ÉTUDE SUR L'EMBRYOGÉNIE

ET SUR

L'HISTOLOGIE

DE

L'ŒIL DES ALCIOPIDES

PAR

Ed. BÉRANECK

Professeur à l'Académie de Neuchâtel.

Avec la Planche IV.

De toutes les Annélides, les Alciopes sont celles dont l'organe visuel atteint le plus haut degré de différenciation. Elles possèdent, sur les côtés de la région céphalique, deux yeux volumineux d'une coloration rouge brun. Ces derniers sont pourvus d'un gros cristallin sphérique transparent qui fait plus ou moins saillie à la face externe de l'œil, et est enveloppé par une masse dioptrique d'une certaine importance, le corps vitré. De grands bâtonnets disposés en séries rayonnantes autour du corps vitré constituent la couche interne de la rétine et sont séparés des cellules rétiniennes proprement dites par une mince bande de pigment. Le développement remarquable de l'organe visuel des Alciopes est en rapport avec le mode d'existence de ces Annélides qui mènent une vie libre et nagent à la surface de la mer.

L'œil des Alciopes se rattache-t-il au type arthropodéen, ou constitue-t-il un type à part? Cette question se pose non seule-

ment par suite des affinités phylogénétiques que l'on suppose exister entre les Arthropodes et les Annélides, mais encore par suite des travaux de PATTEN, lequel prétend avoir observé dans la rétine des Mollusques la même structure fondamentale que dans celle des Crustacés et des Insectes. Selon cet auteur, la rétine de ces différents groupes d'animaux se décompose en ommatidies comprenant chacune un élément central hyalin ou rétinophore entouré de cellules pigmentaires. Ces rétinophores sont chargés de la perception des excitations lumineuses et reçoivent en conséquence les terminaisons des fibres du nerf optique. Ce schéma de l'organe visuel des Mollusques et des Arthropodes, tel que le comprend PATTEN, répond-il à la structure de la rétine des Annélides? Pour m'en assurer, je ne me suis pas contenté d'étudier des Alciopes adultes, pensant que l'interprétation d'un organe aussi complexe que l'œil doit surtout reposer sur les données fournies par l'histoire de son développement.

Les larves d'Alciopes, après leur éclosion, viennent pénétrer dans le corps de petits Cténophores, en particulier de Cydippes jeunes ou adultes. Elles y poursuivent leur évolution; leur corps s'allonge, se segmente; les parapodes se dessinent; la région céphalique augmente de volume; puis les jeunes vers abandonnent leur hôte pour mener une vie indépendante. Ces mœurs parasitaires des embryons d'Alciopides permettent de se procurer les stades nécessaires pour étudier le développement de l'œil en examinant tous les petits Cténophores recueillis par la pêche pélagique. J'ai récolté le matériel de ce travail à Villefranche près de Nice, en hiver, durant les mois de décembre, janvier et février. Les plus jeunes embryons que j'ai pu me procurer mesuraient 0^{mm},3 de longueur; à ce stade, la région céphalique est peu distincte, les yeux ne sont pas visibles extérieurement et sont seulement en voie de formation, les segments du corps sont peu accusés, ils sont au nombre de trois, car

il existe trois paires rudimentaires de bourgeons parapodiaux. Le stomodœum de la larve est bien développé et constitue un pharynx déjà protractile. Les embryons de même longueur ne montrent pas nécessairement des caractères embryonnaires identiques; j'ai constaté quelques légères variations dans la précocité du développement suivant les individus.

L'œil des Alciopes subit une évolution rapide, quoique cet organe ne soit pas d'une grande utilité à ces Annélides, tant que dure leur existence parasitaire. KLEINENBERG a le premier décrit les principales phases de cette évolution¹. L'observation la plus intéressante faite par ce zoologiste a trait à la formation du corps vitré. Chez l'Alciope adulte, on remarque à la partie postérieure de l'œil et faisant corps avec ce dernier, un organe renfermant une vésicule qui contient un corpuscule central. GREEF² considère cet organe énigmatique comme une vésicule auditive. Il faut avouer qu'il est difficile d'en donner une interprétation exacte en l'étudiant seulement chez le Ver adulte. KLEINENBERG a démontré que cette soi-disant vésicule auditive n'était pas autre chose qu'une volumineuse cellule glandulaire chargée de sécréter un des principaux milieux dioptriques de l'œil, le corps vitré. Les deux cellules glandulaires ou glandes du corps vitré, correspondant aux deux yeux céphaliques de l'Alciope, sont déjà visibles, selon KLEINENBERG, avant les organes visuels eux-mêmes. Elles apparaissent sur les parties latérales et antérieures du ganglion cérébroïde au point où ce ganglion se rattache à l'ectoderme. C'est en avant d'elles que se montre plus tard l'ébauche des deux yeux sous forme de deux épaississements ectodermiques. Par la suite, ces cellules glandulaires sont englobées dans la rétine de l'œil correspondant et commencent à déverser leur produit de sécrétion dans la cavité

¹ *Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus*, Zeitschr. für Wiss. Zoologie, 1886.

² *Untersuchungen über die Alciopiden*, 1876.

optique. Je discuterai plus loin les vues de KLEINENBERG, vues dont je viens de donner un résumé succinct et qui ne concordent souvent pas avec mes propres observations.

Les larves d'Alciopes, ainsi que les individus adultes, ont été traités par différents réactifs. Je les ai fixés soit par le liquide de KLEINENBERG, soit par le sublimé corrosif, soit par le liquide cupro-platino-nitrique qui m'a donné de très bons résultats. On prépare ce dernier liquide en faisant dissoudre dans 100 cc. d'eau : Chlorure de cuivre 3 gr., chlorure de platine 0,5 gr., acide nitrique concentré 3 cc. On lave rapidement à l'eau les objets traités par ce réactif, puis on les passe par les alcools à 50°, à 70° et à 90°. La coloration peut se faire soit par l'hématoxyline soit par les carmins ; elle réussit bien avec le carmin au lithium.

EMBRYOGÉNIE DE L'ŒIL DES ALCIOPIDES

Je n'ai pu suivre l'œil dans les toutes premières phases de son développement. Les plus jeunes embryons que j'aie réussi à me procurer mesuraient trois dixièmes de millimètre ; à ce stade, les différentes parties de l'organe visuel n'existaient pas encore, mais le futur œil était déjà visible sous forme d'un petit amas cellulaire à contour assez mal défini. Cet amas est compris entre l'ectoderme et le pharynx ; il est situé sur les parties latéro-dorsales de ce dernier et a la forme d'un ellipsoïde légèrement aplati dans le plan transversal (fig. 1 o).

Cette ébauche première de l'œil n'est pas toujours distincte de l'ectoderme dont elle dérive sans aucun doute. Les éléments qui la constituent ne montrent pas tous les mêmes caractères. A côté de cellules à petits noyaux sphériques constituant la masse principale de l'ébauche oculaire, il en existe d'autres plus volumineuses dont le nucleus ne se colore pas par le

carmin. Ce sont des cellules glandulaires semblables à celles que l'on observe dans la couche ectodermique. Leur nucléole se colore vivement et il est rattaché par de fines brides granuleuses rayonnantes à la paroi du nucléus qui le renferme (fig. 1 *gl. o*). Ces cellules sont elliptiques et dans une larve de cinq dixièmes de millimètre elles mesurent déjà jusqu'à $26\ \mu$ dans leur plus grand diamètre; le nucléus en mesure 12 et le nucléole 5. Ces éléments correspondent aux glandes du corps vitré décrites par KLEINENBERG. Cet auteur admet qu'il existe seulement une cellule glandulaire par organe visuel. Mes observations démontrent que ce n'est pas là une règle absolue. J'ai souvent rencontré par œil deux de ces cellules glandulaires ne se distinguant l'une de l'autre que par une légère différence de taille (fig. 1 et 3 *gl. o*).

Dans l'ébauche oculaire de larves de $0^{\text{mm}},3$, j'ai encore à signaler une cellule présentant des caractères particuliers. Son nucléus assez volumineux renferme de nombreuses granulations qui se colorent fortement; par contre, le nucléole est très petit (fig. 1 *c*). Cette cellule ne peut être confondue avec les éléments glandulaires déjà cités; elle représente l'origine du cristallin. La description que donne KLEINENBERG des premières phases évolutives de l'œil des Alciopides ne cadre pas, sur plusieurs points, avec ce que j'ai observé. Comme ce savant n'a pas donné les dimensions des larves qu'il a décrites, il m'est assez difficile de comparer ses dessins aux miens. J'ai tout lieu de croire cependant que la coupe d'embryon représentée à la figure 70 *b* du mémoire de KLEINENBERG correspond à mon stade de $0^{\text{mm}},3$ dessiné à la figure 1 du présent travail. Dans cette figure 70 *b*, KLEINENBERG nous montre la cellule glandulaire du corps vitré appliquée contre la partie latéro-inférieure du ganglion cérébroïde, et dans la figure 72 *b*, cette cellule paraît englobée dans ce ganglion. C'est seulement plus tard que ces éléments glandulaires, dont le rôle est si important, pénètrent

dans les organes visuels; ils apparaîtraient ainsi avant l'ébauche oculaire elle-même et tôt après le ganglion cérébroïde.

Autant que j'en puis juger, les cellules glandulaires qui dérivent elles aussi de l'ectoderme, font partie, dès l'abord, de l'amas cellulaire représentant l'ébauche de l'organe visuel. Elles sont déjà renfermées dans cette ébauche chez des embryons de 0^{mm},3. A ce stade, toute la région céphalique est en pleine activité formatrice. L'espace compris entre le stomodœum et l'ectoderme est en grande partie rempli par des cellules ectodermiques dont les unes dessinent un amas latéral représentant le futur œil, les autres, un amas dorsal moins bien défini qui deviendra le ganglion cérébroïde (fig. 1 et 2). Il est probable que KLEINENBERG, dans son dessin 70 *b*, a considéré comme appartenant à l'ébauche du ganglion cérébroïde une masse cellulaire appartenant en réalité au futur organe visuel. N'ayant pu suivre les premiers stades du développement embryonnaire de l'Alciopé, je ne saurais dire si l'œil apparaît avant le ganglion cérébroïde ou s'il se développe après ce dernier, ainsi que le soutient KLEINENBERG. Dans les plus jeunes embryons que j'ai étudiés, l'ébauche oculaire était toujours mieux définie que celle du ganglion cérébroïde, de sorte que l'évolution de l'œil est, en tout cas, plus rapide si ce n'est plus précoce que celle du ganglion cérébroïde. Ceci s'explique par l'importance que prend l'organe visuel dans l'économie de ces Annélides; cet organe est le plus volumineux de toute la région céphalique et son rôle prépondérant permet de comprendre la précocité de son développement.

En résumé, l'œil se montre très tôt dans l'ontogénie des Alciopides. Il est formé par un petit amas de cellules ectodermiques tout d'abord assez mal délimité. Quelques-unes de ces cellules sont de nature glandulaire; elles persistent pendant toute la durée de l'évolution de l'œil, elles augmentent de volume et contribuent à donner naissance au corps vitré. Elles font déjà partie de la première ébauche de l'organe visuel. Chaque ébauche

oculaire ne renferme pas nécessairement une seule de ces cellules glandulaires, mais elle en possède souvent deux, peut-être même davantage. Ces cellules qui sont assez volumineuses ne servent pas, à elles seules, à produire les milieux dioptriques de l'œil. Il en est d'autres, moins importantes, que je signalerai en décrivant des coupes de larves plus âgées, et dont les produits de sécrétion se déversent aussi dans la cavité optique. Les cellules glandulaires se rencontrent fréquemment dans les organes des embryons d'Alciopes; j'en ai observé dans la région céphalique en dehors de l'œil, dans le tube digestif, à la base des bourgeons parapodiaux et à la région caudale en voie de bourgeonnement. Les caractères de la première ébauche oculaire étant connus, passons maintenant à la description du mode évolutif des différentes parties de l'œil : 1° la rétine; 2° le cristallin; 3° le corps vitré et les glandes oculaires.

I. RÉTINE

Dans les embryons de 0^{mm},3 la rétine comme telle n'existe pas encore. Les cellules qui constituent la masse de l'œil sont sphériques et assez clairsemées; elles entourent les éléments glandulaires et la cellule cristallinienne. Au stade suivant, correspondant à 0^{mm},5 de longueur, l'ébauche de l'œil est mieux accusée, elle s'est allongée et épaissie. Les cellules sont plus nombreuses, plus serrées que dans le stade précédent, mais sont encore réparties à peu près uniformément dans la masse de l'organe visuel. Elles ont cependant une tendance à s'allonger et leurs caractères de cellules rétinienne deviennent mieux marqués. Les éléments glandulaires, par suite de l'accroissement de l'œil en longueur, paraissent se reporter vers la partie postérieure et inférieure du globe oculaire, position qu'ils conserveront jusque dans l'individu adulte (fig. 3 *gl. o*). La figure 2 représente une coupe d'un embryon de 0^{mm},5, laquelle passe un peu

en avant des éléments glandulaires et montre par quel processus la cavité optique prend naissance. La cellule cristallinienne augmente de volume (fig. 2 *c*) et son noyau n'est plus constitué que par un amas de granulations mitosiques; le protoplasma de cette cellule se résorbe peu à peu et il se forme une cavité dans laquelle est renfermé l'amas granuleux nucléaire. A ce stade et surtout dans les suivants, les éléments de l'organe visuel subissent une sorte d'évolution centrifuge. Ils tendent à s'accumuler dans la partie périphérique de l'organe, s'allongent et prennent une disposition rayonnante. Par contre, quelques éléments centraux qui entourent la cellule cristallinienne participent aux modifications subies par cette dernière; leur protoplasma se résorbe et la cavité optique prend alors une plus grande extension (fig. 4 *c. o*).

La figure 4 reproduit une coupe d'une larve d'Alciope de 0^{mm},7, dans laquelle la séparation entre la rétine et les milieux dioptriques de l'œil est déjà marquée. La cavité optique occupe presque le centre du globe oculaire et renferme un cristallin granuleux appliqué contre la paroi rétinienne (fig. 4 *cr*). Cette dernière est continue, seulement sa partie externe correspondant à la cornée future est moins large que sa partie interne, qui deviendra plus tard la couche réceptrice des excitations lumineuses. Les cellules rétinienne se sont allongées en fibres radiaires dont les extrémités centrales bordent la cavité optique, mais cette transformation est plus accusée dans la portion réceptrice de la rétine que dans sa portion cornéenne. Le protoplasma de ces cellules est granuleux et les noyaux sont généralement devenus elliptiques. Ceux-ci sont d'ordinaire un peu rejetés vers l'extrémité périphérique de l'élément rétinien. C'est à ce stade de 0^{mm},7 que j'ai trouvé les premières traces de la future couche des bâtonnets. Ces derniers dessinent une fine dentelure le long du bord interne de la cavité optique; ils se produisent aux dépens de l'extrémité centrale des cellules rétinienne, dont ils ne constituent que des prolongements.

Dans un embryon d'Alciope de 1^{mm},8, le globe oculaire a passablement augmenté de volume. La cavité optique est devenue plus spacieuse et le cristallin la remplit beaucoup moins que dans les stades précédents. La paroi de l'œil est toujours continue, mais la portion cornéenne de la rétine s'est amincie, tandis que sa portion réceptrice s'est épaissie. Les cellules rétinienne continuent à s'allonger radiairement, du moins dans la portion réceptrice de l'œil, et les bâtonnets, que leurs extrémités centrales projettent dans la cavité optique, deviennent plus accusés (fig. 5 *ba*). Ces bâtonnets mesurent 4 μ de longueur et 2,5 μ de largeur. Ils sont limités au bord interne de la cavité optique, sont bien accolés les uns aux autres, mais ne sont pas encore devenus prismatiques sous la pression qu'ils exercent les uns sur les autres. Ces bâtonnets se distinguent déjà par leur plus grande réfringence de la cellule rétinienne dont ils dérivent.

Dans des embryons d'Alciope de 2^{mm},5, l'œil s'élargit davantage et la portion réceptrice de la paroi du globe oculaire se différencie toujours plus nettement de la portion cornéenne. La rétine proprement dite s'épaissit, ses éléments s'allongent et les bâtonnets qui terminent leur extrémité centrale mesurent 8 μ de longueur sur 3 μ de largeur en moyenne (fig. 8 *ba*). Ces bâtonnets deviennent prismatiques sous la pression réciproque qu'ils subissent, mais leur forme géométrique n'est pas encore aussi régulièrement accusée que dans l'individu adulte. Ils paraissent contenir un protoplasma transparent; leur paroi, relativement résistante, est hyaline et fixe un peu les réactifs colorants. La couche des bâtonnets ne s'étend pas, dans ce stade, tout le long du bord interne de la rétine; elle est en somme assez réduite. Ainsi, les corps récepteurs de la lumière ne se développent pas tous en même temps; ils apparaissent d'abord dans la région de la paroi rétinienne où les cellules ectodermiques de l'ébauche oculaire se sont le plus rapidement transformées en éléments visuels définitifs, puis se montrent

peu à peu sur toute la face interne de la rétine. Le pigment rétinien apparaît pour la première fois dans des larves de 2^{mm} à 2^{mm},5 de longueur, sous forme de fines granulations brunâtres naissant dans le protoplasma des éléments visuels. Ces granulations pigmentaires sont encore disséminées; elles ne se groupent que plus tard en une couche choroïdienne et sont localisées près de la base des bâtonnets.

A partir des larves de 2^{mm},5 à 3^{mm}, l'œil de l'Alciope présente déjà les différentes couches qu'il possèdera chez l'individu adulte. Il est donc inutile de suivre toutes les phases par lesquelles passe le globe oculaire avant d'atteindre son état définitif. Les modifications que la rétine subit jusqu'au moment où les jeunes Alciopides quittent le corps des Cydippes pour mener une vie indépendante sont plutôt secondaires, ainsi qu'on peut s'en assurer en comparant entre elles les figures 5, 8 et 9. La figure 9 représente une coupe de l'œil d'une larve d'Alciope âgée, pélagique. L'organe visuel a passablement augmenté de volume, il fait maintenant saillie sur les côtés de la région céphalique. La séparation entre la portion cornéenne et la portion rétinienne de la paroi oculaire s'est fortement accentuée, si bien que, sans l'étude des stades antérieurs, on hésiterait à leur attribuer une commune origine. La rétine proprement dite constitue les parties latérales et postérieure du globe oculaire. Les éléments rétiniens se sont encore allongés et les bâtonnets qui en forment l'extrémité centrale ont surtout bénéficié de cet allongement. Ainsi chacun de ces éléments paraît se décomposer en deux segments : l'un central, hyalin plus réfringent, le bâtonnet; l'autre, périphérique, cellulaire, que j'appellerai le *rétinoblaste*. Le point de séparation de ces deux segments est marqué par le dépôt pigmentaire qui représente une mince bande brun noirâtre s'étendant transversalement à mi-profondeur environ de la rétine (fig. 9 *pi*).

La couche des bâtonnets est complète dans ce stade, elle

décrit un demi-cercle autour des milieux dioptriques de l'œil. Elle atteint son maximum d'épaisseur le long du bord postérieur de la rétine, ce qui n'est plus le cas dans l'œil de l'adulte (fig. 9 *ba*). En coupant transversalement ces bâtonnets, on reconnaît qu'ils sont prismatiques et qu'ils figurent des prismes hexagonaux. Cette disposition permet de grouper, dans l'espace qui leur est réservé, le plus grand nombre de bâtonnets possible. Ces derniers ne montrent, chez ces larves âgées, aucun filament central; ils ne possèdent pas de noyaux à leur extrémité distale, ainsi que l'indique GRABER chez l'Alciope adulte. J'ai bien observé une fine couche coiffant l'extrémité libre des bâtonnets et renfermant des granulations qui se colorent vivement par le carmin, mais cette couche n'appartient pas à la rétine même. Elle dépend, comme nous le verrons plus loin, des milieux dioptriques de l'œil.

Il me reste à étudier la rétine de l'œil complètement développé et à l'interpréter d'après les données fournies par l'évolution embryogénique que je viens de retracer. L'organe visuel de l'Alciope adulte fait saillie sur les côtés de la tête de cette Annélide; il a la forme d'un ellipsoïde légèrement aplati selon son axe transversal. Sa cavité optique est remplie par les différents milieux dioptriques et la paroi qui limite cette cavité se divise en deux portions bien distinctes, la cornée et la rétine. Cette dernière, de beaucoup la plus importante (non seulement au point de vue fonctionnel, mais aussi en étendue), mesure, à son épaisseur maxima, $156\ \mu$ se décomposant comme suit : bâtonnets $56\ \mu$; couche pigmentaire $8\ \mu$; cellules rétiniennees $92\ \mu$. La bande pigmentaire (fig. 11 *pi*) — improprement appelée couche choroïdienne, car elle ne peut se comparer dans sa genèse à la choroïde de l'œil des Vertébrés — s'étend à travers toute la rétine jusqu'à la cornée. Elle a partout à peu près la même épaisseur et se montre formée par l'agglomération de granules foncés déterminant une couche plus compacte que dans

les stades précédents. Il n'existe donc pas, dans la rétine de l'Alciopé, de cellules pigmentaires; la couche de pigment est un simple dépôt granuleux produit par l'activité des éléments rétinien eux-mêmes. Ce dépôt masque la continuation existant entre les bâtonnets et les rétinoblastes, de sorte qu'on serait tenté d'attribuer à ces deux segments des éléments rétiniens, une individualité qu'ils ne possèdent pas réellement.

Dans son important travail intitulé : *Morphologische Untersuchungen über die Augen der freilebenden marinen Borstenwürmer*, 1880, GRABER a donné la description la plus complète que nous possédions de la structure histologique de l'œil des Alciopides adultes. Il s'est glissé dans ce travail des erreurs d'interprétation tenant en partie aux idées théoriques qui dirigeaient l'auteur dans ses recherches, en partie à l'absence de données embryologiques. Il est presque impossible de débrouiller la structure de l'œil de ces Annélides, si l'on ne prend comme fil conducteur le développement embryonnaire de cet organe. Dans la figure 1 qui accompagne son mémoire, GRABER nomme les éléments constituant la couche périphérique de la rétine « Retinale Ganglienzelle. » Cette expression ne me paraît pas heureuse, vu que les rétinoblastes ou éléments rétiniens n'ont pas les caractères de cellules ganglionnaires. GRABER s'est laissé séduire par l'analogie qu'il croyait exister entre l'œil des Alciopides et celui des Arthropodes. On a signalé dans l'organe visuel de ces derniers un ganglion rétinien en plus du ganglion optique, mais ces deux ganglions ne font pas partie de la rétine même, ils dépendent plutôt du cerveau. Chez les Alciopes, ces soi-disant cellules ganglionnaires constituent les seuls éléments rétiniens; elles ne dérivent pas du cerveau, mais bien de l'ébauche oculaire primitive, et c'est à leurs dépens que se différencient les bâtonnets. Les rétinoblastes n'ont rien de ganglionnaire, ils représentent des cellules sensorielles dont les caractères spéciaux sont dus à leur adaptation à des fonctions visuelles. Par leur extrémité péri-

phérique, ils se mettent en relation avec les fibres du nerf optique, fibres auxquelles ils transmettent les excitations recueillies par les bâtonnets. Ces rétino blastes sont plus allongés dans les parties internes et latérales de la rétine que dans les parties de cette membrane avoisinant la cornée; là, ces éléments sont moins serrés, leur nucléus est resté plus sphérique, et ils ne donnent généralement pas naissance à des bâtonnets.

A cette partie terminale de la membrane rétinienne, appartient un petit organe que les auteurs ont nommé corps ciliaire. Cette appellation est fautive; cet organe ne peut se comparer au corps ciliaire de l'œil des Vertébrés, il n'en a pas la structure et n'en remplit pas les fonctions. Cet organe se développe tard dans l'évolution embryonnaire; il se forme au point de séparation de la rétine et de la cornée. En cet endroit, la couche pigmentaire s'écarte de la fine couche granuleuse séparant les milieux dioptriques des bâtonnets; elle décrit un petit arc de cercle à concavité interne, et dans l'espace laissé libre apparaissent des corps étroits, un peu allongés, qui fixent légèrement les substances colorantes (fig. 11 *cc*). Ces soi-disant corps ciliaires ne sont pas toujours distribués par paires dans l'organe visuel des Alciopides, souvent il n'en existe qu'un par œil. Les fibres que renferment ces organes ne sont pas de nature musculaire, ce sont des prolongements des rétino blastes constituant cette région de la rétine et elles correspondent aux bâtonnets rétinien s. Pour bien juger de la nature de ces fibres, il faut s'adresser plutôt à des larves âgées qu'à des individus ayant atteint leur taille définitive. Il se constitue ainsi une petite rétine accessoire dont les bâtonnets n'ont pas une disposition aussi régulière que ceux de la grande rétine. Les bâtonnets de cette rétine sont peu serrés les uns contre les autres; aussi la forme de prismes hexagonaux est-elle moins accusée chez eux que chez les autres bâtonnets; ils ont à peu près la même largeur que ces derniers et sont séparés des rétino blastes par la même couche pigmentaire. Cette

rétinule a sa raison d'être au point de vue physiologique; elle sert à recueillir les rayons lumineux qui tombent trop obliquement sur la cornée pour pouvoir être réfractés sur la rétine proprement dite. Il ne faut pas oublier que l'œil de l'Alciope est fort peu mobile, malgré sa haute différenciation histologique.

Les rétino blasts sont, chez l'Alciope adulte, des éléments très allongés, puisqu'ils mesurent jusqu'à $92\ \mu$ de longueur sans compter ni la couche pigmentaire, ni les bâtonnets qui en dépendent cependant. Leur protoplasma est finement granuleux et se colore légèrement par le carmin. Leur nucléus est d'ordinaire très étiré, il atteint $32\ \mu$ de longueur et 4 à $6\ \mu$ de largeur; il est rejeté, le plus souvent, vers l'extrémité périphérique du rétino blaste, et renferme de nombreuses granulations absorbant fortement les matières colorantes. Les cellules sensorielles de la rétine montrent, comme dans les stades embryonnaires, une disposition radiaire par rapport à la cavité optique; elles sont serrées les unes contre les autres et deviennent un peu prismatiques sous cette pression réciproque. Dans l'individu adulte, la séparation entre la paroi du globe oculaire et la peau, est moins marquée que dans l'embryon, surtout dans la région de la cornée et dans les parties de la membrane rétinienne avoisinant celle-ci; cependant la fusion entre l'hypoderme et la paroi oculaire n'est jamais complète.

Les bâtonnets qui constituent la couche interne de la rétine ne s'étendent pas sur tout le pourtour de cette dernière, du moins dans la région équatoriale de l'œil. Ils décrivent une demi-circonférence environ autour des milieux dioptriques, abstraction faite des bâtonnets de la rétine ou soi-disant corps ciliaire, et atteignent leur plus grande longueur, soit $56\ \mu$, sur les parties latéro-dorsale et latéro-ventrale de la membrane rétinienne. Leur largeur est en moyenne de $6\ \mu$. En comparant ces chiffres à ceux que donne l'œil de jeunes larves, on voit que les bâtonnets s'accroissent beaucoup plus en longueur qu'en

largeur. Dans un embryon de 1^{mm},8, les bâtonnets n'atteignent encore que la quatorzième partie de leur longueur définitive (4 μ), alors qu'ils ont déjà plus du tiers de leur largeur complète (2,5 μ). Ils prennent en outre toujours plus d'extension par rapport aux rétino blastes durant l'évolution embryologique, et finissent par mesurer plus de la moitié de la longueur de ces derniers (56 μ contre 92 μ). La paroi de ces bâtonnets se colore assez faiblement par les réactifs usuels; elle est assez forte et compte 1 μ d'épaisseur. Elle est hyaline. Sur une coupe transversale, on aperçoit nettement la forme hexagonale des bâtonnets (fig. 12 *ba*) qui s'accuse du reste très tôt dans le développement embryonnaire.

GRABER distingue dans le bâtonnet rétinien de l'adulte une partie prismatique et une partie cylindrique qui sont traversées par une fibrille axiale. Sur toutes les séries de coupes que j'ai étudiées, j'ai toujours observé que les bâtonnets conservaient leur forme de prismes hexagonaux, de leur extrémité distale à leur extrémité proximale plongeant dans la bande pigmentaire. Quant au filament axial, je n'ai pu en constater l'existence ni sur des coupes transversales, ni sur des coupes longitudinales de bâtonnets; peut-être l'illusion d'un filament axial est-elle due à la différence d'indice de réfraction entre la partie centrale et la paroi résistante, hyaline du bâtonnet. Ce dernier, à de forts grossissements, paraît rempli par un protoplasma transparent, non granuleux. GRABER indique aussi la présence d'un noyau à l'extrémité distale des bâtonnets. En n'étudiant que des Alciopes adultes, on peut rester dans le doute à ce sujet, mais l'histoire du développement montre que les formations nucléaires de GRABER n'appartiennent pas aux éléments rétiniens eux-mêmes et qu'elles dépendent d'une couche dioptrique non mentionnée jusqu'à présent et que je décrirai plus tard. La figure 13 représente quelques bâtonnets s'enfonçant par leur extrémité proximale dans la bande de pigment et dont l'extrémité distale est coiffée

par la couche dioptrique la plus périphérique, que j'appellerai couche fibro-ponctuée. C'est cette dernière qui renferme les granulations mitosiques attribuées par GRABER aux bâtonnets. Autant que j'en puis juger, les bâtonnets ne sont pas limités à leur extrémité distale par une membrane les séparant de la couche fibro-ponctuée.

GRABER discute la question de savoir si la rétine des *Alciopes* doit être considérée comme formée par trois couches superposées de cellules (éléments sensoriels, pigment, bâtonnets), ou bien par une seule rangée de cellules épithéliales, laquelle se serait différenciée en les trois couches secondaires que montre la membrane rétinienne de l'adulte. Quoique cet auteur ait trouvé trois noyaux dans les éléments de la rétine, le premier correspondant à la cellule sensorielle, le second au pigment, le troisième aux bâtonnets, il penche plutôt pour la dernière alternative. Le doute n'est plus possible lorsqu'on se reporte aux différentes phases de l'évolution embryonnaire. La rétine dérive, dans son ensemble, d'une seule rangée de cellules ectodermiques. Celles-ci constituent d'abord une ébauche pleine, puis prennent une disposition radiaire au moment où se creuse la cavité optique.

Ainsi que je l'ai déjà décrit, la bande pigmentaire ne représente pas une couche cellulaire spéciale, elle résulte d'un simple dépôt de pigment s'accumulant vers l'extrémité centrale des rétinoblastes et se produisant aux dépens du protoplasme de ces éléments. Elle apparaît relativement tard (larves de 2^{mm}, 5) et c'est à tort que GRABER lui attribue des noyaux spéciaux. Elle forme comme une sorte de manchon autour du point de séparation des rétinoblastes et des bâtonnets. Ces derniers ne possèdent pas non plus de noyaux et prennent naissance aux dépens des rétinoblastes; en fait, ils en constituent l'extrémité centrale ou distale. Ils apparaissent seulement après que les cellules de l'ébauche oculaire se sont allongées radiairement, et sont pro-

duits par l'épaississement terminal de la paroi cellulaire des rétinoblastes. La naissance du bâtonnet est centrifuge, c'est-à-dire que l'allongement de celui-ci s'effectue par la base. Plus l'œil augmente de volume et se rapproche de son état définitif, plus aussi le bâtonnet empiète sur la cellule rétinienne et s'accroît en longueur. La presque totalité du protoplasme et le nucléus demeurent dans la partie sensorielle du rétinoblaste; je n'ai jamais observé la division de ce nucléus en trois fragments nucléaires, ainsi que cela devrait être d'après les vues de GRABER. Dans l'Alciope adulte, les bâtonnets paraissent former une couche plus ou moins indépendante; ils peuvent parfois se détacher des éléments rétiniens auxquels ils appartiennent, cependant ils ne présentent jamais la structure d'une cellule et leur dépendance vis-à-vis des rétinoblastes semble peu douteuse. Cette dépendance devient incontestable lorsque l'on complète l'étude de l'œil adulte par les données embryogéniques. Ainsi les trois couches de la rétine, cellules sensorielles, bande pigmentaire, bâtonnets, sont des différenciations d'une seule rangée de cellules ectodermiques, et la membrane rétinienne, malgré sa complexité histologique apparente, est d'une extrême simplicité de structure. C'est aussi l'opinion de CARRIÈRE¹.

Nous avons vu que la paroi oculaire est continue dans les tout jeunes stades et qu'elle se différenciait plus tard en une rétine et en une cornée. Il me reste à décrire comment se forme cette dernière. Dans les larves de 0^{mm},7, la cornée ne se distingue pas encore nettement de la rétine; elle est constituée par les mêmes éléments ectodermiques mais est seulement un peu moins épaisse que celle-ci. A un stade un peu plus avancé, 1^{mm}, la cornée s'est amincie (fig. 6 *cor*); ses cellules ne prennent pas une disposition radiaire comme celles de la rétine et leurs nucléus restent sphériques. L'épaisseur de la paroi cornéenne

¹ *Die Sehorgane der Thiere*, 1885.

est de $12\ \mu$. Chez un embryon de $1^{\text{mm}},8$ (fig. 5 *cor*), la cornée devient toujours plus mince, elle commence à s'accoler contre la couche hypodermique sus-jacente. A partir de ce stade, la cornée de l'œil comprend deux couches : l'une interne, la cornée oculaire, dépendant de l'organe visuel; l'autre externe, la cornée hypodermique, formée aux dépens de la peau et de son revêtement cuticulaire. Dans un embryon de $1^{\text{mm}},8$, chacune de ces deux couches mesurait $4\ \mu$ d'épaisseur. Les cellules de la cornée oculaire sont peu nombreuses et leurs noyaux sont petits. Chez les larves plus âgées, ces noyaux tendent à disparaître et la cornée oculaire est représentée par une mince couche protoplasmique transparente. C'est ainsi qu'elle se présente dans l'*Alciope* adulte. La cornée hypodermique plus épaisse renferme encore quelques pâles noyaux; elle est recouverte d'une cuticule. Elle se soulève parfois en dentelures (fig. 11 *cor*) qui ne peuvent être attribuées à des accidents de préparation. Elles sont de forme régulière et sont plutôt localisées à la périphérie de la région cornéenne. Je les ai rencontrées chez plusieurs *Alciopiens*. Peut-être ces protubérances de la cornée hypodermique facilitent-elles la réfraction et la pénétration des rayons lumineux dans le globe oculaire.

GRABER, dans la figure 1 de son mémoire, indique la cornée de l'*Alciope contrainii* par une couche cellulaire qu'il appelle hypoderme. D'après son dessin, la paroi oculaire serait discontinue dans la région équatoriale de l'œil et enchâsserait une rangée de cellules hypodermiques représentant la cornée. CARRIÈRE au contraire, soutient¹ que la vésicule optique est continue et que la cornée de l'adulte a une double origine. L'histoire du développement montre qu'il en est ainsi. La paroi oculaire est continue aussi bien dans l'individu adulte que dans la larve et la cornée, au lieu de comprendre une seule rangée de cellules,

¹ *Op. cit.*

se décompose, comme je l'ai fait voir, en deux couches : l'une profonde, oculaire ; l'autre superficielle, hypodermique. Dans son ensemble la cornée mesure $28\ \mu$.

Pour fixer les idées, je résumerai rapidement les phases essentielles du développement de la rétine. L'œil n'est tout d'abord qu'un petit amas de cellules ectodermiques. Dans les stades de $0^{\text{mm}},5$ à $0^{\text{mm}},7$ de longueur, se creuse la cavité optique et se constitue la paroi oculaire. Celle-ci ne tarde pas à se différencier en un segment plus grand, la rétine, et en un segment plus petit, la cornée (larves de $0^{\text{mm}},7$ à 1^{mm}). Les rétinoblastes s'allongent radiairement et se divisent en deux segments : l'un central, le bâtonnet ; l'autre périphérique, la cellule sensorielle proprement dite (stade $0^{\text{mm}},7$). Au point de séparation de ces deux segments se dépose une mince bande pigmentaire (larves de 2^{mm} à $2^{\text{mm}},5$). La cornée de l'adulte se décompose en deux couches : l'une, oculaire, continue avec la rétine surtout visible dans la période larvaire ; l'autre, hypodermique, dérivant de la peau et ne faisant pas, en somme, partie intégrante du globe oculaire. Elle y est accolée sans pour cela se fusionner avec lui. Le soi-disant corps ciliaire des auteurs n'est qu'une petite rétine accessoire ou rétinule.

KLEINENBERG, dans son grand mémoire déjà cité, passe rapidement sur l'évolution embryonnaire des différentes parties de l'œil des Alciopides. Il cite cependant certains faits qui sont en contradiction avec mes observations et que je dois relever. Selon lui, le pigment apparaît sous forme d'une tache qui fait légèrement saillie dans la cavité optique et s'étale peu à peu sur le bord central de la rétine. Presque en même temps que le pigment, se développent les bâtonnets prismatiques qui percent la tache pigmentaire. Comme je l'ai fait voir, les bâtonnets apparaissent avant le pigment puisqu'ils sont déjà visibles chez les larves de $0^{\text{mm}},7$, tandis que le pigment commence à se montrer au plus tôt chez des larves de $1^{\text{mm}},8$. Ce dernier ne des-

sine pas une tache faisant saillie dans la cavité optique, mais se présente sous forme de granulations prenant naissance dans les rétinoblastes eux-mêmes et dont le nombre augmente rapidement. KLEINENBERG admet aussi que l'œil se soude, tôt après sa formation, avec le ganglion cérébroïde et que quelques cellules de l'ébauche oculaire viennent même pénétrer dans ce ganglion. Dans les différents stades que j'ai étudiés, je n'ai rien observé de semblable. Une fois l'ébauche oculaire dessinée par un amas de cellules ectodermiques, il ne se produit entre elles et l'ébauche ganglionnaire aucune fusion. Ces deux ébauches évoluent parallèlement mais indépendamment l'une de l'autre et il n'y a pas émigration de cellules oculaires dans le ganglion céphalique. Le manque de précision dans les contours de l'ébauche de l'œil permet de comprendre d'après KLEINENBERG comment les éléments glandulaires pénètrent dans l'organe visuel. J'ai montré, au commencement de ce travail, que chez des larves de 0^{mm},3, l'ébauche oculaire, quoique encore pleine, était assez bien définie et qu'elle renfermait déjà les éléments glandulaires. En outre je n'ai jamais vu de rétinoblastes se transformer en cellules ganglionnaires.

II. CRISTALLIN

Le cristallin apparaît très tôt dans l'évolution embryonnaire. Il se rencontre déjà dans l'ébauche oculaire de larves mesurant 0^{mm},3 de longueur, et se présente sous forme d'une cellule que j'ai décrite sous le nom de cellule cristallinienne. Celle-ci est située près du bord externe de l'organe visuel; son nucleus subit une dégénérescence granuleuse et de ce noyau partent de fins filaments protoplasmiques rayonnants qui aboutissent à la membrane cellulaire (fig. 1 et 2 c). Cette dernière paraît se résorber et le noyau cristallinien se trouve ainsi enfermé dans une petite cavité qui est le point de départ de la cavité optique.

Celle-ci devenant plus spacieuse, le cristallin lui aussi augmente de volume et tend à prendre une forme sphérique. Dans la figure 4, il remplit la partie centrale de la cavité optique et s'appuie contre la paroi rétinienne (fig. 4 *cr*). Il montre déjà des granulations qui absorbent fortement le carmin; elles prennent une coloration foncée et se détachent avec netteté sur le fond clair du cristallin.

La structure de cet organe est difficile à déterminer, car le noyau cristallinien primitif s'accroît par dépôt à sa surface de granulations fournies par certaines cellules limitant la cavité optique (fig. 2 et 6). Dans la figure 6 se voit par exemple une cellule glandulaire englobée dans la paroi rétinienne et dont le noyau dégénéré donne naissance à des granules mitosiques. Ces dernières se déversent dans la cavité optique et viennent s'accoler au cristallin. Celui-ci doit encore s'accroître par absorption du protoplasma de quelques éléments centraux gravitant autour de la cellule cristallinienne et par absorption des produits de sécrétion de certaines cellules glandulaires (fig. 6). Le cristallin serait donc constitué par une trame protoplasmique nucléaire et cellulaire dans laquelle sont englobés de nombreuses fines granulations et des granules mitosiques plus volumineux et foncés.

Dans une larve de 1^{mm}, cette trame est réticulée et les parois de ces réticules sont granuleuses (fig. 6 *cr*). A ce stade, le cristallin n'est pas complètement sphérique, son diamètre varie de 24 à 27 μ . Il occupe presque toute la cavité optique, les milieux dioptriques de l'œil étant encore très rudimentaires. Chez les larves de 1^{mm},8, le cristallin est globuleux et mesure 36 μ en diamètre. Par suite de l'accroissement de l'œil en profondeur, il paraît rejeté vers le bord externe ou cornéen de l'organe visuel, bord contre lequel il tend à s'accoler (fig. 5 *cr*). Il se charge toujours plus de ces granules mitosiques foncés, lesquels sont répartis plutôt à la périphérie qu'à la partie centrale de cet organe. Ces granules examinés avec l'appareil à polarisation,

brillent d'un léger éclat lorsque les prismes sont croisés, ils jouissent donc de la propriété de polariser la lumière, propriété que ne possèdent pas les granulations nucléaires des rétinoblastes. A un stade larvaire plus âgé ($2^{\text{mm}},5$), le cristallin atteint $41\ \mu$ en diamètre. La partie la plus primitive de cet organe, c'est-à-dire son noyau central, se distingue de la couche périphérique par une teinte plus grisâtre et par une plus grande densité. Cette opposition s'accroît dans les stades plus âgés et se retrouve souvent jusque dans l'adulte. Les granules mitotiques sont toujours abondants. Ils remplissent presque toute la masse du cristallin et ne disparaissent de cet organe que relativement tard. On ne les retrouve plus dans l'œil complètement développé. Ils sont donc résorbés pendant les dernières phases de l'évolution embryonnaire et constituent sans doute des matériaux de réserve qui sont utilisés pour la croissance ultime du cristallin.

Dans l'Alciope adulte, cet organe fait généralement saillie à la face externe du globe oculaire, il est volumineux et mesure $300\ \mu$ en diamètre, soit $0^{\text{mm}},3$. Il va sans dire que ce chiffre n'a rien d'absolu, il a été pris sur la même série de coupes qui m'a déjà fourni les mesures relatives à la rétine, à la cornée, et qui me servira plus loin à fixer les dimensions des différents milieux dioptriques. Tous ces chiffres sont donc comparables entre eux puisqu'ils se rapportent au même individu. Le cristallin de l'œil adulte est tantôt simple, tantôt complexe et se décompose alors en couches concentriques. Il se colore par le carmin du moins dans sa partie périphérique; la partie centrale demeure incolore. A de forts grossissements, on peut encore reconnaître la structure finement granuleuse du cristallin embryonnaire; cette structure est surtout visible à la périphérie de l'organe.

D'après ce qui précède, le cristallin des Alciopes a un mode de formation tout spécial. Il ne dérive pas d'une invagination

ectodermique comme celui des Vertébrés; il n'est pas constitué par une agglomération de cellules comme celui de certains Lamellibranches (Peignes, Onchidies), et n'est pas un simple produit d'excrétion comme celui des Céphalopodes, enfin il n'est pas cuticulaire comme celui des Arachnides. Il tire son origine d'une cellule dont le nucléus devient finement granuleux. Il s'accroît par l'apport de granulations nucléaires nouvelles fournies par quelques éléments en voie de dégénérescence, et aussi par l'apport de granules mitosiques plus volumineux dérivant du noyau d'éléments glandulaires disséminés dans la paroi oculaire et déversant leurs produits dans la cavité optique. L'apparition de ce cristallin est très précoce puisque cet organe existe avant le développement des bâtonnets et des milieux dioptriques. KLEINENBERG décrit comme suit la formation du cristallin chez l'Alciope : « Zur selben Zeit wird inmitten der etwas erweiterten centralen Höhe der Augenblase ein rundliches Körniges Konkrement ausgeschieden — die Linse —. » Je viens de montrer que le processus évolutif du cristallin est plus complexe et que cet organe n'est pas une simple concrétion.

III. LE CORPS VITRÉ ET LES GLANDES OCULAIRES

La nature des milieux dioptriques de l'œil des Alciopiens ne se comprend guère sans le secours des données embryogéniques. CARRIÈRE admet, mais à tort, que la vésicule optique est simplement remplie de liquide. GRABER dans la figure 1 de son mémoire, représente le corps vitré sous forme d'une couche à petits noyaux cellulaires qu'il considère comme un « oculares integument epithel. » Cette disposition est plutôt rare, le corps vitré étant généralement constitué par une trame réticulée, granuleuse, se colorant très peu par le carmin et ne montrant plus de petits nucléi. La première disposition tendrait à prouver que les milieux dioptriques sont d'origine cellulaire, mais la

seconde disposition, qui est la plus fréquente, ne parle pas en faveur de cette interprétation.

Pour connaître la véritable nature du corps vitré, il faut le suivre dans son évolution embryonnaire. KLEINENBERG a le premier fait ressortir le rôle prépondérant que jouent des éléments glandulaires dans l'élaboration des milieux dioptriques ; il les a appelés, à cause de leur fonction, glandes du corps vitré. Il en admet une par organe visuel. J'ai déjà parlé de ces cellules glandulaires en décrivant les caractères de l'ébauche oculaire primitive. Dans le plus jeune stade que j'ai observé, 0^{mm},3, ces cellules sont parfaitement visibles et sont au nombre de deux par œil (fig. 1 *gl. o*). Elles sont englobées dans la masse des éléments rétiniens et sont plutôt situées dans la partie postérieure de l'organe visuel. Plus ce dernier augmente de volume, plus les éléments glandulaires sont refoulés en arrière (fig. 3 *gl. o*) et ils finissent par s'appliquer contre le bord postéro-ventral de l'œil (fig. 4 *gl. o*). La figure 14 est très instructive, elle représente une coupe d'un embryon de 1^{mm},4 montrant la glande oculaire déjà nettement séparée de la masse des cellules rétiniennes. Cette glande n'est pas unicellulaire ainsi que le prétend KLEINENBERG, mais elle renferme, outre la cellule glandulaire centrale, d'autres cellules dont le nucléus est beaucoup plus petit. Ces dernières ne sont pas glanduleuses il est vrai, cependant elles n'en contribuent pas moins à former, en s'y résolvant, la masse protoplasmique de la glande oculaire ; leur noyau subit une dégénérescence granuleuse et se dissout dans le protoplasma de la glande. Le nucléus principal de celle-ci, celui qui correspond à l'élément glandulaire primitif mesure dans ce stade 16 μ de diamètre, il renferme un gros nucléole fortement coloré par le carmin.

La nature pluricellulaire de la glande oculaire peut s'observer non seulement dans certaines phases de l'évolution embryologique (fig. 14 et 10 *gl. o*), mais encore jusque dans l'adulte. La

figure 18 reproduisant une coupe de l'œil d'un *Asterope candida* ne laisse aucun doute à cet égard; la glande possède outre le gros nucléus glandulaire qui ne fait du reste jamais défaut, quelques petits nucléi disséminés dans sa masse. Ce cas est l'exception, car d'ordinaire tous ces nucléi secondaires sont résorbés durant le développement de l'embryon. La figure 10 tirée d'une larve avancée montre, englobées dans la même glande, les deux éléments glandulaires dont j'ai déjà mentionné l'existence dans l'ébauche primitive de l'œil. Le plus petit des deux persiste un certain temps puis se résoud généralement dans le protoplasma de la glande oculaire. Chez l'adulte, cette dernière peut être presque aussi volumineuse que le cristallin. Comme on peut le voir figure 16 (*gl. o*), elle fait partie intégrante de l'organe visuel, car la membrane qui limite le bord périphérique de la rétine revêt aussi la glande oculaire; il existe cependant une ligne de démarcation assez nette entre elle et la paroi rétinienne.

Cette glande a la forme d'un ellipsoïde irrégulier dont l'axe transversal mesure 300 μ , l'axe vertical 200 μ et l'axe longitudinal 180 μ . Le nucléus glandulaire qu'elle renferme est à peu près sphérique et son diamètre varie de 60 à 68 μ . Il contient un protoplasma granuleux au sein duquel un gros nucléole est tenu en suspension. Contre la membrane limitant le nucléus, sont appliqués des granules fixant fortement les matières colorantes. Le protoplasma de la glande se colore par le carmin, il paraît plus dense dans la partie périphérique de celle-ci qu'autour du noyau central (fig. 15 et 16), il est aussi riche en fines granulations. C'est cet organe glandulaire dépendant de l'œil que GREEF a décrit comme une vésicule auditive. Il n'en a guère les caractères; il fait corps avec le globe oculaire, il ne reçoit pas de rameaux nerveux, les parois de cette pseudovésicule ne sont pas tapissées par une couche de cellules épithéliales.

Si les fonctions sécrétoires de cet organe semblent inexplica-

bles et problématiques dans l'Alciope adulte, elles ressortent par contre avec toute l'évidence possible pendant le développement embryonnaire. La figure 10 montre la glande oculaire s'ouvrant par un court canal dans la cavité optique et déversant dans cette dernière une partie de son contenu granuleux. Ces rapports entre la glande et la cavité optique s'observent dans plusieurs stades larvaires, surtout à partir des embryons de 1^{mm},4 de longueur. KLEINENBERG donne, dans la figure 77 de son mémoire, un dessin indiquant aussi ces rapports; il fait partir le canal déverseur non de la glande même, mais des parois du nucléus central. Il n'y aurait ainsi que le contenu du noyau qui puisse pénétrer dans la cavité optique. Cette disposition est inexacte, car c'est la glande et non son nucléus qui communique avec la cavité optique et lui fournit les éléments du corps vitré.

Il m'a paru intéressant de chercher si les rapports de la glande oculaire avec les milieux dioptriques n'étaient que transitoires ou s'ils se conservaient jusque dans l'adulte. En étudiant attentivement mes séries de coupes, j'ai constaté que, dans l'œil complètement développé, les relations entre la glande et le corps vitré subsistent encore. J'ai trouvé un court canal de communication dont le trajet est indiqué dans les trois coupes de la figure 17. Ce canal se dirige d'avant en arrière, il est à peu près horizontal. Il prend naissance, comme l'indique la coupe I (fig. 17 *a*), dans le protoplasma de la glande oculaire et son point d'origine est indiqué par un dépôt pigmentaire. Il s'accole bientôt contre la bande pigmentaire de la rétine, ainsi que le montre la coupe II (fig. 17 *b*), puis, après avoir traversé la paroi rétinienne, vient s'ouvrir dans la partie de la cavité optique remplie par le corps vitré. Cet orifice est marqué dans la coupe III en *ca*, *g* (fig. 17 *c*). J'ai retrouvé sur plusieurs séries de coupes d'Alciope l'existence de ce canal de communication, et je crois que son absence est plutôt l'exception. La glande oculaire fournit-elle jusque dans l'adulte de nouveaux éléments

au corps vitré? cela est très plausible. Il serait difficile d'expliquer autrement la permanence du canal de communication entre cet organe et la cavité optique. De plus, la croissance de cette glande est continue à travers toute la série larvaire, et le volume qu'elle atteint dans l'individu adulte est la preuve qu'elle y remplit encore un rôle fonctionnel. Or cette fonction ne peut être qu'excrétoire et doit correspondre à celle que manifeste cette glande pendant la période embryonnaire.

Chez un Alciope adulte, j'ai observé la disposition représentée à la figure 15. En avant du point d'origine du canal que je viens de décrire, la glande oculaire envoie un prolongement tubuleux qui s'étend entre la bande pigmentaire et la couche hypodermique revêtant la face externe de l'œil (fig. 15 *p*, *gl*). La région de l'organe visuel à laquelle aboutit ce prolongement tubuleux fait encore partie de la rétine, ainsi que l'indique la bande de pigment qui la traverse. Les cellules qu'elle renferme ne se sont pas transformées en rétinoblastes proprement dits, mais ont conservé leur caractère ectodermique primitif. Elles sont accumulées là en grand nombre, et une partie d'entre elles se résorbent pendant l'évolution embryogénique. Peut-être ce processus de résorption se continue-t-il dans l'adulte, de sorte que quelques-unes de ces cellules rétinienne serviraient à alimenter la glande oculaire. Cette hypothèse paraît au premier abord inadmissible, elle a cependant pour elle un fait que j'ai déjà signalé : l'absorption de cellules rétinienne par cette glande dans certains stades du processus évolutif de l'œil (fig. 14).

GREEF, pensant que la glande oculaire était une vésicule auditive, a décrit un rameau nerveux partant du collier péri-œsophagien et venant se ramifier dans l'organe auditif. Pour KLEINENBERG, ce rameau n'existe pas, il n'est qu'un simple accident de préparation. J'ai retrouvé dans mes coupes le rameau signalé par GREEF; il n'est pas accidentel, mais n'a pas la signification que cet auteur lui attribue. Il n'est pas nerveux et ne part pas

du collier périœsophagien. Il représente un faisceau de fibres musculaires disposé transversalement. Près du globe oculaire, ce faisceau se bifurque; une de ses branches s'insère sur le bord antérieur de la glande, l'autre passe un peu en avant de celle-ci et prend son point d'insertion sur la face ventrale de l'œil et sur la peau. Les deux faisceaux droit et gauche se rejoignent sur la ligne médiane du corps et forment ainsi un ruban musculaire continu. Il peut encore exister, outre le faisceau en question, une lame conjonctive parsemée de noyaux qui part de la gaine pharyngienne et aboutit à la glande oculaire. Étant donné son point d'insertion à la région ventrale de l'œil, le ruban musculaire ne pourra produire par sa contraction des mouvements d'une bien grande amplitude. Il déterminera une légère oscillation du globe oculaire par rapport à l'axe vertical et lui imprimera sans doute, en même temps, un faible déplacement rotatoire, car ce ruban a une disposition un peu oblique relativement à l'œil. Ce dernier n'est pas libre dans une cavité orbitaire comme l'organe visuel des Vertébrés; son segment cornéen est accolé à l'hypoderme. Pour éviter toute traction sur cette cornée, il est donc nécessaire que la couche hypodermique participe aux mouvements possibles du globe oculaire. Ceci explique pourquoi les fibres du faisceau contractile s'insèrent les unes sur la paroi de l'œil, les autres sur la peau.

Pour terminer la description des organes producteurs des milieux dioptriques, je dois encore mentionner la présence de cellules glandulaires intercalées entre les rétinoblastes et déversant aussi leurs produits dans la cavité optique. Elles n'ont pas, il va sans dire, la même importance que la glande oculaire, mais elles n'en jouent pas moins un rôle actif dans l'élaboration du corps vitré et de la couche fibro-ponctuée. Leur rôle est du reste transitoire; on ne retrouve ces éléments que pendant l'évolution embryologique. J'ai déjà décrit dans un embryon de 1^{mm} une de ces cellules contribuant au développement du cristallin

(fig. 6). Chez des larves plus âgées, 1^{mm},5 (fig. 7) et 1^{mm},8 (fig. 5), j'ai trouvé ces éléments glandulaires en relation soit avec le corps vitré (fig. 7 *ce, g*), soit avec la couche fibro-ponctuée (fig. 5 *ce, g*). Ces éléments se distinguent des rétino blasts par leur plus grand volume, par leur forme sphéroïdale, par leur protoplasma finement ponctué ne s'imprégnant pas des réactifs colorants, et par leur nucleus qui a généralement subi une dégénérescence granuleuse. Ils sont distribués le long du bord central de la rétine et, lorsqu'ils entrent dans leur période d'activité, s'ouvrent dans la cavité optique.

Le milieu dioptrique de l'œil n'est pas seulement formé par le corps vitré, ainsi qu'on l'admet jusqu'à présent. Il se décompose en deux couches : l'une, centrale, entourant le cristallin et constituant le corps vitré proprement dit ; l'autre, plus externe, en contact avec la rangée des bâtonnets, et à laquelle je donnerai le nom de fibro-ponctuée. Ces deux couches sont séparées l'une de l'autre par une membrane qui n'a pas de structure propre, celle-ci représente le bord périphérique plus dense du corps vitré et se colore assez bien par le carmin. Elles ne sont pas seulement visibles dans l'adulte et leur différenciation se montre déjà dans les jeunes stades embryonnaires. Je les décrirai séparément. Le corps vitré, dont j'ai décrit plus haut la formation aux dépens de la glande oculaire et d'éléments glandulaires accessoires, apparaît dans les larves de 1^{mm} à 1^{mm},4 de longueur. Il remplit une grande partie de la cavité optique et enveloppe le cristallin. Il fait plus ou moins corps avec ce dernier et cependant sa membrane périphérique, qui le sépare de la couche fibro ponctuée, est déjà dessinée. Cette disposition se voit fort bien chez les larves de 1^{mm},8 (fig. 5 *co, v*) à 2^{mm},5 (fig. 7 *co, v*). A ces stades, le corps vitré est constitué par un léger réticulum à mailles irrégulières et finement granuleuses. Ainsi, dès sa première apparition, on reconnaît dans ce milieu dioptrique un produit de sécrétion. Il ne présente jamais, dans l'embryon, une structure cellulaire.

Le corps vitré augmente de volume dans les stades suivants et en même temps se démarque mieux du cristallin. Sa texture réticulée à mailles granuleuses s'accuse davantage. Chez l'Alcïope adulte, il forme une zone hémisphérique englobant le cristallin et reposant sur la rétine même dans la région où celle-ci se délimite de la cornée (fig. 11 *co, v*). Cette zone mesure en moyenne 160 μ ; elle se colore d'un rose pâle par le carmin, seuls son bord cristallin et son bord périphérique prennent une coloration plus vive sous l'influence de ce réactif. Examinés à un fort grossissement, ces bords se résolvent en amas de fines granulations identiques à celles qui sont disséminées dans le réticulum du corps vitré. Si ce dernier fixe peu les matières colorantes ordinaires, par contre il est facilement imprégné par les sels métalliques, et surtout par le chlorure d'or. J'ai obtenu à l'aide de ce réactif des préparations dans lesquelles toutes les couches dioptriques ou rétinienne de l'œil sont teintées de nuances différentes, mais ce sont les milieux dioptriques qui bénéficient le mieux de cette méthode de coloration. Sous l'imprégnation métallique, le réticulum du corps vitré ressort avec la plus grande netteté.

Comme je l'ai indiqué, le corps vitré peut revêtir deux aspects différents, dont l'un le plus fréquent, est dessiné à la figure 11, et dont l'autre, plus rare, est reproduit dans la figure 19 (*co, v*). J'appellerai les corps vitrés du premier type *corps vitrés réticulés*, et je désignerai ceux du second type sous le nom de *corps vitrés vésiculeux*. Ces derniers se distinguent en ce que le réticulum est très peu visible et en ce que toute la masse de cette couche dioptrique est remplie par de petits corps sphériques se colorant par le carmin. Ces corps n'ont pas les caractères de noyaux proprement dits; ils sont de nature mitosique. GRABER les décrit comme de vrais nucléi et fait de la couche qui les renferme un « oculares integument epithel. » Cette forme vésiculeuse du corps vitré n'appartient pas à une seule espèce des

Alciopides, elle se rencontre aussi bien dans le genre *Alciope* que dans le genre *Asterope*, et doit tenir à une légère variation dans le processus évolutif de cette couche dioptrique. Je n'ai pu en suivre le développement, ne l'ayant trouvée que dans une larve déjà avancée. Tous les jeunes embryons que j'ai recueillis possédaient un corps vitré réticuleux. Il est probable que les premières phases évolutives sont identiques dans les deux types de corps vitré. Les différences qui les séparent ne sont pas aussi prononcées qu'on pourrait le croire tout d'abord, car en étudiant attentivement la forme vésiculeuse on voit qu'elle est aussi constituée par une trame réticulée, mais peu apparente. Dans cette trame, les fines granulations du type ordinaire sont seulement remplacées par de plus volumineuses vésicules mitosiques. Ces dernières prennent sans doute naissance dans les cellules glandulaires de la même manière que les granules mitosiques servant à l'accroissement du cristallin.

En résumé, le corps vitré de l'œil des Alciopides n'est pas cellulaire et ne représente pas une couche cellulaire modifiée. C'est un produit de l'activité glandulaire. La masse plasmique déversée par les glandes dans la cavité optique montre une structure réticulée lorsqu'elle a été fixée par les réactifs. Cette trame réticulée renferme généralement de fines granulations, mais elle peut aussi presque disparaître sous l'accumulation de vésicules mitosiques relativement volumineuses (corps vitré vésiculeux). La glande oculaire comprend une cellule centrale à gros noyau correspondant à l'élément glandulaire ectodermique déjà contenu dans l'ébauche primordiale de l'œil et quelques rétinoblastes qui sont englobés dans sa masse chez les jeunes larves et sont à peu près absorbés pendant le développement embryonnaire. Parfois cette absorption n'est pas complète, et la glande demeure polynuclée jusque chez l'individu adulte (fig. 18 *gl, o*). Lorsqu'il existe deux éléments glandulaires dans l'ébauche primordiale de l'œil, l'un d'eux se résorbe par la suite;

il peut persister assez longtemps et s'observer même dans les larves âgées (fig. 10 *gl, o*). La glande oculaire occupe la région ventrale et postérieure de l'organe visuel. Pendant toute la vie de l'Alciope, elle reste en communication avec la cavité optique par un court canal.

Comme nous l'avons vu, le corps vitré ne remplit pas avec le cristallin toute la cavité optique. Il est encore entouré par la couche fibro-ponctuée qui constitue la zone la plus périphérique des milieux dioptriques et s'appuie sur la rangée des bâtonnets. Cette couche est à peu près hémisphérique et se moule sur le corps vitré. Elle apparaît presque en même temps que ce dernier, c'est-à-dire qu'elle est déjà visible chez des larves de 1^{mm},4. Elle doit son origine à l'activité de cellules glandulaires distribuées le long du bord central de la rétine. La figure 5, tirée d'un embryon de 1^{mm},8, montre deux de ces cellules en relation avec l'ébauche de la couche fibro-ponctuée. Cette dernière est caractérisée, à ce stade, par des tractus granuleux s'étendant radiairement dans l'espace compris entre le corps vitré et les bâtonnets rétinien (fig. 5, 7, 8 *c, f, p*). Plus tard, le nombre de ces tractus augmente, leur disposition rayonnante devient moins nette et ces tractus finissent par constituer un laseis de fibres arborescentes dans l'épaisseur desquelles sont disposées des granulations mitosiques.

Dans l'Alciope adulte, la couche fibro-ponctuée atteint 64 μ d'épaisseur. Elle se colore légèrement par le carmin, d'une manière plus intense par l'hématoxyline, mais sa structure fibreuse s'accuse surtout bien après imprégnation par le chlorure d'or. Il est étonnant que cette couche ait été confondue avec le corps vitré, dont elle est cependant séparée par un fin bord granuleux appartenant à ce dernier. La figure 11 montre la position réciproque et la différence de structure de ces deux milieux dioptriques (fig. 11 *c, f, p*). Dans la figure 13, j'ai représenté une portion de la couche fibro-ponctuée plus fortement grossie.

Le bord de celle-ci adjacent à la rétine est finement granuleux et repose sur l'extrémité distale des bâtonnets rétinien. C'est de ce bord que partent les tractus fibreux à la base desquels ou entre lesquels se voient de petits amas de granulations figurant des pseudo-noyaux. Parfois, entre ces tractus sont englobées des vésicules mitosiques semblables à celles qui constituent le corps vitré vésiculeux. Ce sont ces petits corps granuleux ou ces vésicules mitosiques que GRABER a considérés comme des noyaux appartenant aux bâtonnets. Ils en sont indépendants, ainsi qu'on peut s'en assurer en suivant leur genèse dans les différents stades larvaires.

Si nous jetons un coup d'œil d'ensemble sur les milieux dioptriques, nous reconnaitrons sans peine une même structure fondamentale dans le corps vitré et dans la couche fibro-ponctuée. Sous l'influence des réactifs fixateurs, la masse plasmique qui constitue ces deux milieux se décompose en une trame fibreuse formant : 1° dans le corps vitré un réseau à mailles délicates, serrées; 2° dans la couche fibro-ponctuée un lassis de fibres rayonnantes et arborescentes. Cette trame est toujours parsemée de nombreuses granulations mitosiques tantôt fines, tantôt revêtant l'aspect de pseudo-noyaux. Cette communauté de structure s'explique par une communauté d'origine, les milieux dioptriques de l'organe visuel des Alciopides étant pour ainsi dire des tissus d'excrétion. Ils sont le résultat d'une activité glandulaire, le plasma de ces glandes se déversant dans la cavité optique avec les granulations nucléaires qu'il contient pour s'organiser en milieux réfringents. Il en est de même du cristallin, avec cette différence toutefois que cet organe a comme point de départ une cellule dans l'orbite évolutive de laquelle quelques autres cellules sont entraînées. Mais une fois l'ébauche du cristallin formée, ce dernier s'accroît, ainsi que les autres milieux dioptriques, par apport de matériaux dérivant d'éléments glandulaires.

D'après ce qui précède, je ne puis souscrire à l'opinion suivante de GRABER : « Das, was man Glaskörper nennt, ist also hier (Alciopiden) sogut wie beim Tracheatenstemma unzweifelhaft eine zellig differenzirte oder organisirte Substanzlage. » Chez les Arachnides, on a décrit sous le nom de corps vitré une couche de cellules coiffant le bord interne du cristallin cuticulaire et appartenant à l'hypoderme. Ce corps vitré n'est pas l'homologue de celui des Alciopides, puisque l'hypoderme ne fait pas partie intégrante de l'œil de ces Annélides et que les milieux dioptriques si développés chez ces Vers sont un simple produit d'excrétion.

Chez les Mollusques, en particulier chez les Céphalopodes et les Gastéropodes, une couche gélatineuse, transparente s'étend entre la rétine et le cristallin. Elle n'est pas de nature cellulaire et correspond par sa position au corps vitré de l'Alciope. Est-elle réellement l'homologue de celui-ci ? Cela est impossible à dire dans l'état actuel de nos connaissances. On ne possède pas de données suffisantes sur le mode de développement de cette couche gélatineuse ; on ne sait si elle constitue un simple transsudat ou si elle a une autre origine ; la première hypothèse est la plus probable. Quoi qu'il en soit, on n'a pas signalé jusqu'ici, dans l'œil des Mollusques, la présence de glandes oculaires semblables à celles qui caractérisent l'organe visuel des Alciopes. En outre, le corps vitré de ces Annélides atteint un plus haut degré de différenciation que celui des Mollusques puisque sous l'action des réactifs fixateurs il se décompose en un réseau plasmique fibrillaire et finement granuleux ; il ne représente pas un simple transsudat.

Le corps vitré de l'œil des Vertébrés n'a pas une origine glandulaire, il se forme par un autre processus évolutif que le milieu dioptrique correspondant des Alciopes. Il dérive de cellules mésodermiques et de matériaux fournis par les vaisseaux sanguins qui pénètrent dans la cavité optique. Chez des embryons

d'Amphibiens, de Reptiles, le corps vitré prend bientôt un aspect réticulé et contient de nombreuses granulations se colorant par le carmin; il montre ainsi une certaine ressemblance de structure avec celui des Alciopides. Cette ressemblance est toute superficielle, elle est cependant intéressante en ce qu'elle nous fait voir un processus général intervenant dans le mode d'accroissement de ces milieux optiques non cellulaires ou seulement en partie cellulaires. Il se produit dans la masse plasmique excrétée par des glandes (Alciopes) ou par des vaisseaux sanguins (Vertébrés) un dépôt de granulations mitosiques qui servent d'ordinaire de matériaux de réserve et se dissolvent plus ou moins rapidement dans le milieu ambiant. Ces granulations proviennent d'une dégénérescence subie par le noyau de certaines cellules. Chez l'Alciope ce sont des éléments glandulaires ou des rétinoblastes auxquels ce rôle incombe; chez le Vertébré (Amphibien, Reptile) cette dégénérescence atteint surtout les nucléi des corpuscules sanguins embryonnaires et ceux de quelques cellules mésodermiques.

IV. NERF OPTIQUE ET GANGLION OPTIQUE

J'ai étudié, jusqu'à présent, les différentes parties de l'œil qui dérivent de l'ébauche oculaire ectodermique primitive. Il me reste encore à esquisser le développement du nerf optique, lequel prend naissance, en partie du moins, aux dépens du ganglion cérébroïde. L'ébauche de ce dernier est déjà visible dans des larves de 0^{mm},3 de longueur, mais elle est moins définie que celle de l'organe visuel. Elle est représentée par un petit amas de cellules ectodermiques situé à la face dorsale du stomodoeum et intercalé entre les deux ébauches de l'œil (fig. 1, *g. c.*). Je n'ai jamais observé, dans ces tout jeunes stades, ni une fusion entre le ganglion cérébroïde et l'ébauche oculaire, ni une migration des cellules de cette dernière dans le dit ganglion ainsi que

l'affirme KLEINENBERG. Ce ganglion est plus ou moins accolé au globe oculaire, mais il existe toujours entre ces deux organes une ligne de démarcation (fig. 2 et 3, *g. c.*).

Le ganglion cérébroïde paraît, dans les premiers stades, aussi volumineux que l'œil. Il ne tarde pas cependant à être dépassé par ce dernier organe et, dans l'individu adulte, il constitue une bande nerveuse transversale qui est enserrée entre les deux globes oculaires et remplit en partie le segment céphalique (fig. 11, *g. c.*). Ce ganglion est exclusivement cellulaire dans les jeunes embryons. Il se différencie plus tard en une portion périphérique constituée par des cellules nerveuses et en une portion centrale finement réticulée dans laquelle on aperçoit encore quelques rares et pâles noyaux.

La substance nerveuse réticulée, fibrillaire, qui constitue la masse principale du ganglion cérébroïde de l'Alciope adulte, apparaît déjà dans les larves de 0^{mm},7 à 1^{mm} de longueur. Elle se forme, me semble-t-il, aux dépens de cellules qui fusionnent plus ou moins leur protoplasma, tandis que leur noyau se résorbe ou subit une altération chimique et devient peu apte à fixer les matières colorantes (fig. 6, 7, 14, *g. c.*). Ce processus s'étend assez rapidement aux cellules avoisinantes et finit par envahir la plus grande partie du ganglion. La couche protoplasmique centrale se résoud, par la suite, en un réseau de fibrilles à mailles irrégulières qui se met latéralement en contact avec la rétine de l'œil. Les cellules nerveuses forment la couche corticale de ce ganglion et constituent sur les parties latérales de ce dernier deux calottes ganglionnaires: l'une dorsale, l'autre ventrale. Ces cellules renferment d'ordinaire un gros nucleus granuleux dans lequel est contenu un nucléole. A côté de ces éléments nerveux, il en est d'autres qui ont conservé leurs caractères de cellules ectodermiques et représentent, sans doute, des éléments de soutien. C'est dans le réticulum fibrillaire central qu'aboutissent les fibres du nerf optique. Les faces latérales de ce réticulum qui

regardent le globe oculaire s'épanouissent légèrement pour former ce que j'appellerai la protubérance optique. Celle-ci ne possède pas de cellules nerveuses, mais elle est en relation d'un côté avec les calottes ganglionnaires corticales du cerveau, de l'autre avec les fibres du nerf optique qui la traversent et s'y résolvent.

La genèse de ces fibres est très difficile à observer. Dans la période larvaire, elles sont en général peu marquées, tandis que la protubérance optique est déjà indiquée. Elles apparaissent tout d'abord dans la région médiane de la rétine, puis dessinent une mince couche s'étalant peu à peu sur les parties ventrale et dorsale de la membrane rétinienne (fig. 8 et 9, *n. o.*). Chez l'Alciope adulte, la séparation entre le nerf optique proprement dit et la protubérance cérébrale qui lui correspond, devient difficile à observer, tellement ces deux formations se pénètrent l'une l'autre. Les images que fournissent les coupes, surtout dans la région équatoriale de l'œil, sont susceptibles d'induire en erreur si l'on n'a pas toujours présente à l'esprit la forme géométrique de l'organe visuel. Ce dernier est ellipsoïdal et ses éléments rétiens ont une disposition rayonnante. Il en résulte que les rétinoblastes ne sont pas distribués en couches parallèles et qu'ils peuvent être coupés à des hauteurs différentes. Aussi, sur une même coupe, à côté de cellules sectionnées selon leur grand axe, il en est d'autres qui ont été coupées plus ou moins transversalement. Lorsque la section passe par l'extrémité périphérique de ces dernières, en dehors du nucléus, on observe sur la coupe un carrelage irrégulier dessiné par la membrane cellulaire des rétinoblastes. Ce carrelage ne paraît pas faire partie intégrante de la rétine et se rattacher plutôt à la protubérance optique du ganglion cérébroïde; il est rempli par un protoplasma montrant de pâles granules après coloration au carmin borax. Il est plus grossier que le fin réticule ponctué constituant la protubérance optique. En réalité, il représente une couche de transi-

tion, car il comprend les terminaisons périphériques des cellules rétiniennees plongeant dans la substance réticulée du ganglion cérébroïde.

Les fibres du nerf de l'œil me semblent avoir une croissance plutôt centripète que centrifuge. Si cette opinion est la vraie, ces fibres ne se formeraient pas aux dépens du cerveau, mais aux dépens des rétinoblastes dont elles constitueraient des prolongements se résolvant dans le réticulum de la protubérance optique. J'ai pu suivre le trajet de quelques-unes de ces fibres dans des larves âgées et dans des Alciopes adultes, je les ai vues s'unir à l'extrémité périphérique des cellules rétiniennees, mais jamais je ne les ai aperçues traversant ces dernières pour pénétrer dans la couche des bâtonnets. Les données que je viens d'exposer établissent qu'il n'y a pas, dans l'œil des Alciopides, de ganglion optique proprement dit. La substance nerveuse réticulée forme seulement deux expansions latérales, les protubérances optiques; et le ganglion optique décrit par CARRIÈRE fait partie intégrante du cerveau. Les cylindres-axes partant des cellules rétiniennees n'y aboutissent pas, ils se résolvent dans la masse réticulée centrale du ganglion cérébroïde, à laquelle se relie aussi les calottes ganglionnaires corticales.

CONCLUSIONS

Le développement embryogénique ainsi que la structure histologique de l'œil larvaire et adulte des Alciopes ne permettent pas de ramener l'organe visuel de ces Annélides à celui des Arthropodes. L'œil arthropodéen a été interprété de deux manières différentes. Selon l'opinion courante, qui repose sur les travaux de GRENACHER et de ses successeurs, l'organe visuel de l'Arthropode comprend une partie dioptrique et une partie sensorielle. La partie dioptrique se décompose en une cornée chitineuse sous laquelle sont disposées quatre cellules dites cristalli-

niennes en relation avec un corps réfringent, le cône cristallin. Ce dernier est produit par la soudure de quatre segments correspondant aux quatre cellules cristalliniennes dont ils ne sont, en réalité, qu'une différenciation. L'extrémité interne du cône s'effile et se prolonge jusqu'à la partie sensorielle. Celle-ci ou rétine est formée par deux sortes d'éléments, le rhabdome et les cellules rétinienues. Le rhabdome occupe l'axe de la rétine, il paraît être constitué par la fusion de sept segments appelés rhabdomères dans lesquels aboutissent les terminaisons des fibres du nerf optique; il est enveloppé par les cellules rétinienues qui sont allongées, pigmentaires et dont le nombre correspond à celui des rhabdomères. Les éléments dioptriques et sensoriels que je viens d'énumérer forment une ommatidie, c'est-à-dire un des segments visuels de l'œil composé des Arthropodes.

En 1886 PATTEN publia dans les *Mittheilungen* de la station zoologique de Naples un mémoire intitulé : « *Eyes of Molluscs and Arthropods.* » Il donna dans ce mémoire une nouvelle interprétation de l'œil arthropodéen qui eut un certain retentissement. J'ai déjà indiqué, en quelques mots, au commencement de ce travail, comment PATTEN comprend la structure de l'organe visuel des Arthropodes; il est nécessaire cependant de compléter l'exposé des vues de ce savant. L'ommatidie se décompose d'après lui, en les parties suivantes : 1° une cornée chitineuse sécrétée par des cellules spéciales auxquelles PATTEN a donné le nom de cornéagènes et qui avaient échappé aux observateurs précédents; 2° des rétinophores qui sont des cellules allongées associées au nombre de quatre dans chaque ommatidie. L'extrémité externe de ces rétinophores est réfringente et n'est pas autre chose que le cône cristallin de GRENACHER; leur extrémité interne est étroite, elle se prolonge jusqu'à la membrane basale de l'œil et correspond au rhabdome de GRENACHER. Ces rétinophores sont entourés par des cellules pigmentaires. Ainsi, d'après PATTEN, le cône cristallin et le rhabdome ne forment pas

des parties distinctes de l'ommatidie, mais appartiennent à une même individualité histologique, le rétinophore. Ce savant décrit un nerf qui traverse l'axe de l'ommatidie et vient se résoudre dans le cône cristallin en un important réseau de fibrilles terminales appelé rétinidie. Le cône réfringent ne représente donc pas l'appareil dioptrique de l'œil des Arthropodes, mais en constitue, selon PATTEN, l'appareil récepteur des excitations lumineuses.

Je n'ai pas à discuter dans ce travail la valeur des conceptions de PATTEN, ni à me prononcer pour ou contre les vues de GRENACHER. Je ferai seulement remarquer que l'interprétation de l'organe visuel des Arthropodes, telle que la donne PATTEN ne paraît pas devoir détrôner et remplacer celle de GRENACHER. Les mémoires de PARKER¹ et de VIALLANES², par exemple, ne confirment pas les opinions de PATTEN et montrent que l'ommatidie comprend un cône cristallin et un rhabdome indépendants l'un de l'autre. L'extrémité interne effilée du cône se termine par quatre filaments qui vont s'insérer sur la membrane basale; elle ne fait donc pas corps avec le rhabdome. Ces deux savants ont étudié avec beaucoup de soin la distribution des terminaisons nerveuses dans l'ommatidie. Ils arrivent à la conclusion que le cône cristallin ne renferme pas les réseaux nerveux ou rétinidies observés par PATTEN et que ce corps réfringent n'est qu'un appareil dioptrique comme l'affirmait GRENACHER. L'appareil récepteur des excitations lumineuses est bien le rhabdome dont les sept segments ou rhabdomères reçoivent chacun une fibre optique terminale (voir VIALLANES, op. cit., p. 363).

Les conceptions nouvelles que PATTEN a tenté d'introduire dans la science ne me paraissent pas heureuses, mais qu'on les

¹ G.-H. PARKER. *The histology and development of the Eye in the Lobster*, Bull. Mus. Harvard Collège, 1890.

² H. VIALLANES. *Recherches anatomiques et physiologiques sur l'œil composé des Arthropodes*, Annales des sciences naturelles, T. XIII, 1892.

admette ou qu'on se rallie plutôt à la manière de voir de GRENACHER, le résultat reste le même au point de vue spécial qui nous occupe. L'œil des Alciopides ne peut être ramené à celui des Arthropodes. Ces deux types d'yeux diffèrent considérablement par leur plan d'organisation.

Chez les Crustacés, chez les Insectes, l'ommatidie comprend comme milieux dioptriques, d'après GRENACHER et ses successeurs : une cornée chitineuse avec ses cellules cornéagènes; quatre cellules cristalliniennes dont la face interne est en rapport avec les quatre segments constituant le cône cristallin et qui semblent avoir produit ce dernier par sécrétion. Selon VIALLANES chez les Crustacés ce cône se divise en trois parties : 1° la partie cristalline très réfringente enveloppée par une gaine pigmentaire; 2° la partie vitrée moins réfringente dépourvue de gaine pigmentaire et formant ainsi une couche transparente, homogène; 3° la partie filamenteuse comprenant les terminaisons très effilées des quatre segments du cône, terminaisons qui viennent se fixer sur la membrane basale de l'œil.

L'appareil dioptrique de l'organe visuel des Alciopides a une tout autre disposition. Il existe bien une cornée produite aux dépens de l'hypoderme, mais à celle-ci s'ajoute une couche cornéenne interne faisant corps avec la première et représentant la paroi externe de la vésicule optique embryonnaire. Les milieux dioptriques proprement dits comprennent un cristallin, un corps vitré, une couche fibro-ponctuée. Ces trois milieux ne sont pas comparables histologiquement aux cônes cristallins des Arthropodes; ils sont réticuleux, parsemés de granulations mitosiques, dépourvus de pigment. Ils ne sont pas en rapport avec des cellules cristalliniennes, ils constituent des couches continues remplissant la cavité optique et sont produits par l'activité de glandes spéciales déversant leur contenu dans cette dernière.

GRABER pense que le corps vitré des Alciopides est réellement

cellulaire et en fait l'homologue de celui des Arthropodes trachéates. Chez les Arachnides où le corps vitré cellulaire est le mieux marqué, ce dernier n'est pas autre chose que l'hypoderme refoulé par le développement d'un cristallin cuticulaire. Or, l'hypoderme ne prend aucune part à la formation de la vésicule optique des Alciopides, il ne constitue que la couche externe de la cornée. Le corps vitré de ces Annélides a, comme KLEINENBERG et moi l'avons montré, une origine purement glandulaire; il n'est dans aucun cas cellulaire et ne peut être homologué au corps vitré hypodermique des Arachnides et autres Trachéates. L'homologie entre le corps vitré des Alciopes et la couche hypodermique vitreuse des Arthropodes Trachéates a contribué à fausser l'interprétation de l'œil de ces Vers. On a décrit dans l'organe visuel des Alciopes un soi-disant œil de la peau, en allemand « Augenhaut » qui prête passablement à confusion. Ce terme ne se comprend qu'à la condition d'admettre pour les différents milieux du globe oculaire une double origine : la partie dioptrique prenant naissance aux dépens de la peau; la partie sensorielle aux dépens de l'ébauche optique embryonnaire. A la rigueur, cette expression de « Augenhaut » convient à l'organe visuel des Arachnides, dont les milieux dioptriques sont représentés par un cristallin cuticulaire et par un corps vitré qui n'est autre que l'hypoderme. Chez les Alciopides, ce terme d'œil de la peau n'a aucune signification; car le globe oculaire, dans son ensemble, y compris la couche interne de la cornée, dérive de l'ébauche optique embryonnaire. Cette ébauche, une fois séparée de l'ectoderme, forme les milieux réfringents et sensoriels de l'œil sans que la peau ou hypoderme y prenne aucune part. GRABER (op. cit. p. 255), dit à ce sujet : « Demnach glaube ich dass der Vorderabschnitt der sog. « Augenhaut » auch bei den Alciopiden keineswegs die Grenze zwischen dem Auge als Ganzes genommen und dem äusseren Integument, sondern vielmehr, ganz wie bei Tracheatenstemma,

eine interoculare d. i. quer mitten durch das Auge gehende Scheidenwand zwischen dem retinalen inneren und den dioptrischen äusseren Abschnitte darstellt. »

Si j'ai bien compris GRABER, le terme de « Augenhaut » n'indique pas selon lui une différence d'origine de la région oculaire à laquelle il s'applique, mais se rapporte à une paroi séparatrice s'étendant entre la partie sensorielle et la partie dioptrique de l'œil. Or, il n'existe pas de paroi séparatrice interoculaire dans l'organe visuel des Alciopides. L'ébauche embryonnaire de cet organe se transforme rapidement en une vésicule optique dont la paroi antérieure devient la cornée, dont les parois latéro-postérieures deviennent la rétine et dont la cavité centrale se remplit peu à peu de produits glandulaires s'organisant en milieux dioptriques. Les seules lignes de démarcation que l'on observe dans l'œil de l'Alciopie sont celles qui séparent les différents milieux dioptriques les uns des autres, le cristallin, le corps vitré, la couche fibro-ponctuée. Les extrémités distales des bâtonnets rétiniens plongent même directement dans cette dernière couche, de sorte qu'il n'existe pas de délimitation spéciale entre la partie sensorielle et la partie réfringente de l'organe visuel. Le terme de « Augenhaut » repose sur une erreur d'observation et d'interprétation; il ne peut s'appliquer à l'œil des Alciopides.

Le développement des milieux dioptriques de l'organe visuel n'est pas le même chez les Arthropodes et chez les Alciopes. D'après PARKER, on peut distinguer dans l'ébauche optique des embryons de Crustacés Décapodes trois couches cellulaires : une couche externe hypodermique dont les cellules appelées cornéagènes sécrètent la cornée; une couche moyenne formée par les cellules cristalliniennes qui par groupes de quatre sécrètent le cône réfringent de l'ommatidie; une couche interne se différenciant en rhabdomères et en cellules rétiniennes correspondantes. Chez les Alciopes, les milieux dioptriques, à l'exception

de la cornée, ne sont pas dus à une différenciation de couches cellulaires préexistantes, mais doivent leur origine à des glandes déversant leurs produits dans la cavité centrale de l'œil.

Je viens de montrer que chez les Arthropodes et chez les Alciopes, les couches réfringentes de l'organe visuel ne possèdent ni le même plan de structure, ni le même mode de développement. Ces deux types d'yeux présentent des divergences tout aussi marquées dans la constitution de leur couche sensorielle. La rétine de l'ommatidie des Arthropodes comprend des rhabdomères, au nombre de sept probablement, qui s'unissent en un seul corps, le rhabdome, lequel est enveloppé par des cellules rétiniennees chargées de pigment. La rétine des Alciopes est constituée par une rangée de cellules sensorielles formant les parois latéro-postérieures de la vésicule optique embryonnaire. Ces cellules possèdent chacune un noyau allongé et se différencient à leur extrémité interne en un bâtonnet transparent. Il n'existe pas de cellules pigmentaires, mais il se dépose une couche de pigment au point de séparation du bâtonnet et de l'élément rétinien dont il est dérivé.

En prenant comme terme de comparaison l'œil arthropodéen tel que le conçoit PATTEN, on ne réussit pas davantage à ramener l'organe visuel des Alciopes au schéma proposé par le savant américain. On n'y observe pas de rétinophores pourvus de rétinidies et enveloppés par des éléments pigmentaires.

D'une manière générale, les yeux des Alciopes montrent des rapports plus marqués avec ceux des Mollusques (Gastéropodes) qu'avec ceux des Arthropodes. Ces rapports sont purement analogiques et n'indiquent aucune communauté d'origine. Les ressemblances entre le globe oculaire des Alciopides et celui des Gastéropodes sont plutôt extérieures. Ces deux types d'yeux ont la forme de vésicule optique, mais chez les Gastéropodes cette vésicule se constitue aux dépens d'une dépression de l'ectoderme, tandis que chez les Alciopes elle se creuse dans une ébauche

ectodermique primitivement pleine. Le cristallin des Mollusques, quand il existe, est de nature cuticulaire, et la rétine comprend généralement deux sortes d'éléments : des cellules sensorielles pourvues de bâtonnets et pigmentées; des cellules de soutien non pigmentées, caractères qui ne se retrouvent pas dans l'organe visuel des Alciopes.

L'œil des Alciopides est un type oculaire *sui generis*. Il est le terme ultime de l'évolution subie par les organes visuels céphaliques des Annélides, évolution dont les formes intermédiaires doivent être cherchées dans les vésicules optiques plus rudimentaires des Serpuliens, des Néréis, des Eunices, etc. Les données embryogéniques permettent de mieux préciser l'origine phylogénique de ce type oculaire. Il est en tous cas l'homologue, si ce n'est même le dérivé des taches visuelles paires annexées à la plaque syncipitale des larves Trochophores des Chétopodes. Au premier abord, cette dérivation peut paraître impossible; mais, ne nous laissons pas induire en erreur par l'organisation soi-disant si complexe de l'œil des Alciopides. Cette complexité est plus apparente que réelle. J'ai montré, dans ce travail, que la vésicule optique de ces Annélides est formée par une seule rangée de cellules ectodermiques dont quelques-unes, de nature glandulaire, sécrètent les milieux dioptriques et dont les autres se différencient en bâtonnets et en rétinoblastes. La structure de l'œil des Alciopiens est donc plus simple que ne le pensait GRABER et peut certainement se déduire des taches oculaires possédées par les larves pélagiques des Chétopodes.

Chez les larves de *Polygordius*, par exemple, la plaque syncipitale est constituée par un épaissement ectodermique aux dépens duquel naissent les ganglions cérébroïdes et des organes sensoriels; elle appartient au lobe préoral. Dans les embryons d'Alciopes, le cerveau et l'œil apparaissent sous forme de deux épaissements ectodermiques plus ou moins accolés l'un à l'autre et dépendant aussi du lobe préoral. Chez les *Polygordius*

la plaque syncipitale porte deux yeux comprenant chacun une couche de cellules pigmentées dessinant une coupe dans laquelle sont enchâssées des cellules réfringentes; ces yeux reposent sur l'amas ganglionnaire qui deviendra le cerveau. Chez les Alciopes, l'ébauche de l'œil primitivement pleine renferme une cellule claire, que j'ai décrite sous le nom de cellule initiale du cristallin et qui me paraît correspondre aux éléments réfringents de l'organe visuel larvaire du *Polygordius*. Cette ébauche repose aussi sur l'amas ganglionnaire qui se différenciera en ganglion cérébral.

On objectera peut-être à cette manière de voir que les premiers stades de l'évolution des Alciopes nous sont inconnus et que nous ignorons si les larves sortant de l'œuf ne possèdent pas des taches oculaires transitoires, avant de pénétrer dans le corps des Cténophores où elles évoluent. Je ne le pense pas, mais, à supposer qu'il en soit ainsi, cela n'infirmerait en rien ma thèse de l'homologie des organes visuels des Alciopides avec les taches oculaires de la Trochophore. Cela montrerait seulement que durant le développement phylogénique des Alciopes et probablement aussi d'autres Annélides, l'œil larvaire a été remplacé par un organe plus complexe, plus en harmonie avec les exigences d'une vie pélagique, mais dont le mode de formation et les rapports avec l'ébauche ganglionnaire cérébrale sont demeurés constants.

Les yeux des Annélides ne peuvent être tous considérés comme des différenciations plus ou moins accusées d'une même forme fondamentale. A côté des vésicules optiques céphaliques dont celles des Alciopides représentent les plus parfaites, il existe des yeux composés distribués sur les branchies de certaines Polychètes tubicoles, les Sabelles, les Potamilles, les Dasychones. Ces organes ont été dernièrement étudiés par

¹ E. ANDREWS, *Compound Eyes of Annelids*. Journal of Morphology. Septembre 1891.

ANDREWS¹. Ils sont constitués par des cellules sensorielles auxquelles aboutissent des fibres nerveuses et qui montrent souvent dans leur protoplasma des corps réfringents. Entre ces éléments sensoriels sont intercalées des cellules pigmentaires. L'organe dans son ensemble est recouvert par une couche cuticulaire. Cette disposition rappelle, mais de loin, celle des ommatidies ; elle ne peut servir à établir une comparaison morphologique sérieuse entre les yeux branchiaux composés des Annélides et les organes visuels des Arthropodes ou des Mollusques. Du reste ces yeux branchiaux, comme aussi les taches oculaires si répandues sur les segments du corps des Polychètes ne remplissent pas des fonctions optiques proprement dites. Ils ne perçoivent pas les images des objets extérieurs, mais renseignent simplement l'animal sur les variations des intensités lumineuses et caloriques se manifestant dans le milieu ambiant. Il n'est pas probable que ces soi-disant yeux composés puissent être rattachés morphologiquement aux vésicules optiques céphaliques des Alciopes et autres Annélides.

NOTE

Ce travail était déjà à l'impression lorsque a paru dans le *Journal of Morphology* de novembre 1892 un second mémoire d'ANDREWS intitulé : « *The Eyes of Polychætous Annelids.* » La description que cet auteur donne de l'œil des Alciopides est un peu écourtée et ne permet pas de se faire une idée suffisamment exacte de la structure de cet organe sensoriel. Elle concorde en certains points avec mes propres observations.

EXPLICATION DE LA PLANCHE IV

- Fig. 1. Coupe d'embryon d'Alciope de 0mm,3 avec l'ébauche de l'œil renfermant les glandes oculaires *gl. o* et la cellule formatrice du cristallin *c*. Zeiss. apo. 2mm, oc. comp. 4. Grossissement 500.
- Fig. 2. Coupe d'embryon d'Alciope de 0mm,5 montrant l'ébauche de l'œil avec la cellule formatrice du cristallin *c*. Zeiss. apo. 2mm, oc. comp. 4. Grossissement 500.
- Fig. 3. Coupe d'embryon d'Alciope de 0mm,5. Dans l'ébauche de l'œil *o* sont contenues les glandes oculaires *gl. o*. Zeiss. apo. 2mm, oc. comp. 4. Grossissement 500.
- Fig. 4. Coupe de l'œil d'un embryon d'Alciope de 0mm,7 avec les bâtonnets rétiens en voie de formation *ba*. Zeiss. DD, oc. 4. Grossissement 420.
- Fig. 5. Coupe de l'œil d'un embryon d'Alciope de 1mm,8 montrant les cellules glandulaires *ce. g* se déversant dans la cavité optique et donnant naissance à la couche fibro-ponctuée. Zeiss. apo. 4mm, oc. comp. 4. Grossissement 250.
- Fig. 6. Coupe de l'œil d'un embryon d'Alciope de 1mm montrant le cristallin *cr* et une cellule glandulaire *ce. g* contribuant à son accroissement. Zeiss. apo. 4mm, oc. comp. 8. Grossissement 500.
- Fig. 7. Coupe de l'œil d'un embryon d'Alciope de 1mm,5 avec une glande unicellulaire contribuant à la formation du corps vitré *co. v*. Zeiss. DD, oc. 4. Grossissement 420.
- Fig. 8. Coupe de l'œil d'une larve d'Alciope de 2mm,5. Le pigment *pi* commence à se déposer. La couche fibro-ponctuée s'accuse davantage. Zeiss. apo. 2mm, oc. comp. 2. Grossissement 250.
- Fig. 9. Coupe de l'œil d'une larve âgée d'Alciope. Zeiss. DD, oc. 4. Grossissement 175.
- Fig. 10. Coupe de l'œil d'une larve d'Alciope déjà avancée, montrant la glande oculaire se déversant dans la cavité optique pour former le corps vitré *co. v*. Zeiss. DD, oc. 4. Grossissement 175.
- Fig. 11. Coupe de l'œil d'un Alciope adulte (*Alciope contrainii*). Zeiss. apo. 16mm, oc. comp. 4. Grossissement 62.
- Fig. 12. Coupe transversale des bâtonnets rétiens d'un œil d'Alciope adulte (*Alciope contrainii*). Ces bâtonnets hexagonaux sont entourés par la couche pigmentaire. Zeiss. apo. 4mm, oc. comp. 8. Grossissement 500.
- Fig. 13. Portion d'une rétine de l'*Alciope contrainii* adulte montrant les bâtonnets coiffés par la couche fibro-ponctuée, qui contient de petits amas granuleux simulant des noyaux. Zeiss. apo. 2mm, oc. comp. 4. Grossissement 500.
- Fig. 14. Coupe de l'œil d'un embryon d'Alciope de 1mm,4 montrant l'origine pluricellulaire de la glande oculaire *gl. o*. Zeiss. DD, oc. 4. Grossissement 420.

- Fig. 15 et fig. 16. Coupes de l'œil d'un *Alciope contrainii* adulte avec la glande oculaire. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 8. Grossissement 125.
- Fig. 17. Trois coupes de l'œil d'un *Alciope contrainii* adulte montrant le trajet du canal qui fait communiquer la glande oculaire avec le corps vitré *ca. g.* Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 4. Grossissement 62.
- Fig. 18. Coupe de l'œil d'une *Asterope candida* adulte dont la glande oculaire est restée multinuclée. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 12. Grossissement 187.
- Fig. 19. Coupe de l'œil d'une *Asterope candida* adulte présentant un corps vitré à structure vésiculeuse. Zeiss. apo. 16^{mm}, oc. comp. 4. Grossissement 62.
- Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire.

Explication des lettres utilisées dans les figures.

ba = bâtonnets réiniens.
c = cellule initiale du cristallin.
c. c = corps ciliaire.
ca. g = canal de la glande oculaire.
c. f. p = couche fibro-ponctuée.
ce. g = cellules glandulaires.
cor = cornée oculaire.
cor. hy = cornée hypodermique.
c. o = cavité optique.
co. v = corps vitré.
cr = cristallin.
ec = ectoderme.

g. c = ganglion céphalique.
gl. o = glandes oculaires.
n. o = nerf optique.
o = œil.
pa = parapode.
ph = pharynx.
pi = couche pigmentaire.
p. gl = prolongement sous-dermique de la glande oculaire.
pr. o = protubérance optique.
r = rétine.

Ed. Béranek del.

Lith. Wagner & Winter, Frankfurt a/M.

Béraneck, Ed. 1893. "Étude sur l'embryogénie et sur l'histologie de l'œil des Alciopides." *Revue suisse de zoologie* 1(1), 65–111.

<https://doi.org/10.5962/bhl.part.3744>.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/38483>

DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.part.3744>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/3744>

Holding Institution

MBLWHOI Library

Sponsored by

MBLWHOI Library

Copyright & Reuse

Copyright Status: NOT_IN_COPYRIGHT

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.