

RECHERCHES
SUR LE CORDON DORSAL
ET LE TRACTUS GENITAL
DE DEUX ESPECES D'ASCIDIÉS

par

H. AUBERT

PREMIERE PARTIE

HISTORIQUE

Les recherches effectuées jusqu'ici sur les organes neuroglandulaires et le système nerveux des Tuniciers ont établi que chez de nombreuses Ascidiacées ces organes se prolongent postérieurement par un cordon médio-dorsal appelé par les auteurs contemporains " le cordon viscéral " ou encore " cordon dorsal ".

Depuis sa découverte par KOWALEVSKY en 1874 chez Didemnum styliferum, ce cordon dorsal fut l'objet d'interprétations diverses. KOWALEVSKY, le premier, voit dans le cordon, qu'il retrouve chez d'autres espèces, un prolongement nerveux se détachant du ganglion cérébroïde et émettant sur son parcours différents nerfs qu'il appelle nerfs viscéraux de l'estomac, du coeur, des organes génitaux.

VAN BENEDEN et JULIN qui étudient ce cordon chez Molgula ampulloides, de même que MAURICE chez Amaroucium areolatum (= Fragarium elegans) défendent cette interprétation qui fait du cordon dorsal un prolongement du ganglion nerveux et le désignent, en conséquence, par le vocable de "nerf viscéral". METCALF, de son côté, qui l'avait étudié chez un grand nombre d'espèces, voyait dans ce cordon, un nerf médian et postérieur, innervant les viscères et qu'il appelait "nerf raphéal".

Par la suite, les auteurs tels que LAHILLE pour les Aplousobranches, J. HUUS pour Corella parallelogramma et surtout BRIEN sur Aplidium pallidum (= A. zostericola) précisent les recherches et démontrent catégoriquement que le cordon n'est pas issu du ganglion cérébroïde mais se trouve dans le prolongement du canal excréteur de la glande neurale.

Mais l'intérêt essentiel de l'étude du cordon viscéral procède des travaux de J. HUUS sur Corella parallelogramma et de BRIEN sur Aplidium zostericola (1925) et Clavelina (1927) et sur le blastozoïde de Holozoa magnilarva.

J. HUUS dans une publication parue en 1924 décrit chez Corella parallelogramma, au cours de l'organogénèse post-larvaire, un cordon ganglio-génital, ("gangliogenitalstrang"). Il estime que celui-ci, qui n'est pas différent du cordon viscéral ou cordon dorsal des auteurs, part antérieurement du canal de la Glande neurale et se continue au long du thorax et de l'abdomen jusqu'à se dilater en une petite sphère située en arrière de l'estomac et qui n'est autre chose que l'ovotestis. L'auteur affirme qu'après complet développement des gonoductes, le "cordon gangliogénital" n'est plus perceptible que dans la zone comprise entre le complexe neuro-glandulaire et la région cloacale.

" Nach der vollen Entwicklung von Ovidukt und

" ductus deferens, der Gangliogenitalstrang nur

" zwischen Ganglion und Kloakenregion nach erkennbar

" sein " .

Il considère, en somme, que son cordon gangliogénital n'est autre chose qu'une persistance momentanée du tube neural de la larve. La région tout à fait antérieure de celui-ci donnerait (et HUUS est d'accord en cela avec tous les auteurs) le canal excréteur de la glande neurale, et grâce à deux zones localisées de prolifération, le ganglion nerveux d'une part et la glande neurale d'autre part. La dilatation située à l'extrémité postérieure du tube neural donnerait en outre l'ovotestis et par conséquent les gonades. A partir de cet

ovotestis et d'arrière en avant, le résidu du tube neural serait à l'origine des gonoductes, cette différenciation s'arrêtant lorsque serait atteint l'emplacement des orifices génitaux dans la cavité cloacale. Le résidu intermédiaire, en quelque sorte "inutilisé" du tube neural (portion située entre l'extrémité postérieure du canal de la glande neurale et le niveau des orifices sexuels), constituerait le cordon dorsal proprement dit qui aurait d'ailleurs tendance à dégénérer, d'arrière en avant.

L'auteur n'est d'ailleurs pas très affirmatif en ce qui concerne l'origine même de l'ovotestis à partir de l'extrémité postérieure du tube neural. S'il affirme la continuité parfaite des deux formations, il n'ose affirmer que cette continuité n'est pas secondairement acquise; mais il est formel en ce qui concerne l'origine des gonoductes à partir d'une portion du "cordon gangliogénital". HUUS enfin ne se refuse pas a priori, à penser que le cordon gangliogénital pourrait avoir au cours du développement post-larvaire, non seulement un rôle morphogénétique mais encore une signification physiologique.

Plus récemment, P. BRIEN a étudié la destinée du cordon dorsal au cours de l'organogénèse blastogénétique d'une part chez Aplidium pallidum (Polyclinidae), et d'autre part chez Holozoa magnilarva (Polyclitoridae). Dans l'un et l'autre cas, il a vu le cordon dorsal engendrer antérieurement les organes du complexe neuroglandulaire et postérieurement l'ovotestis et ses dépendances. Apparemment donc, ces observations de BRIEN viennent confirmer celles de HUUS. En réalité, je pense que le fait que chez Aplidium pallidum et Distaplia magnilarva, les gonades et les organes neuroglandulaires sont au cours de la blastogénèse, issus d'une même ébauche, ne signifie pas du tout qu'il en est de même au cours l'ontogénèse.

L'exactitude des observations de BRIEN ne fait aucun doute mais celles-ci, ne peuvent en aucune façon, à mon sens, être considérées comme venant à l'appui de l'hypothèse de HUUS. Cette dernière reste donc à confirmer ou à infirmer.

Je me suis efforcée d'apporter une modeste contribution à ce problème.

II - MATERIEL ET TECHNIQUE

a) - Matériel -

J'ai utilisé pour mes recherches, Ciona intestinalis

Linné et Diazona violacea Savigny.

Ce choix n'a pas été fait au hasard. Ces deux formes systématiquement très voisines appartiennent à deux familles Diazonidae et Cionidae qui ont parfois même été confondues en une seule.

Mais tandis que Diazona possède un processus de reproduction agame, Ciona est dépourvue de ce type de multiplication. Cette différence biologique essentielle justifie le choix de ces deux espèces dans le but de comparer chez l'une et chez l'autre la structure et la signification du cordon dorsal.

Ciona intestinalis se trouve en abondance d'Avril à Novembre, dans les eaux superficielles du vieux port de Marseille et d'une manière générale dans toutes les eaux portuaires riches en matières organiques mais qui ne sont pas exagérément polluées de résidus pétroliers. On la trouve jusqu'à une profondeur d'environ 5 mètres, en groupes assez importants, fixés aux amarres et surtout aux coques des bateaux. Pour la recherche, sur les Ciona adultes, des individus très jeunes de 1 à 2 mm. de longueur, il est nécessaire que leurs tuniques soient nettes et bien transparentes, et j'ai été amenée à utiliser fréquemment, par ailleurs les Ciona qui croissent dans certains bacs de l'Aquarium de la Station Marine d'Endoume où elles ont d'ailleurs été introduites intentionnellement.

Quant à Diazona violacea, on peut la considérer comme une espèce stricte de l'ensemble des fonds vaseux côtiers. Les captures de Diazona ont été malheureusement en nombre insuffisant et surtout mal réparties au long de l'année. Il semble qu'en Méditerranée la période de reproduction sexuée se place à la fin du printemps; elle doit être suivie de la dégénérescence du cormus pendant l'été, et, à la fin de l'été, de la multiplication asexuée des zoïdes. Mais, dès le mois de Novembre, les ascidiozoïdes nés par blastogénèse sont déjà relativement avancés, beaucoup plus certainement qu'ils ne le sont dans la Manche au même moment où, d'après les observations de BERILL, cette période paraît précisément être celle de la strobilisation abdominale.

b) - Techniques de coloration -

Les animaux destinés à l'étude histologique sont d'abord anesthésiés à la Foncaïne, qui peut remplacer le chlorhydrate de cocaïne. J'ai ensuite utilisé comme fixateur le Bouin-Hollande et le Formol-neutre à 10% dans l'eau de mer étendue de son volume d'eau douce ordinaire.

Pour les colorations, j'ai utilisé surtout le trichrome de RAMON y CAJAL qui s'est montré excellent notamment pour les jeunes *Ciona*, et aussi le trichrome de MASSON (modifié par FOOT (1935)) qui a l'avantage de différencier d'une façon parfaite les éléments cellulaires, comme par exemple les cellules du cordon dorsal et les tissus nerveux entourant ce cordon.

e) - Fécondation et élevage des larves -

J'ai fait ces expériences de fécondation et d'élevage de larves aux mois de juin-juillet. Cette période de l'année convient très bien à ces expériences, à condition de prendre quelques précautions en raison de la température, qui est assez élevée à cette époque.

Outre la température, il est nécessaire également de pratiquer ces fécondations avec le maximum de soins et de propreté possible afin d'éviter le développement de toute une flore bactérienne nuisible au développement ultérieur des oeufs et des larves. En particulier je n'ai utilisé que de l'eau de mer préalablement filtrée, ce qui élimine tous les petits animaux susceptibles de se nourrir de ces oeufs et de ces larves.

Les oeufs et les spermatozoïdes doivent être pris sur des individus différents pour éviter la "selfsterility" étudiée, précisément sur *Ciona intestinalis*, par MORGAN.

Le développement doit ensuite se poursuivre dans des récipients suffisamment spacieux, contenant une quantité d'eau assez importante et de préférence à l'abri de la lumière.

En ajoutant dans les bacs, un verre contenant de la glace, on maintient l'eau à une température de l'ordre de 15° à 18° au maximum, ce qui est essentiel. On entretient également une aération constante de l'eau grâce à une pompe à membrane.

Dans les deux premières heures qui suivent la fécondation, on contrôle que celle-ci a été correcte en vérifiant l'apparition des stades à deux, puis à quatre blastomères.

Vingt quatre heures après, on peut recueillir les premières larves que l'on fixe immédiatement au Bouin-Hollande.

Pour obtenir des tétards en voie de métamorphose, on dispose alors des récipients qui ont été recouverts ulté-

rieurement de gélose à l'eau de mer, préparé dans des conditions aseptiques et sur laquelle les têtards pourront se fixer au moment de leurs transformations.

On obtient d'ailleurs des métamorphoses, même en l'absence de ce revêtement de gélose car les larves arrivent la plupart du temps à trouver des supports même dans une eau de mer filtrée et notamment des fibres de cellulose détachée du papier filtre.

d) - Evaluation de l'âge des Ciona -

Dans mes recherches, j'ai été amenée à décrire et à étudier l'évolution de l'ovotestis chez Ciona. Il m'a été nécessaire de posséder des animaux, tout de suite après leur métamorphose, à différents stades de leur développement. Il faut, par conséquent, pouvoir évaluer l'âge des jeunes Ciona et dans ce but, utiliser une échelle de comparaison suffisamment rationnelle. On ne peut pour cela, se baser sur la taille de l'animal qui est très variable suivant les individus et surtout suivant l'extension plus ou moins parfaite de l'animal au moment de sa fixation. Par contre, on peut évaluer l'âge en utilisant les étapes du développement de la branchie dont l'évolution est soumise à des lois très strictes et bien connues actuellement, depuis les travaux de DAMAS chez diverses espèces et notamment chez Ciona.

Au début de la métamorphose, on observe le stade fondamental initial où le pharynx branchial ne communique avec chacune des deux cavités péribranchiales que par deux protostigmates primaires. Ces deux protostigmates primaires s'incurvent à leur extrémité ventrale, le premier vers l'arrière, le deuxième vers l'avant. Ainsi se forme un stade à quatre protostigmates secondaires. Un troisième protostigmate primaire apparaît alors vers l'arrière formant, également par incurvation, puis par séparation les 5ème et 6ème protostigmates secondaires.

Ainsi est réalisé un premier stade fondamental à six protostigmates allongés dans le sens dorso-ventral et non segmentés. Ensuite, ces protostigmates se subdivisent par des travées antéro-postérieures en stigmates. Ceux-ci d'abord peu nombreux, montrent encore un grand axe de direction dorso-ventrale; puis, leur nombre augmente en même temps que l'allongement de la branchie conduit à leur extension dans le sens antéropostérieur.

On parvient ainsi au stade de six rangées de trémas. Plus tard, les trémas eux-mêmes se subdiviseront par apparition de nouveaux sinus transverses et leur nombre de rangées

augmentera dans de notables proportions.

Ainsi, par dédoublement de ses rangées de stigmates, par la formation de stigmates intercalaires, la branchie s'accroît antéro-postérieurement et dorso-ventralement.

Dans le cas qui nous occupe, c'est justement le nombre de ces rangées de stigmates et de sinus transverses ainsi que le dédoublement de ces stigmates dans une même rangée que j'ai choisis comme "échelle" des âges pour de très jeunes stades du développement postlarvaire, échelle à laquelle je me référerai constamment dans les pages qui suivent

DEUXIEME PARTIE

RECHERCHES SUR CIONA INTESTINALIS LINNE

I - LE CORDON DORSAL ET LE TRACTUS GENITAL CHEZ CIONA

INTESTINALIS

Chez la Ciona mon but a été de rechercher, puis de décrire le cordon dorsal, de préciser son point de départ et de voir son aboutissement.

Mais une étude du cordon dorsal n'est complète que si elle comporte des données précises quant à son origine et à son évolution; c'est ainsi que j'ai été amenée à élever et à étudier les larves libres et les larves en métamorphoses.

a) - Etude du cordon dorsal chez la Ciona adulte -

Des coupes sériées pratiquées dans des Ciona adultes de quelques centimètres de long me permettent tout d'abord d'affirmer que chez ces adultes le cordon dorsal est pratiquement inexistant. L'étude par dissection directe m'a conduite à la même conclusion. Le conduit excréteur de la glande neurale se prolonge évidemment par un tractus plein, mais celui-ci est très bref.

ROULE (d'après BRIEN) aurait vu, à la dissection, le

cordon dorsal chez un individu jeune mais il n'en donne aucune figure.

Devant mon insuccès relativement aux Ciona adultes, j'ai cherché à étudier le cordon dorsal sur des individus chez lesquels la période post-larvaire vient de prendre fin. Pour fixer les idées, j'ai considéré que la fin de la période post-larvaire était marquée par la ségrégation définitive de l'ovaire et du testicule à partir de l'ovotestis. Ces individus, pour autant que la taille signifie quelque chose chez des êtres aussi contractiles que les Ciona, étaient de l'ordre de 6 mm. Leur nombre de rangées de trémas, critère beaucoup plus important, était de 18 à 25 environ.

b) - Etude du cordon dorsal chez la Ciona ayant achevé la période post-larvaire. -

Examiné, par exemple à mi-hauteur de la branchie, le cordon dorsal apparaît en coupes transversales, comme formé de trois à quatre cellules caractérisées par un cytoplasme basophile pourvues d'un noyau assez volumineux et dans lequel se trouve un assez gros nucléole (Figure I).

BRIEN signale que les cellules du cordon ressemblent et peuvent être confondues avec les cellules du mésenchyme environnant. Je trouve cependant, du moins chez la Ciona de l'âge considéré, qu'elles sont suffisamment typiques, car les cellules mésenchymateuses ne sont plus, pour la plupart, des fibroblastes mais déjà des fibrocytes. Tout au plus pourrait-on confondre les cellules du cordon avec certains amas de cellules hémohistioblastiques se trouvant par endroits dans le tissu conjonctif. Mais ces amas cellulaires ne peuvent évidemment être suivis sur un nombre notable de coupes et par suite l'erreur n'est guère possible.

Le cordon a, durant son parcours, un diamètre extrêmement variable. Des trois à quatre cellules qu'il possède habituellement, il n'en reste quelquefois que deux seulement que l'on voit alors étroitement accolées l'une à l'autre.

Son étude est donc rendue assez délicate et si l'on veut préciser exactement son parcours et même affirmer son existence, il est absolument nécessaire de le suivre coupe par coupe, sans en omettre une seule et avec un objectif à immersion.

Du point de vue de l'origine antérieure du cordon, j'ai pu vérifier que chez Ciona, comme chez Corella et Clavelina

et sans aucun doute chez toutes les Ascidiacées, le cordon est dans le prolongement du canal de la glande neurale et non pas dans celui du ganglion cérébroïde comme le croyaient les premiers auteurs.

Ceci confirme donc les observations de HUUS, MAURICE et BRIEN.

De plus, d'après l'allure même des cellules qui le composent et qui sont bien différentes des cellules nerveuses (dont il y a d'ailleurs deux types) le cordon ne peut être en aucune façon considéré comme un organe proprement nerveux. Après s'être détaché du canal de la glande neurale, le cordon descend en position médio-dorsale le long du raphé-dorsal, exactement à l'opposé de l'endostyle qui est dans ce cas un très bon point de repère. Il se trouve placé entre les deux nerfs latéraux postérieurs qui se détachent du ganglion cérébroïde. (fig. I Pl. I).

BRIEN signale que ce cordon est étroitement appliqué pendant tout le début de son parcours au tronc du nerf postérieur.

Le cordon est en effet accompagné d'un nerf que nous retrouverons durant tout son trajet. Mais il s'agit là d'un troisième nerf, non décrit jusqu'ici et que je vais désigner sous le nom de "nerf impair". Ce nerf se trouve exactement placé entre les deux autres nerfs cités précédemment et ne peut être confondu avec eux. Son diamètre est environ égal à la moitié de celui des nerfs postérieurs.

Ce nerf impair est peut être à l'origine de toutes les confusions faites au sujet du cordon dorsal par les premiers auteurs qui se sont intéressés à cette question et qui avaient fait du cordon un élément nerveux.

Ainsi ROULE dans ses recherches sur Ciona intestinalis (13) figure entre les deux nerfs postérieurs un prolongement impair et, dans son texte (page 90) il parle de deux petits nerfs impairs, l'un antérieur (qu'il ne figure d'ailleurs pas) et l'autre postérieur. Il est impossible de savoir, si ce prolongement impair postérieur figuré par ROULE est un nerf ou s'il est une partie du cordon dorsal. D'après la rédaction de BRIEN, il semble que ce dernier auteur ait opté pour la deuxième explication alors que ROULE avait opté pour la première (5).

J'ai moi-même exécuté plusieurs dissections de Ciona et je n'ai absolument pas observé d'organes se détachant de la masse cérébro-glandulaire, si ce n'est les différents nerfs. Et ceci,

est d'ailleurs assez naturel si l'on considère le diamètre très variable du cordon qui possède au maximum quatre à cinq cellules et se réduit même quelquefois à deux cellules. Il est absolument invisible à la dissection, surtout dans une partie aussi encombrée de faisceaux musculaires que la région inter-oculaire. Chez un individu de l'âge de celui que j'envisage, aussi bien le cordon que le nerf impair, sont impossibles à distinguer à la dissection.

Donc, en résumé, dans la partie tout à fait antérieure, le cordon se trouve juxtaposé au nerf impair en bordure même de l'épiderme et encadré par les deux nerfs postérieurs latéraux. A la hauteur du siphon cloacal, on voit les deux nerfs postérieurs se diriger vers lui, cependant que le nerf impair continue à occuper la ligne médio-dorsale juste au-dessus du raphé dorsal. On voit toujours dans les deux nerfs latéraux quelques rares cellules nerveuses dont les noyaux sont plus clairs, peu chromatiques et à nucléole plus petit que celui du cordon dorsal.

Les noyaux des cellules du cordon, toujours étroitement appliqué contre le nerf impair, sont identiques à ce qu'elles étaient plus antérieurement; c'est alors que nous voyons le cordon dorsal et le nerf impair s'éloigner sensiblement de l'épiderme pour suivre le raphé qui occupe la ligne médio-dorsale du pharynx branchial.

Les deux nerfs postérieurs ne sont plus visibles. En revanche le nerf impair, toujours présent, a, en coupe transversale, une importance accrue et paraît même susceptible de bifurquer. Dans ce cas, les deux branches du nerf entourent complètement le cordon dorsal, arrivant même à former une sorte de plexus nerveux assez important (fig. 2). A hauteur de l'anus, le cordon dorsal se trouve alors placé du côté gauche du rectum. De plus (et comme nous le verrons ceci est très important) on voit apparaître, également du côté gauche du rectum, les sections des canaux sexuels : oviducte et spermiducte.

Dans leurs portions terminales respectives, les canaux sexuels sont très nets, leurs parois bien individualisées (fig. 3). L'oviducte se présente avec une forme allongée dans le sens dorso-ventral, tandis que le spermiducte, arrondi et de taille bien moindre, se trouve placé contre l'extrémité ventrale de l'oviducte. Le cordon dorsal, jusque là assez éloigné de ces canaux sexuels, comme le montre la Figure 3, se rapproche peu à peu, toujours suivi du nerf impair, jusqu'à venir se placer exactement contre la paroi de l'oviducte. Ensuite, il contourne l'oviducte, c'est à dire qu'il progresse dans le sens dorsoventral se trouvant successivement ventralement, puis dorsalement par rapport au nerf impair qui existe toujours.

Cette inflexion du cordon dorsal vers la face ventrale l'amène ainsi jusqu'à proximité du spermiducte. Et c'est à partir de ce stade qu'il m'a été impossible de suivre avec certitude le cordon dorsal. Ceci d'ailleurs ne sous-entend pas du tout, que le cordon disparaît. En effet, d'après les recherches que j'ai faites sur des larves en métamorphose et sur lesquelles je m'étendrai plus loin, il m'est permis de croire que, selon toutes probabilités, le cordon dorsal se réduit, à partir de ce niveau, à une seule file de cellules. Son étude devient alors impossible puisqu'on ne peut le distinguer des cellules mésenchymateuses éparses dans les tissus environnants et qui sont extrêmement abondantes à ce niveau.

Nous verrons par la suite, après l'étude des larves à différents stades de leur métamorphose quelle est l'hypothèse qui m'a semblé la plus rationnelle pour expliquer cette diminution rapide du diamètre du cordon. Il n'en reste pas moins, et ceci est fondamental, que le cordon dorsal et les canaux sexuels peuvent coexister sur une notable partie de leur parcours. Ceci, par conséquent, permet de mettre sérieusement en doute, dès maintenant les affirmations de J. HUIS qui, d'après ses recherches sur Corella parallelogramma, considère les canaux sexuels comme se formant d'arrière en avant aux dépens du cordon.

Si le cordon devient, à partir de ce niveau, impossible à suivre, il m'a été possible, par contre, d'observer plus postérieurement la disposition des canaux sexuels depuis les gonades jusqu'au point où j'ai abandonné leur étude. Ces derniers présentent un certain intérêt par la modification de structure qu'ils subissent dans la région abdominale de l'animal. Ces canaux, oviducte et spermiducte, prennent une direction nouvelle en contournant du côté dorsal la section du rectum pour se diriger vers le côté droit de celui-ci. Ce changement d'orientation, qui s'explique d'ailleurs par la position qu'occupent les gonades, s'accompagne d'une modification cytologique de leur paroi: Seul, l'épithélium du spermiducte ne subit guère de variations. Il possède toujours des cellules assez aplaties à noyau à section ellipsoïdale.

Celui de l'oviducte que j'ai décrit antérieurement, assez net dans la région cloacale, devient dans la région postérieure, très difficile à voir, formé qu'il est par des cellules peu nombreuses, très aplaties, à noyau absolument filiforme. (fig. 5).

Plus postérieurement encore, les canaux sexuels subissent une réduction de taille très notable ainsi qu'une modification de forme, ce qui les rendrait impossible à découvrir au premier abord si on ne les suivait coupe par coupe.

L'étude de ces gonoductes va être liée à présent à celle de l'ovotestis qui occupe les pages suivantes.

II - EVOLUTION DE L'OVOTESTIS ET DIFFERENCIATION DES GONADES CHEZ CIONA.--

a) A la fin de la période post-larvaire -

L'individu de Ciona dont j'ai décrit précédemment le cordon et les canaux sexuels avait 25 rangées de trémas; un autre spécimen, à 18 rangées, a montré le même aspect. Nous allons maintenant étudier, toujours chez le même individu, la disposition des gonades.

A ce stade, l'ovotestis, que nous étudierons plus loin dans des stades plus jeunes, vient de se fragmenter en : un massif ovarien dont la surface est déjà anfractueuse, extrêmement contournée; et une gonade mâle.

La gonade mâle primordiale est elle-même en voie de fragmentation, et sur un des échantillons en question j'ai observé trois acini testiculaires encore très proches les uns des autres et du massif ovarien. Ce n'est qu'ultérieurement que ces acini se ramifieront "émettant" en quelque sorte le gonade mâle dans le conjonctif de l'anse intestinale, principalement au niveau de l'intestin moyen. (Figure 6.)

L'ovaire affecte en coupe transversale une forme vaguement triangulaire. On voit des mitoses nombreuses dans l'épithélium germinatif.

La plupart des noyaux sont déjà nettement plus volumineux qu'ils ne l'étaient dans l'ovotestis. Ils sont assez peu chromatiques et le nucléole n'est pas visible. Ce dernier ne reparaitra que dans des stades plus avancés de l'accroissement des ovocytes de premier ordre.

Au contraire dans le nodule testiculaire, les noyaux sont tous de taille à peu près identique. On voit nettement, sur certaines coupes dans un lobule testiculaire, un début de différenciation des spermatogonies se trouvant à la périphérie, en auxocytes se réunissant vers le centre (Figure 7 Plan. II)

Par conséquent, les gonades des deux sexes sont ici déjà nettement distinctes et ne diffèrent somme toute de celle des

adultes que par un état de développement moindre.

Il faut cependant remarquer que le développement de la gonade mâle est en retard sur celui de la gonade femelle, notamment du point de vue du nombre des acini et de leur essaimage à partir de l'emplacement initial de l'ovotestis vers le tissu conjonctif qui entoure la base de l'estomac et de l'intestin moyen.

Cette constatation est en accord avec les recherches récentes de PERES (1950-52) concluant à l'existence probable d'un lien humoral entre l'ovaire et le testicule de Ciona, l'état physiologique de l'ovaire conditionnant entièrement l'activité du testicule. Il semble que chez les jeunes Ciona fraîchement issues de la métamorphose, il est nécessaire que l'ovaire atteigne déjà une certaine importance pour que débute l'évolution normale qui conduira des spermatogonies au spermatozoïdes (12)

Dans l'individu à 25 rangées de trémas qui fait l'objet de la présente description, cette évolution vient à peine de commencer et la seule phase qui ait eu le temps de se dérouler est la phase d'accroissement de certaines spermatogonies en spermatocytes de premier ordre.

b) - Transformation au cours du développement post-larvaire.

Dans le but de rechercher les conditions de ségrégation des gonades des deux sexes, j'ai étudié des animaux beaucoup plus jeunes; par exemple une Ciona renfermant seulement six rangées de trémas encore sous forme ponctuelle, c'est à dire n'ayant pas encore subi l'allongement dans le sens antéro-postérieur.

J'ai pu observer là, un ovotestis véritable, c'est à dire une masse unique. Cet ovotestis se présente sous l'aspect d'un petit massif cellulaire à l'intérieur duquel existe une lumière excentrique, et dont la forme générale est sensiblement sphérique. De plus, j'ai pu constater que cet ovotestis est complètement isolé et ne se trouve en rapport avec aucun organe quel qu'il soit. (Figure 10)

Il est à remarquer également que les canaux sexuels ne sont visibles encore nulle part. Ils se formeront sans aucun doute à partir de la masse germinale et comme nous le verrons par l'étude de la série suivante, avant même la subdivision parfaite en ovaire et testicule.

Dans le but d'étudier le développement ultérieur et la

fragmentation de l'ovotestis, j'ai observé ensuite une jeune *Ciona* possédant six rangées de stigmates commençant à peine à se dédoubler, ce qui représente par conséquent un stade un peu ultérieur à celui décrit précédemment. Cet individu s'est montré très intéressant car il m'a permis de saisir les modalités de la transformation de l'ovotestis proprement dit, c'est à dire de la masse génitale indivise en deux massifs cellulaires distincts, l'un femelle, l'autre mâle.

Le massif génital a dans ce cas, en coupe transversale, un aspect caractéristique rappelant un peu la forme de la lettre Y.

Les extrémités des branches de l'Y montrent un épithélium assez épais qui est la partie proprement germinale. Les parties intermédiaires de l'épithélium limitant l'Y restent extrêmement minces et comme étirées.

Les deux bourrelets situés du côté ventral représentent l'épithélium germinatif femelle et l'ensemble délimite une cavité ovarienne. Cette cavité ovarienne conserve en coupes transversales la forme d'un Y, l'ébauche de la gonade mâle n'étant, comme nous allons le voir, que l'extrémité de la barre médiane de cet Y.

A partir de la région centrale de cette cavité ovarienne, c'est à dire du point de convergence des trois branches de l'Y, commence à croître l'oviducte (Figure 8).

L'épaississement cellulaire situé du côté dorsal c'est à dire à l'extrémité de la branche impaire de l'Y va se séparer de la portion ovarienne et former l'ébauche première de la gonade mâle. Cette ébauche montre, dès ce moment, une lumière à partir de laquelle commence déjà à se constituer le spermiducte. En conséquence, les gonoductes ne sont pas autre chose que les prolongements de la lumière de l'ovotestis issus l'un de la région appelée à devenir l'ovaire, l'autre de la région appelée à devenir le testicule.

Au voisinage immédiat de la gonade mâle se trouve le tronc collecteur de la glande pylorique, aisément reconnaissable, et qui, par la constance de sa position constitue un point de repère précieux

Sur cet individu, j'ai pu contrôler d'une façon rigoureuse qu'il y a une continuité absolue entre la lumière de chacune des gonades primordiales, mâle et femelle, encore réunies d'ailleurs, et la lumière des deux gonoductes. (Figure 9)

Au terme de cette étude sur le cordon dorsal l'ovotestis ~~xxxxxx~~ et les canaux sexuels de Ciona intestinalis, on peut tirer les conclusions suivantes :

1° - L'ovotestis apparaît nettement reconnaissable et indivis au stade de six rangées de trémas non encore allongés. Le doublement en deux gonades primordiales est contemporain du passage de 6 à 12 rangées de trémas par division grâce aux sinus transverses.

2° - Cet ovotestis est à l'origine de la formation des canaux sexuels qui s'individualisent nettement avant même que cet ovotestis se soit ségrégué en ovaire et testicule. Les gonoductes ne sont pas autre chose que les prolongements de la lumière de l'ovotestis issus, l'un de la région appelée à devenir l'ovaire, l'autre de la région appelé à devenir le testicule.

Ceci est en accord avec les travaux de VAN BENEDEEN et JULIN.

3° - Le cordon dorsal coexisté avec les gonoductes. En conséquence, l'hypothèse de HUUS s'avère inexacte, du moins, en ce qui concerne la Ciona, puisque d'une part on peut voir côte à côte le cordon dorsal et les gonoductes et que d'autre part, on voit les gonoductes procéder, d'arrière en avant, de la lumière des gonades.

Il est donc indiscutable que chez Ciona intestinalis les gonoductes ne sont pas formés à partir du cordon dorsal.

III - ORIGINE DE L'OVOTESTIS -

Un problème reste à élucider.

D'ou provient la masse germinale initiale, c'est à dire l'ovotestis ?

Provient-elle comme HUUS le postule sans oser l'affirmer fermement, d'une dilatation postérieure du cordon dorsal? (7)

Où bien, suivant les opinions classiques dérive t-elle du mésenchyme environnant ?

Dans le but d'éclaircir ce problème, j'ai étudié des Ciona pendant leur métamorphose. J'ai montré dans les pages qui précèdent que chez les individus déjà métamorphosés, le cordon dorsal s'étendait encore de façon non négligeable dans le thorax

mais ne paraissait pas présenter un rapport de continuité avec l'ovotestis.

On pourrait supposer cependant que cet ovotestis s'est détaché précocement du cordon à un moment où celui-ci s'étendait encore jusqu'à l'abdomen.

Pour tenter d'observer l'origine première de l'ovotestis j'ai donc cherché à suivre la dégénérescence du tube neural au moment de la métamorphose.

Je me suis adressée à des individus en cours de métamorphose, déjà fixés, et chez lesquels les restes de la queue achevaient leur histolyse. Ces individus sont au stade de deux protostigmates primaires (fig. II).

L'examen direct permet, beaucoup mieux que les coupes, l'étude de ce stade, qui peut-être ainsi schématisé.

Un cordon neural important de diamètre notable, existe depuis le pavillon cilié, déjà ouvert au niveau de l'arc péricoronal, jusqu'aux deux tiers postérieurs de la branchie environ.

Le territoire du futur complexe neuroglandulaire n'est pas encore organisé; on observe à ce niveau une masse unique au sein de laquelle se trouve une lumière qui est sans doute un reste de la vésicule cérébrale embryonnaire. En arrière de cette lumière, le tractus neural constitue une sorte d'épaissement à partir duquel se formeront dorsalement le ganglion cérébroïde et ventralement la glande neurale. Le cordon neural qui comme je l'ai dit plus haut a une épaisseur notable jusqu'aux deux tiers postérieurs de la branchie, paraît plein. Au voisinage de la vésicule cérébrale subsistent encore les amas pigmentaires du statocyte et de l'ocelle propres à la larve.

On observe également dans cette région d'assez nombreuses cellules bourrées de grains assez réfringents et pigmentés en jaune. En arrière des deux tiers postérieurs de la branchie l'épaisseur du cordon diminue assez brusquement et celui-ci est constitué d'une seule file de cellules. Il est alors évidemment impossible à suivre sur coupes mais l'étude directe sur le vivant qui fait l'objet de la présente description me permet cependant d'affirmer que ce tractus unicellulaire est en continuité absolue avec la partie épaisse et bien visible du cordon. Ce tractus unicellulaire vient se terminer dans l'anse formée par l'oesophage et la partie antérieure de l'estomac. Cette région est malheureusement d'un examen extrêmement difficile.

Elle renferme en effet, d'une part des restes de

cellules vitellines que la larve en voie de métamorphose achève d'utiliser; d'autre part un grand nombre de ces cellules pigmentées de jaune dont nous avons vu quelques unes au voisinage de la vésicule cérébrale larvaire en voie de désintégration. Ces cellules doivent être considérées comme accumulant les substances issues de l'histolyse des organes larvaires, et c'est dans cette région où elles sont particulièrement nombreuses que, sur les larves prises tout à fait au début de leur métamorphose, on peut voir s'achever la destruction des cellules musculaires et des cellules chordales de la queue.

Cette portion du conjonctif péridigestif est donc extrêmement "encombrée". Le tractus viscéral s'y termine par un petit amas épaissi de cellules dont on ne peut, sur le vivant préciser les caractères cytologiques et qui sur une coupe sont indiscernables des cellules du mésenchyme banal.

A ce stade, il est impossible de trouver sur les coupes, dans quelque partie que ce soit du conjonctif péridigestif, un quelconque amas cellulaire dont on puisse dire qu'il deviendra l'ovotestis. Il n'est pas exclu que ce petit amas qui termine le cordon viscéral puisse être à l'origine de cet ovotestis, quoiqu'il soit plus antéro-ventral que ne le sera celui-ci lors de sa première apparition certaine.

Mais rien ne permet de confirmer ni d'infirmier cette opinion. Le problème reste entier et paraît ne pas pouvoir être résolu en utilisant comme matériel d'étude Ciona intestinalis.

TROISIEME PARTIE

RECHERCHES SUR DIAZONA VIOLACEA SAVIGNY

Comme il a été dit précédemment, j'ai essayé de rechercher chez Diazona Violacea, ascidie qui présente des processus de blâstogénèse, le cordon dorsal qui avait été vu chez d'autres espèces possédant le même pouvoir, par exemple Clavelina lepadiformis et Aplidium pallidum étudiés par BRIEN.

I - Le cordon dorsal chez les zoïdes adultes -

Chez les individus adultes de Diazona, le cordon dorsal

existe et se présente avec les caractéristiques suivantes:

Il part, comme chez Ciona intestinalis du complexe neuroglandulaire et fait suite directement au canal de la glande neurale.

Ce cordon dorsal se présente d'abord comme un tube bien constitué (fig. 13 Pl. VI). Puis, ce tube se transforme peu à peu en un véritable cordon, entièrement plein.

Les cellules qui constituent le cordon dorsal sont à cytoplasme peu basophile et leur noyau chromatique présente un nucléole assez petit. Le rapport nucléole noyau est très faible (fig. 14).

Le cordon est encadré, au début de son parcours, par les deux gros nerfs postérieurs; mais il existe également un nerf impair très constant qui suit le cordon, l'entourant même parfois, formant ainsi comme une sorte de plexus. Comme pour Ciona, nous désignerons ce nerf, sous le nom de "nerf impair".

En étudiant le cordon dorsal dans la région abdominale, j'ai pu voir qu'il coexiste avec les canaux sexuels (fig. 16-17)

La recherche et l'étude du cordon dans cette région est considérablement gênée par l'abondance (en rapport avec le bourgeonnement) des cellules à réserves, inconvénient qui n'existait pas chez Ciona. J'ai cependant remarqué aux alentours du cordon, des cellules qui paraissent s'en être détachées. J'ai pu même saisir sur une coupe l'image très frappante d'une cellule, adhérent encore au cordon, présentant des caractères cytologiques identiques aux cellules de ce dernier et ayant laissé un espace vide dans la section circulaire du cordon (fig. 17).

Il semblerait donc que chez l'adulte des cellules sont susceptibles d'essaimer à partir du cordon dorsal. Je n'ai pas élucidé la destinée ultérieure des éléments ainsi détachés chez l'adulte du cordon dorsal; toutefois, la présence chez des cellules encore en place, dans le cordon, d'enclaves vacuolaires pourrait faire penser que ces éléments desquamés sont susceptibles d'avoir une activité élaboratrice et d'évoluer en cellules à réserves. Mais, même si cette évolution se fait réellement, ce qui n'est pas certain, il est impossible d'admettre que les cellules à réserves dont le nombre est considérable proviennent toutes d'un organe aussi réduit que le cordon.

D'après mes observations, l'origine première de la majorité des cellules à réserves doit être recherchée dans l'épi-

thelium épique, comme cela a d'ailleurs été décrit par PERES (1948) chez les Polyclinidae.

Comme chez les Ciona, je n'ai pu poursuivre l'étude du cordon dorsal par suite du grand développement des glandes génitales et en particulier de l'ovaire.

Chez Diazona, mon but était surtout de confirmer les résultats obtenus par BRIEN (3) relativement au rôle du cordon dorsal au cours de l'organogénèse blastogénétique.

II - Etude d'un jeune blastozoïde -

Chez les bourgeons, le cordon dorsal présente des caractères cytologiques très curieux et bien différents de ce qu'on observe chez l'adulte. Le nucléole est ici bien développé et le rapport nucléole/noyau est considérablement plus élevé que chez l'adulte. Ceci m'a conduit à essayer de rechercher un rôle particulier au cordon pendant cette période du cycle biologique de Diazona pour savoir si le cordon dorsal n'aurait pas un rôle dans la régénération des parties manquantes dans les fragments issus de la strobilisation de l'abdomen.

Il est indiscutable donc que le cordon dorsal persiste dans les fragments d'abdomen bourrés de cellules à réserves, et qui redonneront un zoïde complet.

Le point sur lequel je souhaitais faire porter mon effort était essentiellement la destinée du cordon dorsal au cours de la régénération du pôle postérieur du bourgeon (c'est à dire celui qui est tourné vers la base du cormus).

En effet, c'est dans cette région, notamment pour les bourgeons issus de la région moyenne de l'abdomen du parent, que vont se reconstituer, au voisinage du point bas de l'anse intestinale, les ébauches des gonades.

Je n'ai malheureusement pas pu obtenir des cormus renfermant des zoïdes à ce stade de bourgeonnement ce qui correspond, dans nos régions, au mois de Mars environ.

A cette période, un mauvais temps tenace, général en Méditerranée en 1951 n'a permis de récolter des Diazona ni à BANYULS ni à MARSEILLE.

Je ne pouvais envisager une étude expérimentale d'une part, parce que les Diazona, toujours plus ou moins maltraités dans le chalut, ne vivent pas ou vivent mal en captivité, et d'autre part, parce qu'on a toujours échoué jusqu'à maintenant à faire vivre hors de la tunique commune, des zoïdes ou des fragments de zoïdes prélevés sur des Ascidies composées.

J'étais donc absolument obligée d'avoir des cormus récoltés dans la nature et je n'ai pu par conséquent mener à bien cette partie de mon travail.

Si le rôle définitif du cordon au cours de la régénération naturelle des bourgeons de Diazona, reste à élucider, la comparaison que j'ai pu faire entre la structure histologique de ce cordon chez le bourgeon jeune d'une part, et chez l'adulte d'autre part, appelle tout de même quelques remarques.

Les bourgeons que j'ai étudiés dataient du mois de Novembre et Décembre et représentaient sans doute, la fin de la strobilisation abdominale. Des restes de gonades sont encore présents dans tous les bourgeons que j'ai étudiés et qui devaient être des bourgeons postérieurs; et le spermiducte renferme des spermatozoïdes dont certains sont indiscutablement phagocytés par des cellules, sans doute analogues aux cellules stériles décrites par PERES (1951-52) chez la Ciona lors de la période de repos sexuel (12).

Chez ces bourgeons la phase de régénération n'a pas encore commencé, les gonades qu'on peut y observer doivent être considérées comme les restes des gonades du parent. Cependant, chez ces zoïdes, le cordon viscéral présente, comme je l'ai indiqué précédemment, un aspect histologique très différent de celui de l'adulte. Les cellules qui le constituent sont beaucoup plus nombreuses et leur cytoplasme beaucoup plus basophile; les noyaux sont beaucoup plus volumineux ainsi que les nucléoles. Tous ces caractères donnent à penser que dans le bourgeon il y a un retour vers une structure pour ainsi dire embryonnaire des cellules du cordon.

Il est possible, et même probable, que dans les bourgeons issus de la région postérieure de l'abdomen les gonades dériveront des restes de gonades du parent.

En ce qui concerne au contraire les bourgeons provenant de l'extrémité antérieure de l'abdomen du parent, région dans laquelle il n'y avait pas de gonades, la question de l'origine de celles-ci se pose.

J'ai expliqué plus haut comment l'insuccès des récoltes au printemps 1951 m'a empêché d'étudier ces bourgeons et leur régénération. Mais il n'est pas exclu que, pour ces zoïdes antérieurs, l'origine des gonades doive être cherchée dans ce tractus de cellules ayant repris des caractères embryonnaires qu'est le cordon viscéral du bourgeon.

Il m'est certes impossible de conclure sur ce point puisque je n'ai pas eu à ma disposition le matériel convenable; mais ce caractère embryonnaire des cellules du cordon chez le bourgeon, donne à penser que le cordon pourrait bien avoir un rôle comparable à celui que BRIEN a pu observer lors de la régénération du strobile abdominal d'Aplidium où ce cordon, qui possède des caractères histologiques analogues à celui que j'ai observé chez les bourgeons de Diazona, engendre vers l'avant l'ensemble du complexe neuro-glandulaire et se prolonge vers l'arrière par l'ovotestis.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

1° - J'ai retrouvé chez Ciona intestinalis et Diazona Violacea le cordon dorsal (cordon viscéral) décrit chez différentes autres espèces par de nombreux auteurs.

2° - Ce cordon est bien situé dans le prolongement du canal excréteur de la glande neurale et ne procède pas du ganglion nerveux.

3° - Le cordon est suivi sur toute sa longueur par un nerf impair susceptible de donner des branches latérales et formant parfois un plexus plus ou moins net autour du cordon.

4° - J'ai suivi chez Ciona intestinalis la différenciation de l'ovotestis en deux ébauches séparées, l'une ovarienne, l'autre testiculaire.

5° - Contrairement à ce qui a été décrit par HUUS chez Corella, les gonoductes mâles et femelle procèdent respectivement des deux ébauches gonadiques, avant même d'ailleurs que celles-ci ne soient complètement séparées; les gonoductes coexistent avec le cordon dorsal et n'en dérivent pas.

6° - Chez Ciona la région conjonctive incluse dans l'anse intestinale est encombrée par les restes de deutoplasme et par les débris en voie d'histolyse et de phagocytose des organes larvaires de la queue. Ceci empêche de préciser si l'ébauche première de l'ovotestis, qui n'est d'ailleurs visible d'une façon certaine qu'à partir du stade à six rangées de trémas, est d'origine mésenchymateuse ou si elle se forme au contact et peut-être à partir de l'extrémité postérieure du cordon dorsal, unicellulaire dans cette région.

7° - Chez les blastozoïdes jeunes de Diazona, les cellules du cordon retrouvent les caractères propres aux cellules embryonnaires. Bien différentes de ce qu'elles sont dans le zoïde adulte de Diazona ou chez Ciona, elles rappellent celles vues chez le strobile d'Aplidium par BRIEN et ont, peut-être, les mêmes potentialités que celles décrites par cet auteur sur l'espèce en question

BIBLIOGRAPHIE

- (1) BERRILL (N.J.) THE TUNICATA London (1950).
- (2) BRIEN (P) Contribution à l'étude de la blastogénèse des Tuniciers. Bourgeonnement chez Aplidium zostericola (GIARD) Arch. de Biol. t. 35 - p. 155-204 (1925).
- (3) BRIEN (P) Contribution à l'étude de la blastogénèse des Tuniciers : formation du système nerveux et des glandes génitales dans la blastogénèse d'Aplidium zostericola (GIARD) Arch. de Biol. t. 37 - p. 1 à 45 (1927).
- (4) BRIEN (P) Bourgeonnement de Clavelina lepadiformis (MULLER) Rec. de l'Ins. Zool. TORLEY - ROUSSEAU t. 1 - p. 31 à 81
- (5) BRIEN (P) Ascidiacées dans Traité de Zoologie publié sous la direction de P.P GRASSE (1948).
- (6) DAMAS (D) Contribution à l'étude des Tuniciers - (La segmentation de la queue des Appendiculaires. Etude comparative de la branche des tuniciers). Arch. de Biol. t. 20 - p. 745 à 833 (1904).
- (7) HUUS (Johann) Genitalorgane und "gangliogenitalstrang" bei Corella parallelogramma OFM. Ein Beitrag zur Kenntnis der postlarvalen Entwicklung der Ascidien - Videnskapsselskapets Skrift I - Matematisk - Naturvidenskapelig Klasse - Seite I bis 50 - Tafel I bis 4 (1923).
- (8) " W. Kükenthal et T. Krumbach - Handbuch der Zool. Vol. 5 (1937).
- (9) MAURICE (C.H.) Etude monographique d'une Ascidie composée (Fragaroides aurantiacum) Arch. de Biol. Vol. 8 p. 205 à 495 .

BIBLIOGRAPHIE (suite)

- (10) PERES (J.M.) Recherches sur le sang et les organes neuraux des Tuniciers - Ann. Inst. Océan. t. XXI (1943).
- (11) " " Recherches sur le sang et la tunique commune des Ascidies Composées. Ann. Inst. Océan. t. XXIII (1947)
- (12) " " Recherches sur le cycle sexuel de Ciona intestinalis - Arch. Anat. Microscop. et Morph. Exp. 41 - 2 - (1952).
- (13) ROULE (L) Recherches sur les Ascidies simples de la côte de Provence. Ann. du Muséum de Marseille - Vol. 2 (1884).
- (14) VAN BENEDEEN et JULIN Le système nerveux des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles. - Bull. de l'Académie des Sciences, des Lettres et Beaux Arts de Belgique - Série 3. Vol. 8 p. 13 à 72.

EXPLICATIONS DES FIGURES.

- Fig. 1 Cordon viscéral et nerf impair d'une Ciona à 25 rangées de trémas. Partie antérieure. Coupe transversale x I 500.
- Fig. 2 Cordon viscéral et nerf impair, plus postérieurement. (même individu que la Fig. I.) Coupe transversale x I 500.
- Fig. 3 Cordon viscéral et canaux sexuels, à hauteur de l'anus (même individu que la Fig. I.) Coupe transversale x I 500.

EXPLICATION DES FIGURES (suite)

- Fig. 4 Cordon viscéral d'une Ciona à 6 rangées de trémas, en voie de dédoublement (cordon réduit à 3 cellules). Coupe transversale x I 500.
- Fig. 5 Gonoductes d'une Ciona dans la région abdominale (même individu que la Fig. I). Coupe trans. x I 500.
- Fig. 6 Gonades d'une Ciona à 25 rangées de Trémas. Coupe transversale x I 500.
- Fig. 7 Acinus testiculaire d'une Ciona (même individu que la Fig. 6) Coupe transversale x I 500.
- Fig. 8 Gonades d'une Ciona à 6 rangées de trémas commençant à se dédoubler. Coupe transversale x I 500.
- Fig. 9 Gonoductes d'une Ciona vus sur le même plan transversal que les gonades de la Fig. VIII. (La première partie de leur trajet étant orienté ventrodorsalement). Coupe transversale x I 500.
- Fig. 10 Ovotestis d'une Ciona à 6 rangées de trémas encore sous forme ponctuelle. Coupe transversale x I 500.
- Fig. 11 Larve d'une Ciona à 2 protostigmates primaires. x 250.
- Fig. 12 Région neurale de la larve précédente x I 200.
- Fig. 13 Cordon viscéral et nerf impair d'une Diazona adulte Partie antérieure. Coupe transversale x I 500.
- Fig. 14 Cordon viscéral d'une Diazona adulte, plus postérieurement. Coupe transversale x I 500.
- Fig. 15 Cordon viscéral et cellules migratrices chez un bourgeon de Diazona en fin de régénération. Coupe transversale x I 500.
- Fig. 16 Cordon dorsal et canaux sexuels d'un gros bourgeon de Diazona. Coupe transversale x I 50.
- Fig. 17 Idem x I 500.

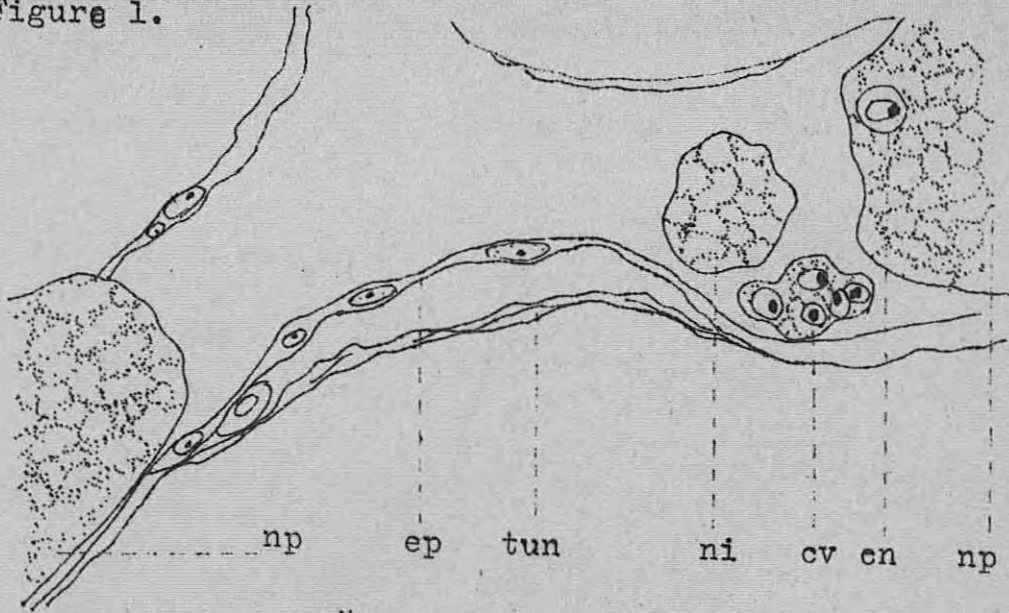
Légende des figures

a	Anus
a m	Amas cellulaire
a p	Arc péricoronal
a t	Acinus testiculaire
a u	Auxocytes
c d	Cordon dorsal
c d (u)	Cordon dorsal (unicellulaire)
c m	Cellule mésenchymateuse
c m i	Cellule migratrice
c n	Cellule nerveuse
c o v	Cavité ovarienne
c u v	Cavité ovarienne = extrémité de l'oviducte
c p	Canal collecteur de la glande pylorique
c p c	Cardiopericarde
c p j	Cellule pigmentaire
c v	Cordon viscéral
e c p	Epithélium de la cavité péribranchiale
e p	Epiderme
e p g ♀	Epithélium germinatif femelle
e p g ♂	Epithélium germinatif mâle
e n d	Endostyle
e s p	Extrémité du spermiducte
e s t	Estomac
g r	Grégarine
h h	Hémohistioblaste
i n t	Intestin
l u m	Lumière
n i	Nerf impair
n i a	Nerf impair accessoire
n i p	Nerf impair principal (et ses différentes branches)
n p	Nerf postérieur

Légende des figures (suite)

o d	Oviducte
oe	Oesophage
c p g	Orifice péribranchial gauche
o t	Ovotestis
p s	Pédoncule de fixation
p s t	Protostigmate
r o n	Reste du système nerveux central
r e v	Reste de la vésicule cérébrale
r t p	Reste des taches pigmentaires
s b	Siphon buéal
s d	Spermiducte
s g	Spermatogonies
s s r	Sinus sous-raphéal
t c	Tissu conjonctif
t p	Tube pylorique
t u n	Tunique

Figure 1.

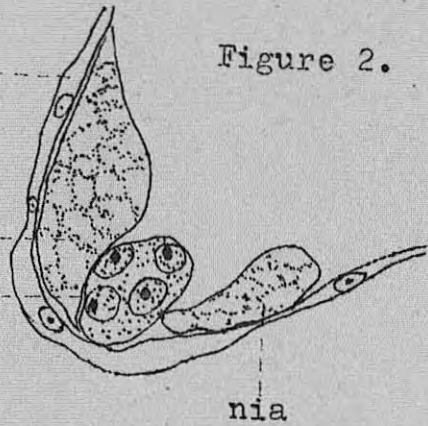


ecp

Figure 2.

nip

cv



sd

od

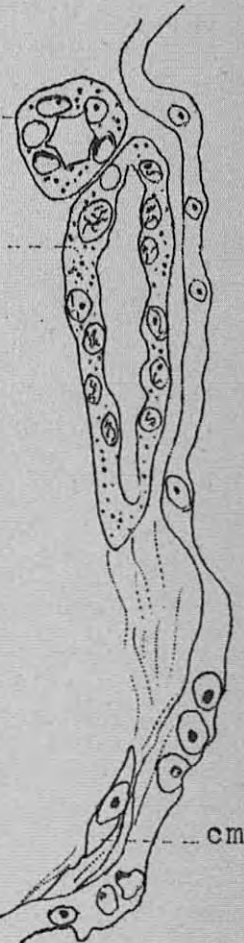


Figure 3.

ssr

ni

cv

cm

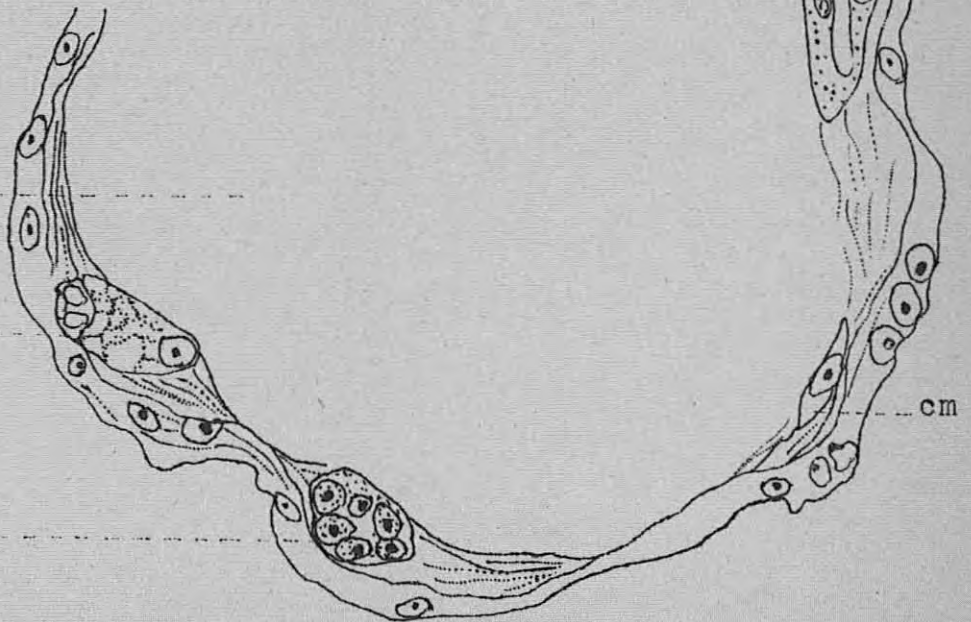


Figure 4.

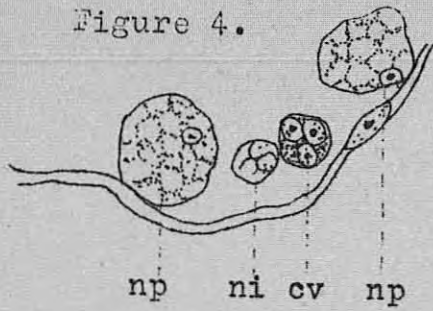


Figure 5.

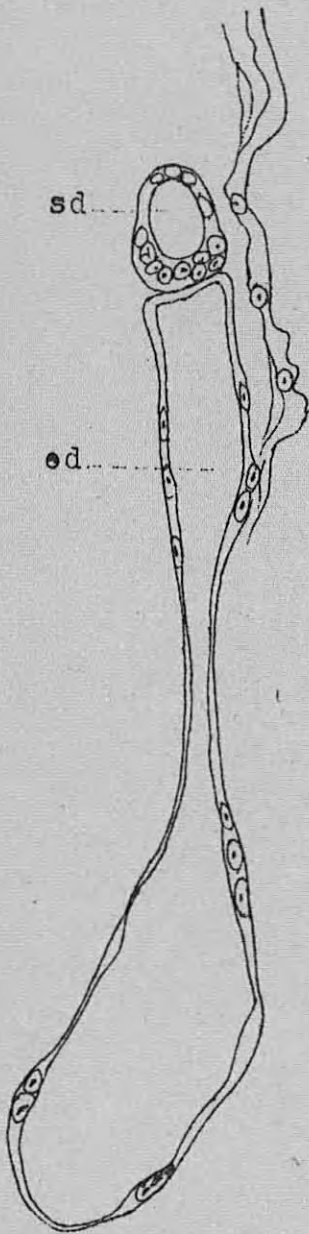


Figure 6.

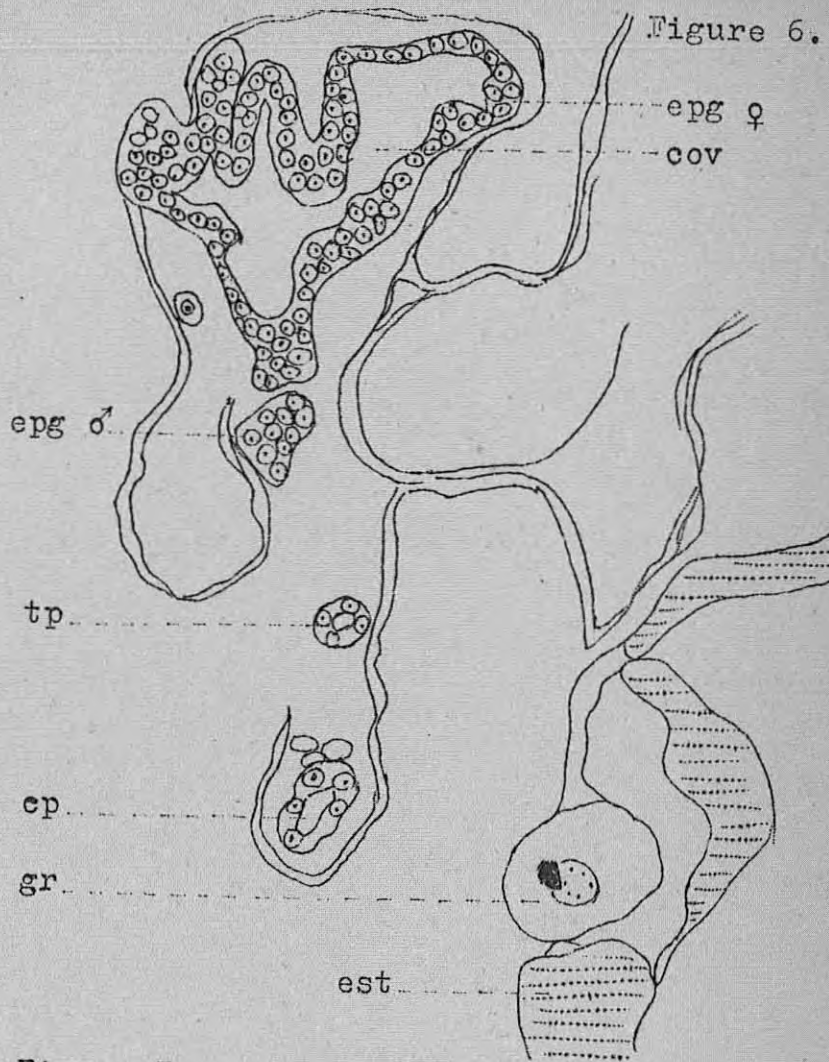


Figure 7.

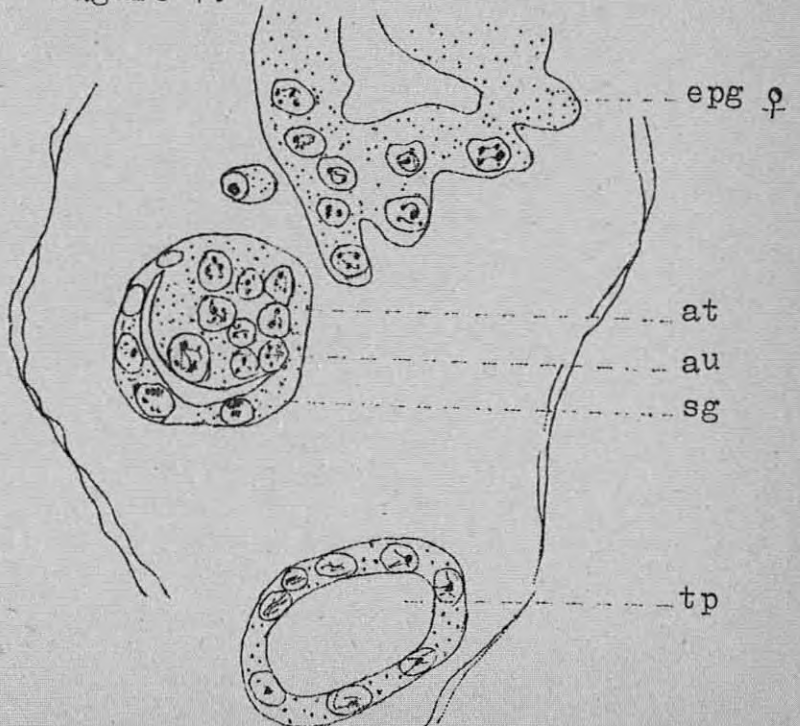


Figure 8.

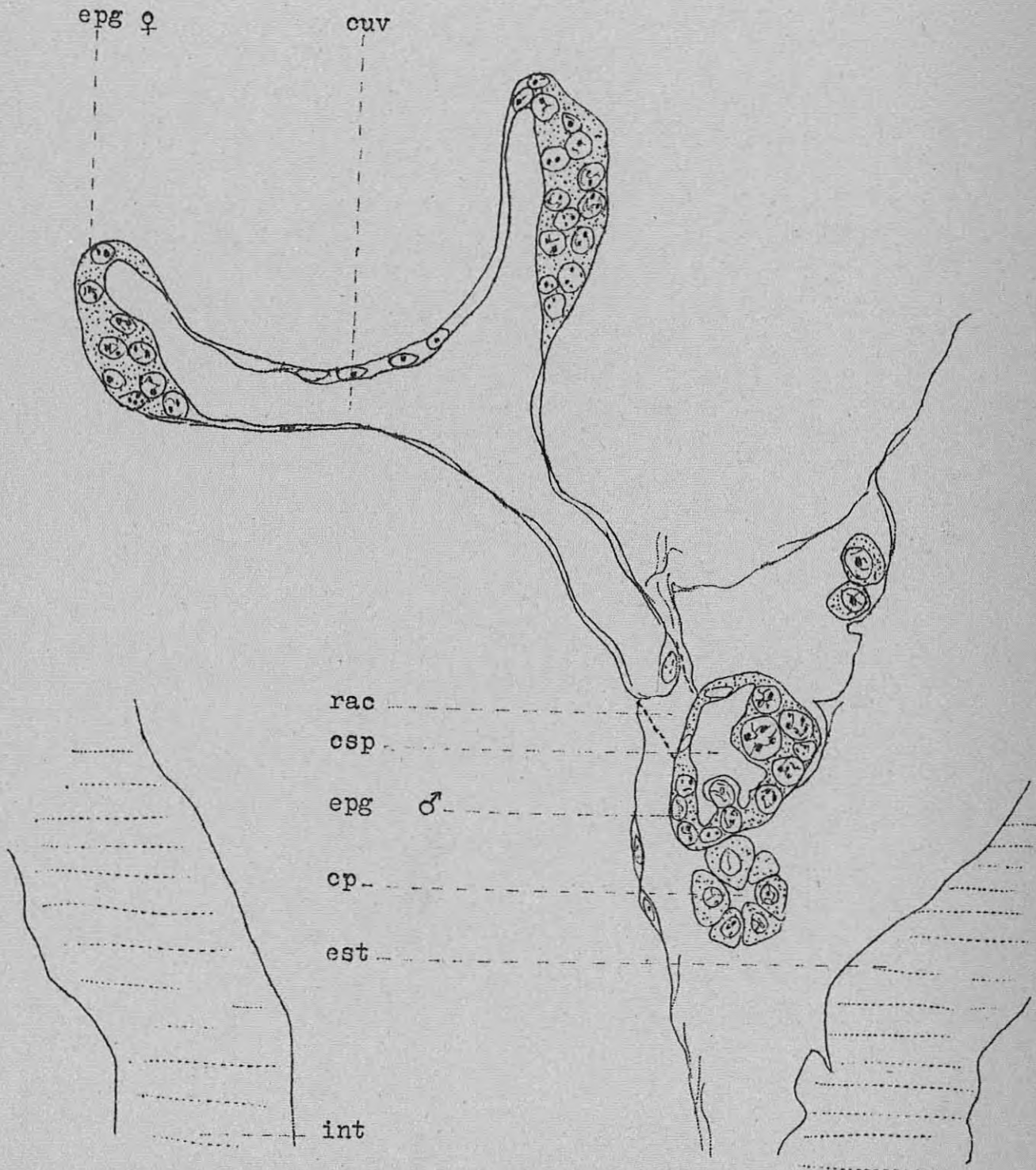


Figure 9.

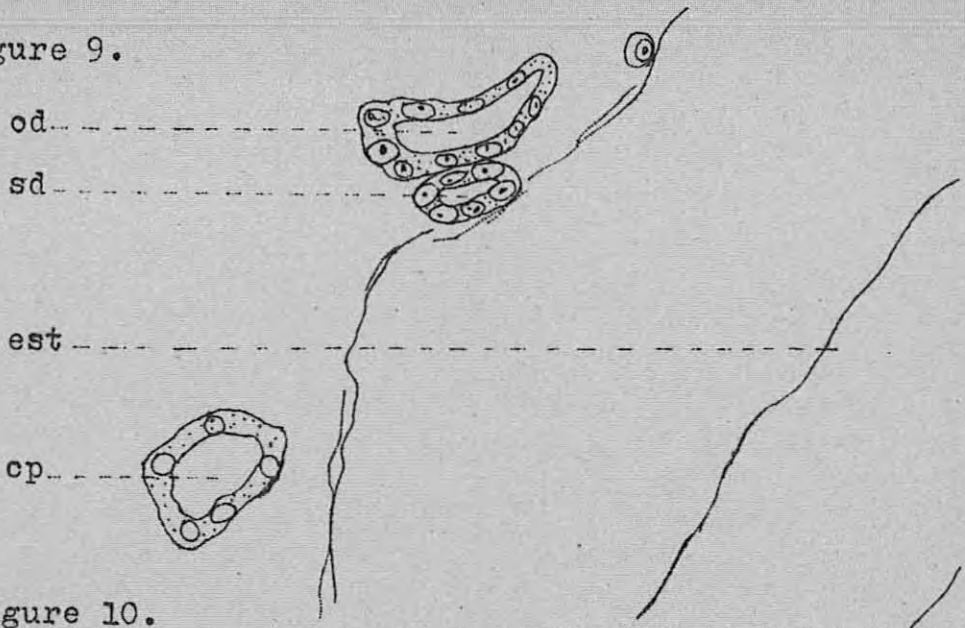


Figure 10.

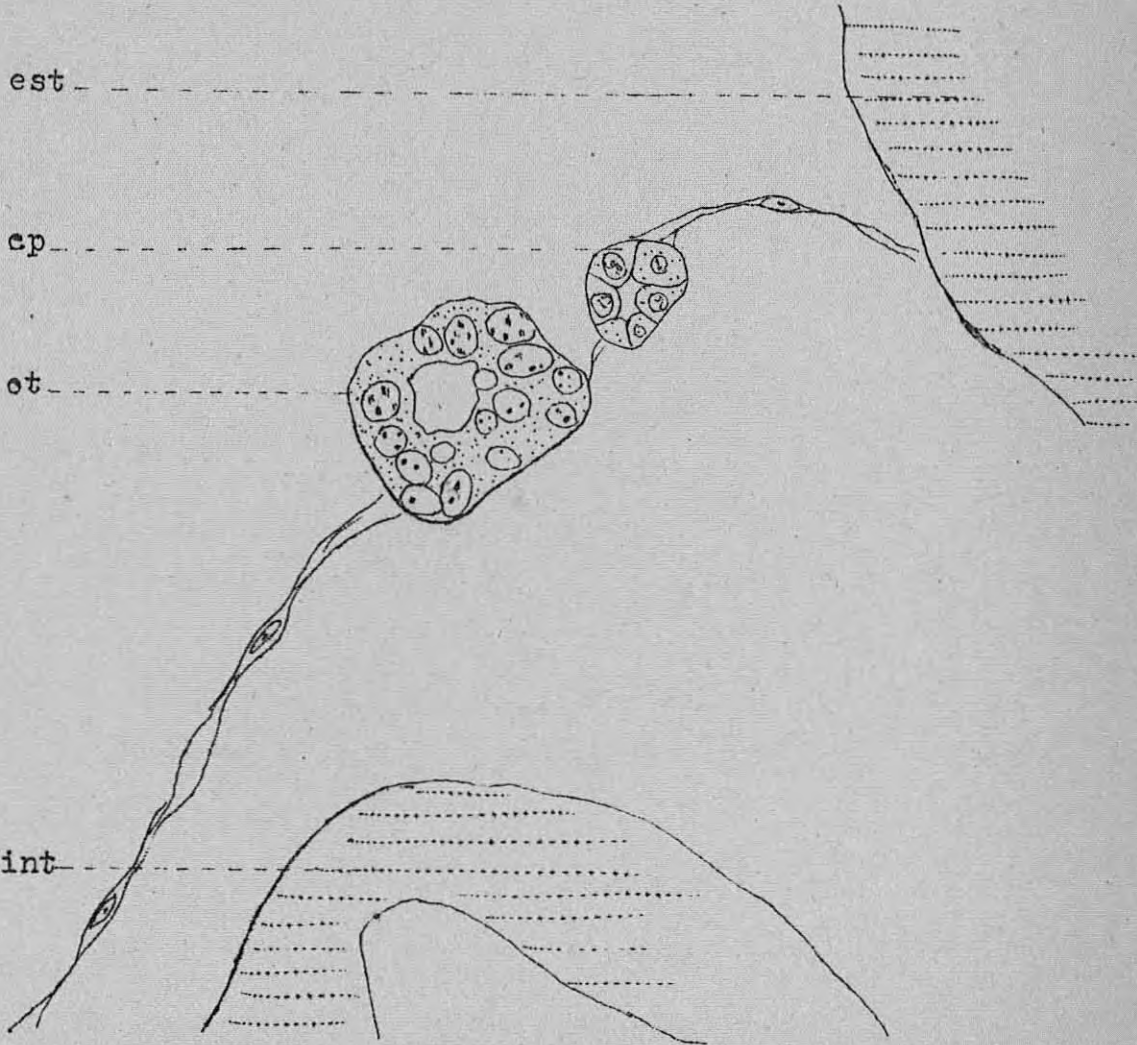


Figure 11.

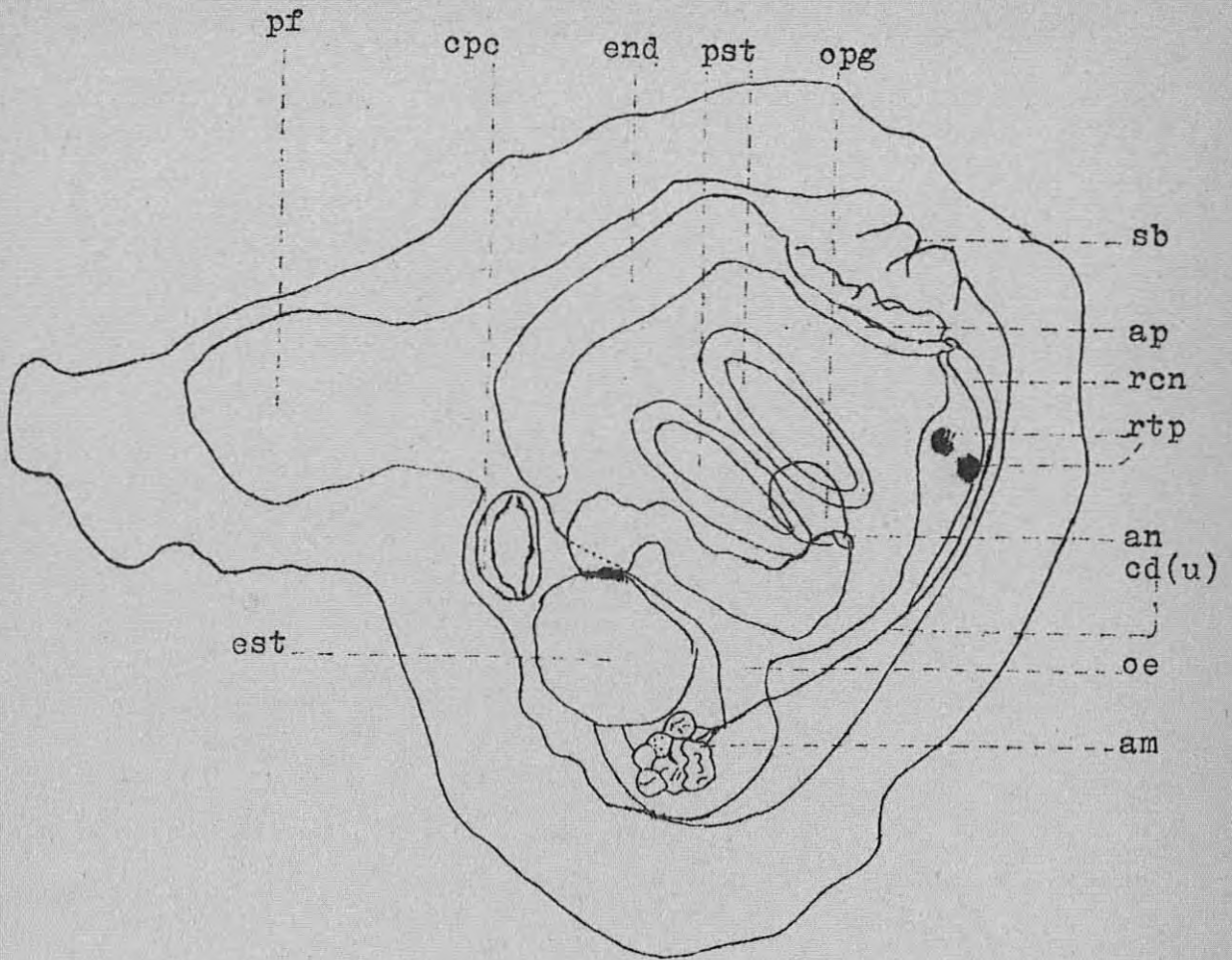


Figure 12.

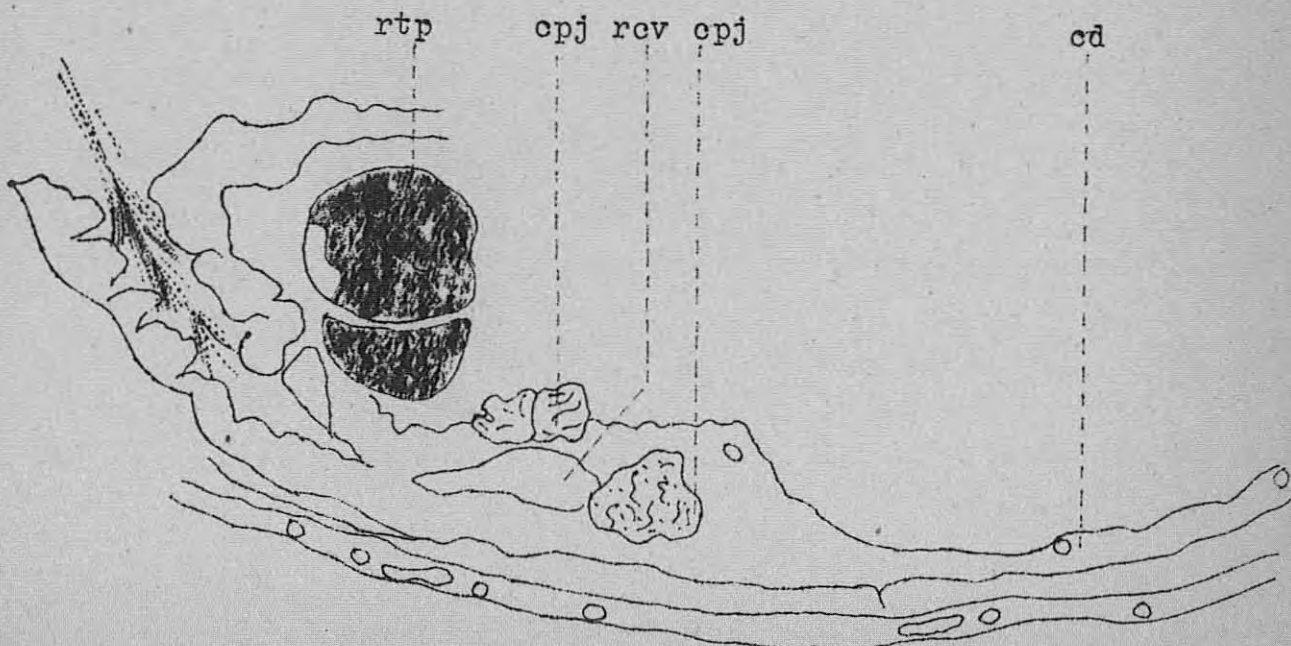


Figure 13.

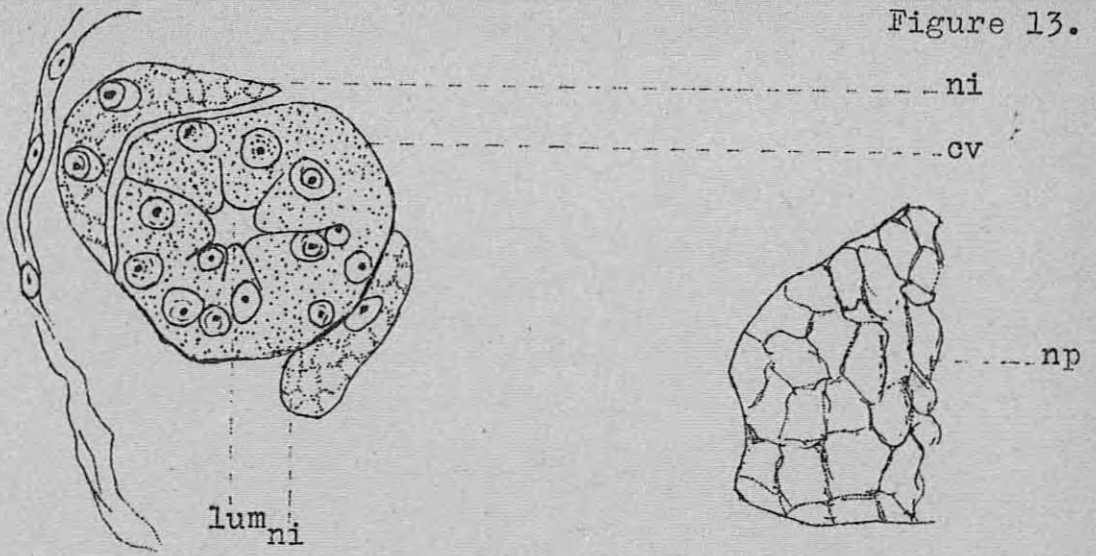


Figure 14.

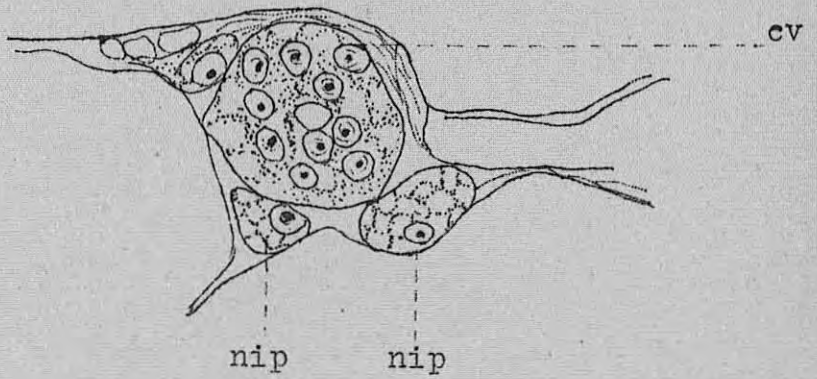


Figure 15.

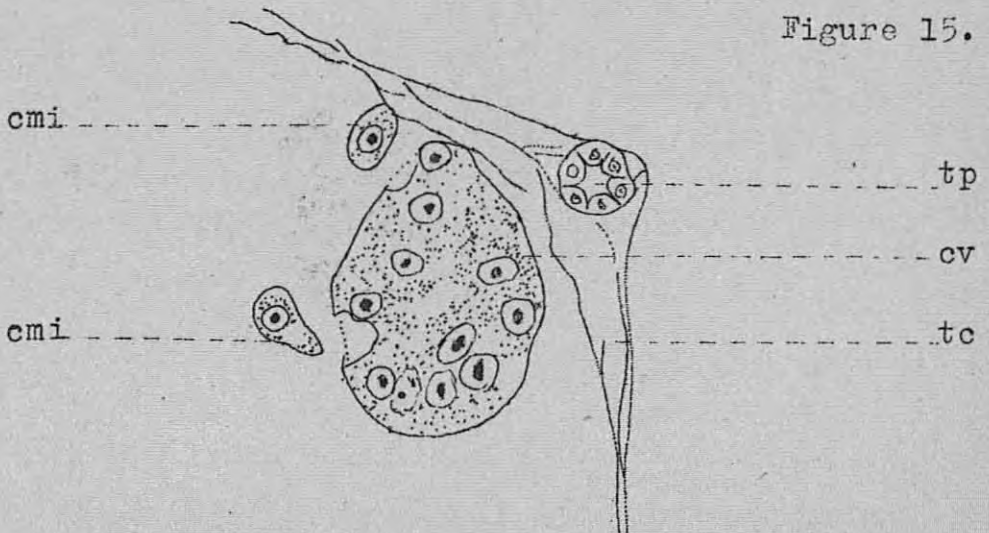


Figure 16.

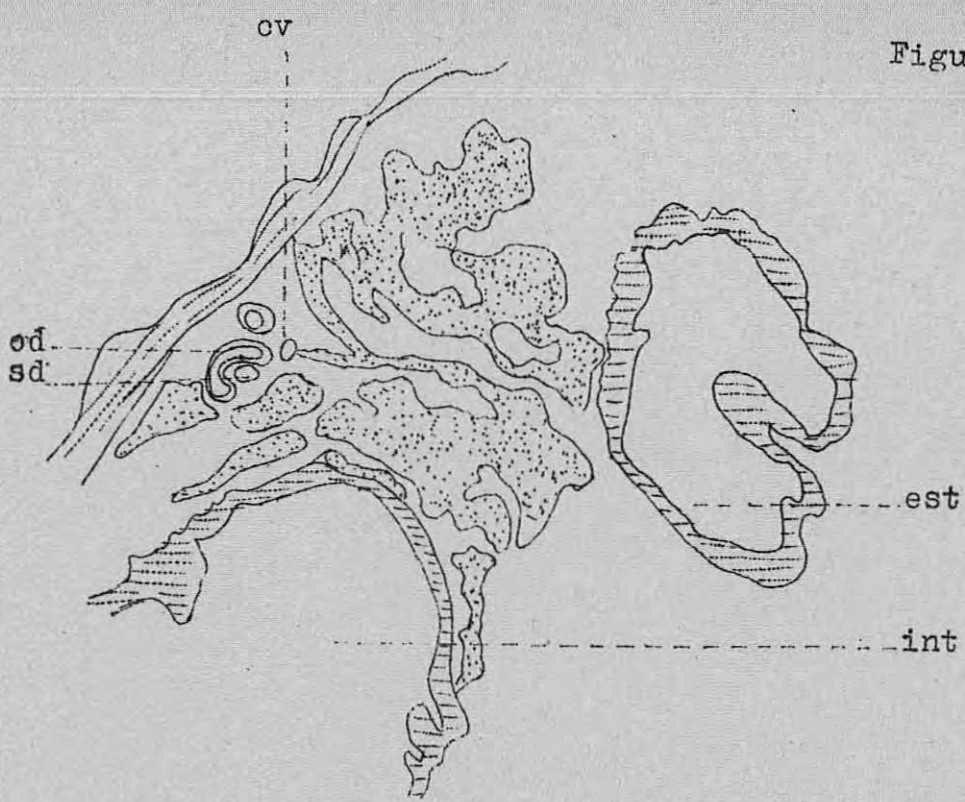


Figure 17.

