languettes dorsales, tous les muscles; mais seulement six ordres de sinus transverses et les papilles correspondantes, pour chaque série. Les sinus correspondants à des muscles transverses ont été désignés par *m*.

FIG. 2. Gross. 15. — Série III du même sac branchial. Côté droit vu par la face interne. L'endostyle se trouve du côté de l'observateur, la partie antérieure est à gauche. Cette figure montre tous les éléments d'une série complète et permet de juger de l'alternance des sinus.