

50376  
1971  
163

50376  
1971  
163

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

INSTITUT DE BIOLOGIE MARITIME ET REGIONALE DE WIMEREUX

---

THESE DE TROISIEME CYCLE  
mention Biologie Cellulaire

JACQUES LEMAIRE



**ETUDE DU DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE  
DE SEPIA OFFICINALIS L. (Mollusque Céphalopode)**

Présentée le 25 Juin 1971  
devant la commission d'examen

**MM. R. DEFRETIN** Président  
**A. CAPURON** Rapporteur  
**M. DURCHON** }  
**B. BOILLY** } Examineurs



030 036093 7

# S O M M A I R E

INTRODUCTION .....	p. 1
--------------------	------

## MATERIEL et TECHNIQUES

I - MATERIEL ET CONDITIONS D'ELEVAGE .....	p. 2
II - TECHNIQUES HISTOLOGIQUES .....	p. 3

## C H A P I T R E I

### LES PRINCIPALES PHASES DU DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE *SEPIA OFFICINALIS* L.

I - L'OEUF APRES LA PONTE .....	p. 4
A) Morphologie .....	p. 4
B) Structure .....	p. 5
II - ETUDE DESCRIPTIVE DES PREMIERS STADES DU DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE .....	p. 7
A) La segmentation .....	p. 7
a) Premier clivage .....	p. 7
b) Deuxième clivage .....	p. 7
c) Troisième clivage .....	p. 7
d) Quatrième clivage .....	p. 9
e) Cinquième clivage .....	p. 9
f) Clivages ultérieurs .....	p. 9
B) La gastrulation .....	p. 11
a) Premières différenciations de la Discoblastule ....	p. 12
1) Formation du syncitium vitellin .....	p. 12
2) Formation du feuillet interne .....	p. 12
b) Mise en place des feuillets germinatifs .....	p. 13
1) Extension du syncitium vitellin .....	p. 13
2) Mise en place du feuillet interne .....	p. 15
3) Accroissement du disque embryonnaire .....	p. 16
III - TABLE DE DEVELOPPEMENT .....	p. 19
A) Remarque préliminaire .....	p. 19
B) Description des stades .....	p. 21
a) Segmentation .....	p. 22
b) Gastrulation .....	p. 23
c) Organogenèse .....	p. 26

IV - ETUDE DE LA DIFFERENCIATION DES PREMIERES EBAUCHES EMBRYONNAIRES .....	p. 30
A) Sac coquillier et manteau .....	p. 30
B) Lobes céphaliques - Entonnoir - Bras - Branchies .....	p. 31
C) Statocystes .....	p. 31
D) Organe d'Hoyle .....	p. 32

## C H A P I T R E   I I

---

### ORGANOGENESE

I - ORGANOGENESE OCULAIRE .....	p. 34
A) Structure définitive de l'oeil de Seiche .....	p. 34
B) Les principales étapes du développement de l'oeil .....	p. 38
a) Formation de la vésicule optique primaire .....	p. 38
b) Apparition de l'iris et du cristallin .....	p. 39
c) Formation de la cornée secondaire .....	p. 40
d) Formation de la paupière ventrale .....	p. 40
II - DEVELOPPEMENT DE L'APPAREIL GENITAL .....	p. 42
A) Evolution du système coelomique .....	p. 42
a) Stade 19 .....	p. 43
b) Stade 20 .....	p. 43
c) Evolutions ultérieures .....	p. 45
- <i>Coeur</i> .....	p. 45
- <i>Cavité coelomique viscéro-péricardique</i> .....	p. 47
- <i>Reins</i> .....	p. 48
- <i>Glandes péricardiques</i> .....	p. 49
B) Développement de l'appareil génital et différenciation du sexe .....	p. 50
a) Organogénèse gonadique .....	p. 50
1) Phase d'indifférence sexuelle .....	p. 50
2) Différenciation sexuelle des gonades .....	p. 52
b) Organogénèse des voies génitales .....	p. 54
c) Différenciation des glandes annexes .....	p. 55
1) Glandes nidamentaires principales .....	p. 55
2) Glandes nidamentaires accessoires .....	p. 56
III - ORGANOGENESE DE L'APPAREIL DIGESTIF .....	p. 59
A) Tube digestif .....	p. 59
a) Stomodeum .....	p. 59
b) Intestins moyen et postérieur .....	p. 60

B) Glandes annexes du tube digestif .....	p. 61
a) Glandes salivaires postérieures .....	p. 61
b) Poche du noir .....	p. 62
c) Foie et pancréas .....	p. 62
- <i>Evolution du foie</i> .....	p. 63
- <i>Evolution du pancréas</i> .....	p. 64
 CONCLUSION GENERALE .....	 p. 67
 BIBLIOGRAPHIE	
 PLANCHES	

-----

## I N T R O D U C T I O N

Le développement des Céphalopodes a depuis longtemps attiré l'attention des naturalistes et suscité de nombreux travaux. Les observations assez anciennes de USSOW (1881), FAUSSEK (1901), MAC BRIDE (1914), KORSCHÉLT et HEIDER (1936), et celles plus récentes de VON ORELLI (1959), SACARRAO (1943 à 1962) et FIORONI (1963, 1964) nous permettent d'avoir une vue générale du développement de ces Mollusques. Mais les données relatives à l'embryogenèse de *Sepia officinalis* L. sont encore relativement restreintes (VIALLETON, 1888 ; DISTASO, 1908 ; DORING, 1908).

Avant d'entreprendre tout travail expérimental sur le développement de la seiche, il nous est apparu nécessaire d'en décrire les principales étapes et d'en analyser l'organogenèse.

Ceci nous a conduit à définir les différents stades du développement embryonnaire de *Sepia officinalis*. Dans son excellente monographie sur la classe des Céphalopodes, NAEF (1928) a décrit, pour chacune des espèces étudiées, un certain nombre de stades embryonnaires. Vingt stades caractérisent le développement de *Sepia officinalis*. Mais comme le signale ARNOLD (1965), le travail de NAEF ne tient pas compte de la segmentation et de l'apparition de certains caractères importants à considérer dans une étude expérimentale. Pour ces raisons, nous avons établi une table de développement de *Sepia officinalis*, basée sur un ensemble de critères simples et pratiques, permettant de sérier le développement de ce Mollusque.

Nous nous sommes également proposés d'étudier la formation des principaux organes ou appareils de la seiche. Dans ce mémoire, nous avons surtout analysé l'organogenèse de l'oeil, de l'appareil digestif et de l'appareil génital en abordant le problème de la différenciation du sexe.

Le présent travail ne prétend pas être une description complète du développement de la seiche ; il a été conçu afin de fournir des bases solides à une étude expérimentale que nous nous proposons d'effectuer ultérieurement.

## M A T E R I E L   E T   T E C H N I Q U E S

### I - M A T E R I E L   E T   C O N D I T I O N S   D ' E L E V A G E

Les oeufs proviennent de femelles récoltées par chalutage et élevées au laboratoire de WIMEREUX, selon la méthode mise au point par RICHARD\* (1968, 1971). Après un ou plusieurs accouplements, la femelle commence à pondre, le laps de temps s'écoulant entre ces deux actes varie de quelques minutes à quelques jours. Pour faciliter la récolte des oeufs, on place dans le bac d'élevage des barres de bois ou de plastique sur lesquelles la femelle vient accrocher ses oeufs. Pour cela, elle entrecroise ses tentacules **autour** du support et noue l'une à l'autre les deux attaches terminales qui prolongent les membranes de l'oeuf (Pl. I, fig.a,b); celui-ci se trouve fixé sur le support grâce à l'anneau ainsi formé. Une même femelle peut pondre 150 à 500 oeufs à raison d'un toutes les deux minutes.

Les grappes d'oeufs ainsi obtenues sont placées dans des aquariums d'une capacité de 60 à 120 litres alimentés par un circuit ouvert en eau de mer naturelle. Régulièrement, on procède au nettoyage des pontes pour éviter en particulier leur contamination par les oeufs abortifs ; l'aération et le brassage de l'eau sont réalisés par l'emploi de petits compresseurs libérant des bulles d'air.

A l'éclosion, les jeunes seiches sont prélevées journallement et placées dans de petits aquariums d'élevage dont le fond est recouvert de sable fin, permettant un enfouissement aisé. La petite seiche commence à se nourrir entre les deuxième et cinquième jours après l'éclosion. Nous avons poursuivi nos observations pendant une période de quinze jours après l'éclosion : la nourriture est alors constituée essentiellement d'Amphipodes (RICHARD, 1971).

---

\* Je remercie vivement Monsieur Alain RICHARD, Maître-Assistant à l'Institut de Biologie Maritime et Régionale de WIMEREUX dont les précieux conseils m'ont permis de réaliser cet élevage.

## II - TECHNIQUES HISTOLOGIQUES

Les embryons ~~dé~~arrassés de leurs coques et de leur chorion sont fixés au mélange de Bouin-Hollande (avec ou sans acide acétique), au Helly, au Zenker, au mélange de Smith ou au formol neutre à 10 %. Les pièces sont incluses dans la paraffine après passage soit dans une solution de celloïdine à 1 % dans le benzoate de méthyle, soit dans deux bains successifs d'un mélange d'alcool isopropylique-paraffine, cette deuxième méthode d'inclusion étant utilisée surtout pour les jeunes stades. Les embryons sont ensuite débités en coupes sériées de 5 ou 7  $\mu$ , transversales ou longitudinales (sagittales ou frontales). La grande richesse en vitellus des oeufs de *Sepia officinalis* entraîne de sérieuses difficultés pour la confection des coupes. Pour y remédier nous avons utilisé la méthode dite de "trempage" d'après MARTOJA (1967).

Les blocs entamés sont traités par le mélange suivant :

- Alcool éthylique à 60° : 9 volumes
- Glycérine : 1 volume

Lorsque les coupes deviennent mauvaises par suite de l'éclatement du vitellus, le bloc est plongé de nouveau dans le mélange ci-dessus et, après une période de trempage de douze à vingt quatre heures, est redébité en coupes sériées ; ce processus est répété chaque fois que cela est nécessaire. Cette méthode bien qu'assez longue nous a donné des résultats très satisfaisants, l'inconvénient majeur étant la perte de quelques coupes après chaque trempage.

Les coupes sont colorées par l'hématoxyline de Groat et le rouge nucléaire solide associés au picro-indigo-carmin, ou par le glychemalum-éosine ou encore par la méthode trichromique de Prenant (variante de Gabe).

C H A P I T R E I

LES PRINCIPALES PHASES DU DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE  
*SEPIA OFFICINALIS* L.

-----

I - L'OEUF APRES LA PONTE

A) Morphologie

A la ponte, l'oeuf de *Sepia officinalis* L. se présente comme un élément de grande taille, de forme ovulaire, effilé à son extrémité libre (Pl. I, fig. c, d). Son grand diamètre varie de 6 à 9 mm, cette variabilité étant en rapport avec la taille de la femelle (MANGOLD-WIRZ, 1963 ; RICHARD, 1971).

L'oeuf est protégé par une enveloppe noire très résistante, constituée de très nombreuses couches concentriques : les coques. Sur des oeufs fraîchement pondus, ces coques apparaissent brillantes et molles ; mais très rapidement elles durcissent au contact de l'eau de mer. Le mode de formation des coques a été étudié de façon très détaillée par RICHARD (1971). Selon cet auteur, les ovocytes mûrs s'engagent dans l'oviducte, traversent la glande de l'oviducte et sont libérés par le pavillon génital. C'est à ce moment qu'ils s'entourent de coques qui sont sécrétées par les glandes nidamentaires principales et accessoires. Les oeufs pourvus de leurs enveloppes sont alors expulsés par l'entonnoir et aspergés par un jet d'encre qui les colore en noir. Il arrive cependant que certaines coques ne soient pas colorées ; ceci provient d'un défaut de production d'encre chez la femelle en ponte.

Au cours du développement, le volume de l'oeuf s'accroît considérablement ; le grand diamètre de l'oeuf a en effet presque doublé au moment de l'éclosion (Pl. I, fig. c, d). Cette énorme augmentation de volume de l'oeuf est un trait caractéristique du développement des Décapodes et permet de les opposer aux Octopodes chez qui le volume de l'oeuf reste à peu près constant durant l'ontogenèse (PORTMANN, 1933 ; SACARRAO, 1961). Cet accroissement de volume est lié directement à celui du liquide péri-embryonnaire et à celui de l'espace périvitellin situé entre l'embryon et le chorion.

Durant les derniers stades embryonnaires, le nombre de couches qui constituent l'enveloppe de l'oeuf diminue ; au moment de l'éclosion, cette dernière se trouve réduite à une seule couche, distendue par le liquide péri-embryonnaire. Les couches internes ont en effet été digérées par les sécrétions de protéinases épidermiques (RICHARD, 1971), ce qui rend la coque moins opaque et permet de suivre les mouvements de l'embryon dans le liquide péri-embryonnaire durant les jours qui précèdent l'éclosion (Pl. I, fig. e).

### B) Structure

L'oeuf de la Seiche est un oeuf très riche en vitellus, du type télolécithe. Avant la segmentation, le cytoplasme ovulaire se trouve condensé, le plus souvent au pôle aigu de l'oeuf, et constitue le disque germinatif où se situe le noyau de fécondation. Le disque germinatif est en continuité avec une fine couche cytoplasmique périovulaire qui enveloppe l'oeuf. Cette couche périphérique représente ce que ARNOLD (1968) chez *Loligo pealii*, JURA (1967) chez *Succinea putris*, RAVEN (1963, 1967) chez *Limnaea stagnalis* et VERDONK (1968) chez *Dentalium* appellent "Cortex de l'oeuf". Le disque germinatif se situe dans la majeure partie des cas au pôle libre de l'oeuf\*. Cependant, il ne coïncide pas exactement avec l'apex de ce dernier, et s'étend en avant de la pointe de l'oeuf (Fig. 1). La polarité de l'oeuf de Seiche s'exprime donc très nettement : la zone du disque germinatif marque le pôle animal ; le pôle opposé, en l'occurrence la masse vitelline, correspond au pôle végétatif.

L'oeuf ainsi constitué n'est pas en contact direct avec le chorion. Il existe en effet, entre ce dernier et le germe, une très fine membrane ou membrane vitelline. Elle est et restera directement appliquée contre l'oeuf, l'espace périvitellin se formant entre le chorion et cette membrane vitelline. L'existence d'une telle membrane n'avait pas été mentionnée dans l'oeuf des Céphalopodes par les auteurs anciens (BERGMANN, 1903 ; SCHWEIKART, 1904). C'est JECKLIN (1934) qui l'a décrite pour la première fois, observation confirmée par COWDEN (1968) chez *Loligo brevis*

---

\* Il nous est arrivé, dans quelques cas, de noter une position assez particulière du disque germinatif. Ce dernier ne se situait pas en effet au voisinage du pôle aigu de l'oeuf, mais dans sa région équatoriale. Le développement ultérieur de ces oeufs était tout à fait normal.

et MARTHY (1970) chez *Loligo vulgaris*. L'extrême minceur de cette membrane vitelline explique qu'elle soit difficilement identifiable. Nous ne l'avons d'ailleurs observée que sur des coupes de jeunes blastodermes. Elle disparaît au cours du développement et, chez la Seiche, elle est totalement résorbée à la fin de la gastrulation.

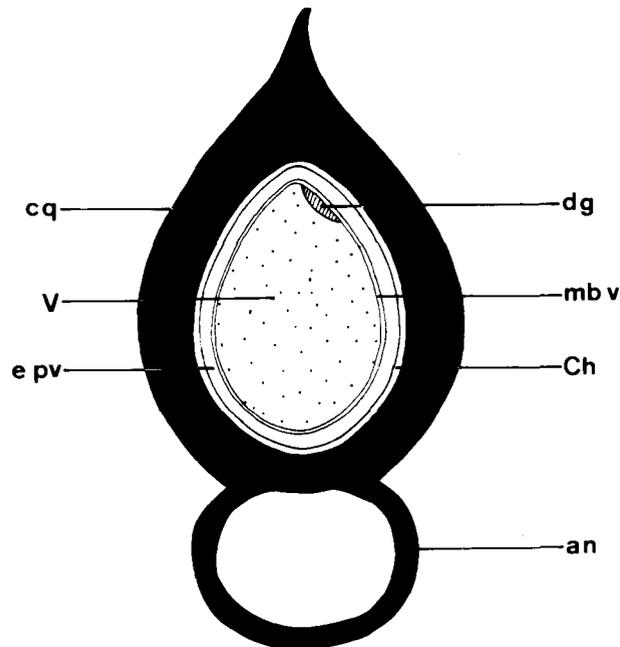


Fig. 1. - Coupe méridienne schématique d'un oeuf après la ponte.

an. : anneau d'attache ; Ch. : chorion ; cq. : coques ;  
d.g. : disque germinatif ; e.pv. : espace périvitellin ;  
mb.v. : membrane vitelline ; V. : vitellus

- L'oeuf de Seiche est donc entouré par trois types de membranes :
- une membrane primaire ou membrane vitelline formée dans l'ovaire par l'ovocyte lui-même (RAVEN, 1966)
  - une membrane secondaire ou chorion formée également dans l'ovaire mais sécrétée par les cellules folliculaires qui entourent l'ovocyte

- les membranes tertiaires qui constituent l'enveloppe de l'oeuf et qui sont sécrétées par le tractus génital, en particulier par les glandes nidamentaires.

## II - ETUDE DESCRIPTIVE DES PREMIERS STADES DU DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

### A) La segmentation

La segmentation, limitée au disque germinatif, est partielle comme chez tous les oeufs télolécithes. La masse du vitellus n'est pas atteinte par les cloisonnements cellulaires. L'oeuf de Seiche dont la segmentation est discoïdale, appartient au type méroblastique.

#### a) Premier clivage .....

Le premier sillon de segmentation (s1, fig. 2) apparaît deux à dix heures après la ponte ; il est méridien et divise le disque germinatif de façon symétrique.

#### b) Deuxième clivage (Fig. 2, a et Pl. II, fig. a) .....

Les deuxièmes plans de division (s2, fig. 2) sont légèrement obliques par rapport au premier. Cette division inégale se traduit par la formation de quatre éléments, deux grands et deux petits, disposés symétriquement par rapport au premier plan de segmentation. Le premier plan de clivage (s1) coïncide donc avec le plan de symétrie bilatérale du disque germinatif en segmentation.

#### c) Troisième clivage (Fig. 2, b et Pl. II, fig. b) .....

Chaque quadrant antérieur est partagé en deux parties presque égales par un sillon radial (s3, fig. 2, b), oblique par rapport au deuxième plan de segmentation. Les éléments postérieurs sont divisés inégalement par deux sillons parallèles au premier plan de clivage. A ce stade, le disque germinatif présente une symétrie bilatérale bien nette.

Pour faciliter la compréhension des modalités de la segmentation dans les stades ultérieurs, nous avons adopté une nomenclature tout à fait arbitraire : à la fin du troisième clivage, le blastoderme comprend de part et d'autre du plan de symétrie bilatérale quatre éléments. On les dénommera A, B, C, D, A étant le plus antérieur, D, le plus postérieur et le plus étroit (Fig. 2, b).

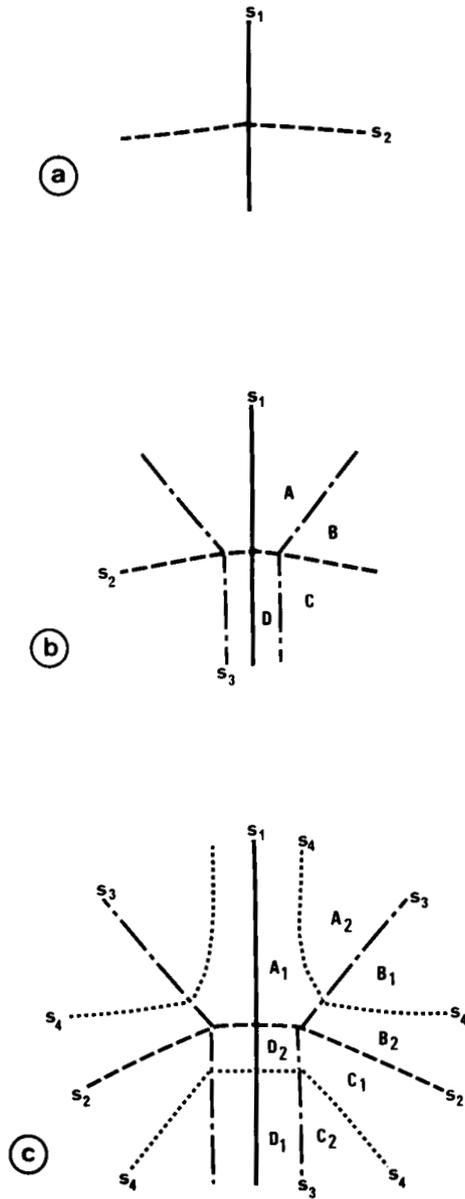


Fig. 2. - Représentation schématique de la segmentation durant les premiers stades.

- a = stade à 4 cellules
- b = stade à 8 cellules
- c = stade à 16 cellules

$s_1, s_2, s_3, s_4$  = plans de clivages successifs.

d) Quatrième clivage (Fig. 2, c et Pl. II, fig. c)

A partir du quatrième clivage, les divisions deviennent asynchrones. Elles affectent d'abord les cellules A, puis les cellules B et ainsi de suite.

A, B, C sont divisés longitudinalement par un sillon radial, chacun d'eux formant deux cellules **inégales** A1 et A2, B1 et B2, C1 et C2, (s4, fig. 2, c). D se divise en dernier d'une façon très particulière : le plan de clivage n'est plus du type radial, mais frontal, perpendiculaire au plan de symétrie du disque germinatif. Ce sillon partage l'élément D en deux cellules très inégales 1 et D2.

A l'issue du quatrième clivage, le blastoderme se compose de deux catégories d'éléments : d'une part, deux cellules centrales parfaitement délimitées, d'autre part, quatorze **éléments** marginaux dépourvus de limite périphérique et en continuité avec la fine couche cytoplasmique périovulaire ; ce sont respectivement les blastomères et les blastocônes ainsi définis par VIALLETON (1888).

e) Cinquième clivage (Pl. II, fig. d)

Les divisions se poursuivent de façon inégale et asynchrone. Elles affectent d'abord les blastocônes A1, puis A2, B1, ..... ; D1 et D2 se divisent en dernier. Les résultats de ce cinquième clivage sont rassemblés dans le tableau 1.

Ainsi il apparaît que les blastocônes A, B, C d'un disque germinatif à huit cellules se comportent de la même **façon** et produisent chacun un blastomère et trois blastocônes alors que chaque blastocône D donne naissance à un blastocône et trois blastomères, ces derniers étant de plus petite taille que les blastomères issus des éléments A, B, C. Le cinquième clivage accompli, le blastoderme se compose de trente deux éléments, douze blastomères et vingt blastocônes, répartis symétriquement de part et d'autre du premier plan de segmentation.

f) Clivages ultérieurs

Au delà du cinquième clivage, il devient difficile de suivre régulièrement les divisions des blastomères et des blastocônes. Après le sixième clivage, le blastoderme est formé de soixante-quatre éléments :

les douze blastomères du stade précédent se sont dédoublés, formant vingt-quatre blastomères ; les vingt blastocônes produisent vingt-huit blastocônes et douze blastomères. Au stade soixante-quatre cellules, nous avons donc : trente-six blastomères et vingt-huit blastocônes (Pl. II, fig.e). A partir de ce stade, la symétrie bilatérale est de moins en moins apparente et il devient impossible de repérer le plan de symétrie du disque germinatif.

Tableau 1 : Composition du disque germinatif à l'issue du cinquième clivage. - B1 : blastocône - b1 : blastomère.

Eléments du disque germinatif après le quatrième clivage	Nature du plan de division	Résultats après le cinquième clivage
A1 (B1)	Frontal	1 blastomère 1 blastocône
A2 (B1)	Radial	2 blastocônes
B1 (B1)	Radial	2 blastocônes
B2 (B1)	Frontal	1 blastomère 1 blastocône
C1 (B1)	Frontal	1 blastomère 1 blastocône
C2 (B1)	Radial	2 blastocônes
D1 (B1)	Frontal	1 blastomère 1 blastocône
D2 (b1)	Frontal	2 blastomères

La segmentation se poursuit régulièrement comme une bipartition de tous les éléments du blastoderme, le nombre de blastomères augmentant plus rapidement que celui des blastocônes (Pl. II, fig. f). La figure g (Pl. II) représente un blastoderme en fin de segmentation. Un tel blastodisque, qui s'est accru régulièrement durant la segmentation aux dépens de la couche cytoplasmique périovulaire, se compose de deux zones bien

distinctes : la zone centrale est occupée par un grand nombre de blastomères dont la taille augmente progressivement du centre vers la périphérie ; la zone marginale est constituée par les blastocônes. Ces derniers ont un aspect assez particulier en fin de segmentation. Ils ne sont plus contigus comme c'était le cas dans les stades précédents. Ils ont acquis une forme caractéristique, en "massue" (VIALLETON, 1888), avec une partie renflée renfermant le noyau, et une partie effilée en continuité avec la mince lame cytoplasmique qui enveloppe l'oeuf. En coupe (Fig. 3, a et Pl. IV, fig. a), un tel blastoderme apparaît sous forme d'un disque composé d'une seule couche de cellules, reposant directement sur le vitellus insegmenté et n'ayant que des rapports de contiguïté avec la masse vitelline. La segmentation de l'oeuf de Seiche aboutit donc à la formation d'une disco-blastule dont la cavité de segmentation blastocoele est virtuelle.

Les caractères de la segmentation de l'oeuf de Seiche se retrouvent dans leur ensemble chez les autres Céphalopodes (FIELDS, 1965 ; NAEF, 1928 ; WATASE, 1891) ; les différences portent surtout sur les modalités des clivages successifs. Chez *Loligo opalescens* par exemple, le stade à seize cellules se compose de douze blastocônes et quatre blastomères (FIELDS, 1965). Si ces différences restent minimes à l'intérieur du groupe des Décapodes, elles sont beaucoup plus marquées entre ceux-ci et les Octopodes (SACARRAO, 1961). Mais le type méroblastique de la segmentation constitue un trait caractéristique du développement des Céphalopodes et permet de les opposer aux autres Mollusques où la segmentation totale spirale est de règle. La segmentation partielle, discoïdale est d'ailleurs assez rare chez les Invertébrés : on ne la rencontre que chez les Scorpions et les Pyrosomes (DAWYDOFF, 1928).

#### B) La gastrulation

Les deux zones du blastoderme en fin de segmentation, zones marginale et centrale, sont le siège de modifications assez complexes dont l'ensemble constitue les processus de la gastrulation.

a) Premières différenciations de la Discoblastule

1) Formation du syncytium vitellin

Les premiers changements que l'on observe dans la discoblastule affectent les blastocônes. Les noyaux de ces éléments marginaux se multiplient activement ; chaque blastocône se transforme en un groupe de deux à quatre éléments polygonaux formant, à la périphérie du blastoderme, des rayons assez larges auxquels VIALLETON (1888) a donné le nom de "files radiales" (Pl. III, fig. a). Ces cellules polygonales s'arrondissent et commencent à s'écarter les unes des autres. Leur masse cytoplasmique se confond progressivement avec la mince lame protoplasmique qui enveloppe l'oeuf. On assiste donc à une véritable dislocation des éléments des files radiales : elle commence à l'extrémité de ces dernières et aboutit à la formation des "noyaux vitellins" (Pl. III, fig. b et Pl. IV, fig. b).

Lorsque les transformations des éléments des files radiales sont achevées, la zone marginale du blastoderme, occupée en fin de segmentation par les blastocônes, a pris une structure particulière. Elle consiste maintenant en une mince bande protoplasmique continue et parsemée de noyaux vitellins (Fig. 3, b). Cette zone péri-blastodermique correspond au syncytium vitellin encore appelée "membrane périvitelline" (VIALLETON, 1888) ou "yolk epithelium" (LANKESTER, 1875).

2) Formation du feuillet interne

La deuxième différenciation de la discoblastule est concomitante de l'apparition des files radiales et des noyaux vitellins et se produit au niveau des grands blastomères périphériques de la région centrale du blastoderme en fin de segmentation. Ces cellules marginales sont en effet le siège d'une prolifération active. Mais l'axe du fuseau de division qui était horizontal durant la segmentation (Pl. IV, fig. a), devient vertical ou légèrement oblique, de sorte que chaque blastomère périphérique en se divisant, donne naissance à deux cellules superposées : les cellules profondes constituent l'ébauche du feuillet interne. Ce dernier résulte donc d'une délamination mitotique des blastomères périphériques de la discoblastule. Les éléments profonds engendrés par délamination se

multiplient à leur tour (Pl. IV, fig. b). Finalement le feuillet interne se présente sous la forme d'un anneau circulaire (Pl. III, fig. a, b), formé de trois à cinq couches de cellules (Fig 3, b et Pl. IV, fig. b), situé à la partie marginale du blastoderme : il représente l'ébauche de l'entomésoderme. A l'intérieur de cet anneau, la zone centrale présente peu de modifications et est constituée d'une seule couche de cellules cubiques reposant directement sur le vitellus.

A l'issue de ces premières différenciations de la discoblastule, le germe se compose donc d'un feuillet externe, doublé marginalement d'un feuillet interne pluristratifié et entouré par le syncytium vitellin dont l'existence est révélée par les noyaux vitellins, situés près du bord du blastoderme.

La gastrulation se poursuit et devient de plus en plus complexe par le fait que les différents processus qui la caractérisent, se font de façon presque synchrone. Le résultat est la mise en place des feuillets germinatifs et la formation de l'embryon.

b) Mise en place des feuillets germinatifs  
.....

Pour faciliter la compréhension de la suite de la gastrulation, nous avons divisé les mécanismes gastruléens en quatre grandes étapes, tout en ne perdant pas de vue qu'ils s'effectuent d'une façon presque simultanée.

1) Extension du syncytium vitellin

Les noyaux du syncytium vitellin qui étaient limités jusqu'alors à une zone étroite à la périphérie du blastoderme, se multiplient et migrent dans la fine couche cytoplasmique qui enveloppe l'oeuf. Par cette colonisation de la zone périovulaire, le syncytium vitellin enveloppe progressivement la masse vitelline et finalement tout le vitellus se trouve inclus dans une sorte de sac syncytial. Ce recouvrement du vitellus par la membrane périvitelline est d'ailleurs assez rapide et il est difficile de suivre la progression de cette épibolie, étant donné l'extrême minceur et la fragilité du syncytium vitellin. Sur coupe, son existence n'est d'ailleurs révélée que par ses noyaux qui apparaissent comme des éléments ovalaires de grand taille, d'environ 10  $\mu$  sur 26  $\mu$ , pauvres en chromatine et pourvus d'un ou deux nucléoles.

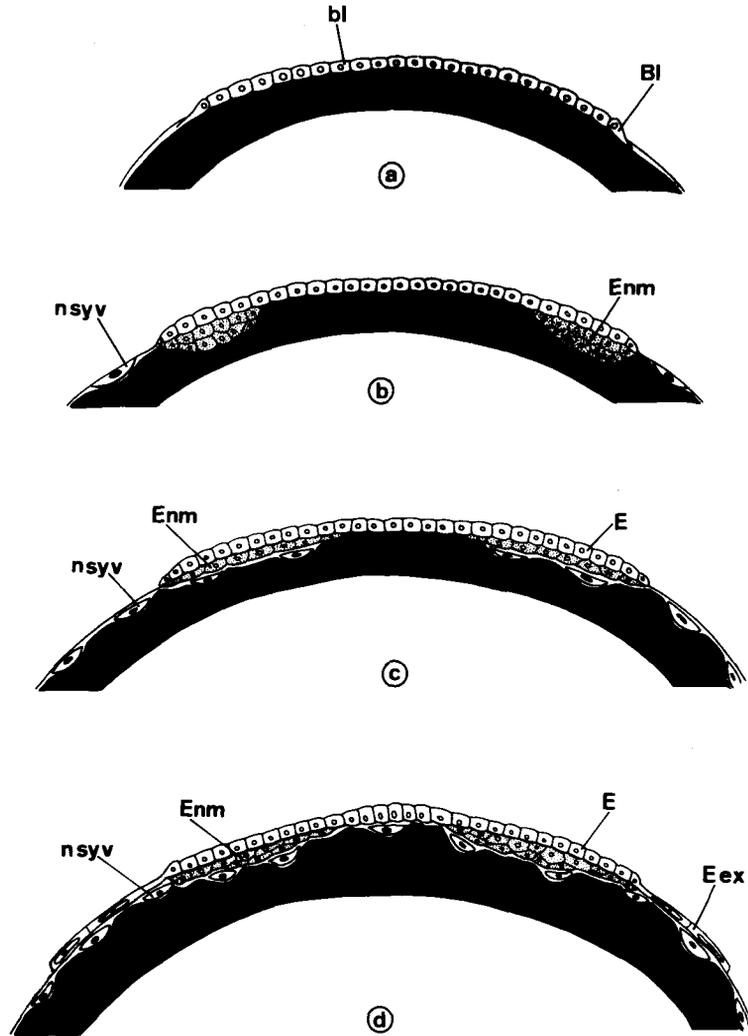


Fig. 3. - Coupes méridiennes schématiques montrant la mise en place des feuillets chez *Sepia officinalis* L.

a = Discoblastule

b, c, d = Stades de plus en plus avancés de la gastrulation.

Bl. : blastocône ; bl. : blastomère ; E. : Ectoderme embryonnaire ; E.ex. : ectoderme extra-embryonnaire ; Enm. : entomesoderme ; n.sy.v. : noyau du syncytium vitellin.

Pendant que le syncytium vitellin enveloppe le vitellus, sa limite interne au contact du blastoderme s'intercale entre ce dernier et le vitellus en progressant lentement vers le centre du blastoderme. Au début, le syncytium vitellin ne s'étend pas sous la région centrale du blastodisque (Fig. 3, c et Pl. IV, fig. c), mais ultérieurement, il est continu et s'interpose partout entre le vitellus et le disque germinatif (Fig. 3, d).

Ainsi le syncytium vitellin se répand à la fois à la surface du vitellus en direction du pôle végétatif<sup>st</sup> entre le vitellus et l'embryon. Finalement, la masse vitelline tout entière se trouve enveloppée par la membrane périvitelline. Le rôle physiologique de cette dernière a été particulièrement mis en évidence par PORTMANN et BIDDER (1928), KONOPACKI (1933) et SACARRAO (1943, 1945). Très précocement, elle intervient dans la digestion de la masse vitelline, les cellules blastodermiques absorbant directement le vitellus liquéfié par le syncytium vitellin. Selon SACARRAO (1945) "le syncytium vitellin doit être envisagé comme un véritable organe embryonnaire qui se comporte dès son origine comme un tissu spécialisé ayant des fonctions trophiques".

## 2) Mise en place du feuillet interne

En même temps que s'opère l'extension de la membrane périvitelline sur le vitellus et sous le blastoderme, la couche interne progresse vers le centre du blastodisque. Cette progression centripète se traduit à l'observation par une réduction du diamètre de la région centrale du blastoderme (Pl. III, fig. c). Elle est presque synchronisée de celle des noyaux du syncytium vitellin. Par un agencement des cellules entre elles, le feuillet profond pluristratifié devient unistratifié (Fig. 3, c et Pl. IV, fig. c). Le blastoderme se compose alors de deux feuillets, sauf dans sa région la plus centrale qui est constituée encore pendant un certain temps d'une seule couche de cellules. Ce stade à deux feuillets persiste pendant toute la durée de la gastrulation, quelques modifications affectant cependant le feuillet interne, sous forme d'épaississements bien localisés où se formeront les premières ébauches embryonnaires.

A la fin de la gastrulation, les cellules les plus profondes du feuillet interne s'organisent en une couche unique de cellules épithéliales qui se distinguent nettement des autres cellules de ce même feuillet. La différenciation ultérieure de cette couche épithéliale montre, comme nous le verrons dans le chapitre II, qu'elle est à l'origine d'une partie du tube digestif et qu'elle doit être considérée comme l'endoderme, le reste du feuillet interne constituant le mésoderme (Pl. V, fig. g).

Ces observations nous permettent de conclure que le feuillet interne isolé par délamination, correspond à un entomésoderme dont la dissociation en endoderme et mésoderme s'accomplit tardivement, à la fin de la gastrulation. La couche externe, dès le moment de la formation du feuillet interne, a la valeur d'un ectoderme car aucune prolifération engendrant de nouveaux éléments profonds ne s'y produira, "la délamination étant un phénomène qui ne se répète pas" (SACARRAO, 1952a, 1953).

### 3) Accroissement du disque embryonnaire

Pendant que s'effectue la mise en place de l'entomésoderme et du syncytium vitellin, le disque embryonnaire s'étend progressivement sur le vitellus et la membrane périvitelline en direction du pôle végétatif. Cet accroissement du blastoderme s'effectue par son bord externe, la zone centrale gardant à peu près les mêmes dimensions (Pl. III, fig. c, d). Chez la Seiche, le disque embryonnaire n'enveloppe pas toute la masse vitelline de l'oeuf et reste localisé à la région animale de ce dernier, le reste du vitellus n'étant recouvert au début que par le syncytium vitellin.

A un stade plus avancé, le bord du blastoderme, tout en continuant de s'accroître, devient plus mince (Pl. III, fig. d). Toute la partie du blastoderme comprise à l'intérieur de cette zone amincie, représente l'aire embryonnaire qui fournira la totalité des organes de l'embryon. La zone amincie du blastodisque constitue, avec le syncytium vitellin et le vitellus l'aire extra-embryonnaire. Sur coupe, cette mince bande péri-blastodermique apparaît comme un simple épithélium prolongeant l'ectoderme de l'aire embryonnaire. Ce feuillet ectodermique extra-embryonnaire se distingue cependant nettement de l'ectoderme embryonnaire ; il est formé de cellules à noyaux allongés, alors que celui de l'aire embryonnaire est constitué de cellules cubiques (Pl. IV, fig. j).

L'ectoderme extra-embryonnaire va progressivement recouvrir le syncytium vitellin et la masse vitelline. Ce deuxième mouvement d'épibolie est beaucoup plus lent que celui de la membrane périvitelline. Le bord d'enveloppement de ce feuillet ectodermique peut être assimilé à un blastopore vitellin tel qu'on le décrit chez les Poissons Téléostéens (BRACHET, 1935). Finalement le vitellus est totalement recouvert par le syncytium vitellin et l'ectoderme extra-embryonnaire : la gastrulation est alors achevée (Pl. IV, fig. f). La masse deutoplasmique entourée de ses deux feuillets forme le sac vitellin externe. Ultérieurement, des cellules mésodermiques d'origine embryonnaire migrent dans l'aire extra-embryonnaire, sous l'ectoderme du sac vitellin externe. Elles se différencient en fibres musculaires à l'origine des contractions de l'organe vitellin. A un stade plus avancé, un sinus sanguin périvitellin apparaît entre l'ectoderme extra-embryonnaire et le syncytium vitellin (Pl. IX, fig. a).

Pendant que s'effectuent l'accroissement de l'aire embryonnaire et le vaste mouvement épibolique, apparaissent les premières ébauches de l'embryon.

La gastrulation qui est l'ensemble des processus morphogénétiques mettant en place les feuillets, se réalise donc chez la Seiche selon quatre modalités :

1°) Différenciation précoce du syncytium vitellin. Chez la seiche et plus généralement chez les Décapodes (FIELDS, 1965 chez *Loligo opalescens*), elle est précédée d'une multiplication préalable des blastocônes, alors que chez les Octopodes, les cellules marginales de la discobastule se transforment directement en noyaux vitellins (*Tremoctopus violaceus* : SACARRAO, 1949).

2°) Formation de l'entomésoderme. Le feuillet interne s'isole par délamination mitotique et son évolution ultérieure se termine par la mise en place définitive des feuillets endodermique et mésodermique.

3°) Epibolie. Chez *Sepia*, comme chez tous les Céphalopodes ayant des oeufs riches en vitellus (*Eledone*, *Loligo*), l'aire embryonnaire ne recouvre que partiellement la masse vitelline, le reste du vitellus

n'est recouvert que par l'ectoderme extra-embryonnaire, cette épibolie se réalisant plus tardivement que celle du syncytium vitellin. Par contre, chez les Céphalopodes aux oeufs plus pauvres en vitellus, le blastoderme enveloppe finalement toute la masse deutoplasmique, les progressions du syncytium vitellin et du bord du disque embryonnaire étant alors synchrones.

4°) Différenciations précoces des premières ébauches embryonnaires. Elles apparaissent au moment où le feuillet ectodermique extra-embryonnaire devient visible (Pl. III, fig. d), donc bien avant la fin de gastrulation. Elles se localisent uniquement dans l'aire embryonnaire, la zone extra-embryonnaire n'intervenant aucunement dans les processus morphogénétiques. A la fin de la gastrulation, l'organisation de la Seiche est déjà bien dessinée à la surface du disque embryonnaire. L'apparition et la différenciation de ces premiers organes seront étudiées dans la troisième partie de ce chapitre.

L'étude des feuillets germinatifs des Céphalopodes a fait l'objet de nombreux travaux et a donné lieu à des interprétations diverses. BOBRETZKY (1877), FAUSSEK (1901), USSOW (1881), VIALLETON (1888) considèrent le feuillet interne comme le mésoderme. Selon FAUSSEK, l'endoderme se formerait aux dépens du feuillet mésodermique ; par contre, VIALLETON suppose que la plaque endodermique dérive du syncytium vitellin. TEICHMANN (1903) a donné une interprétation tout à fait opposée ; selon cet auteur, le feuillet interne constitue à lui-seul l'endoderme, le mésoderme se formant plus tard par une prolifération locale de l'ectoderme.

Ces divergences des auteurs anciens sur la signification des feuillets germinatifs sont dues certainement à la différenciation tardive de la plaque endodermique, le feuillet interne devant être considéré dès son ~~origine~~ origine comme un complexe entomésodermique, tel qu'on le décrit chez les Vertébrés.

III - TABLE DE DEVELOPPEMENT

A) Remarque préliminaire

MANGOLD-WIRZ (1963) et RICHARD (1971) ont montré que la durée de l'incubation est très sensible aux variations de température de l'eau de mer dans laquelle les pontes sont maintenues, et en particulier que le développement embryonnaire est accéléré par la température (Tableaux 2 et 3).

Tableau 2 : Influence de la température sur la durée d'incubation des oeufs de *Sepia officinalis* L. d'après les résultats de MANGOLD-WIRZ (1963).

Température moyenne (°C)	Temps d'incubation (jours)
21,4	31
18,4	47
17,2	52
15,9	69
15	87

Tableau 3 : Influence de la température sur la durée d'incubation (élevage en eau thermostatisée) d'après les résultats de RICHARD (1971).

Température moyenne (°C)	Temps d'incubation (jours)
20	38 ± 3
15	81 ± 4

Jusqu'à présent, nous n'avons utilisé que des pontes maintenues dans des conditions naturelles, c'est-à-dire dans de l'eau de mer dont la température subit les variations saisonnières normales (Fig. 4 et tableau 4).

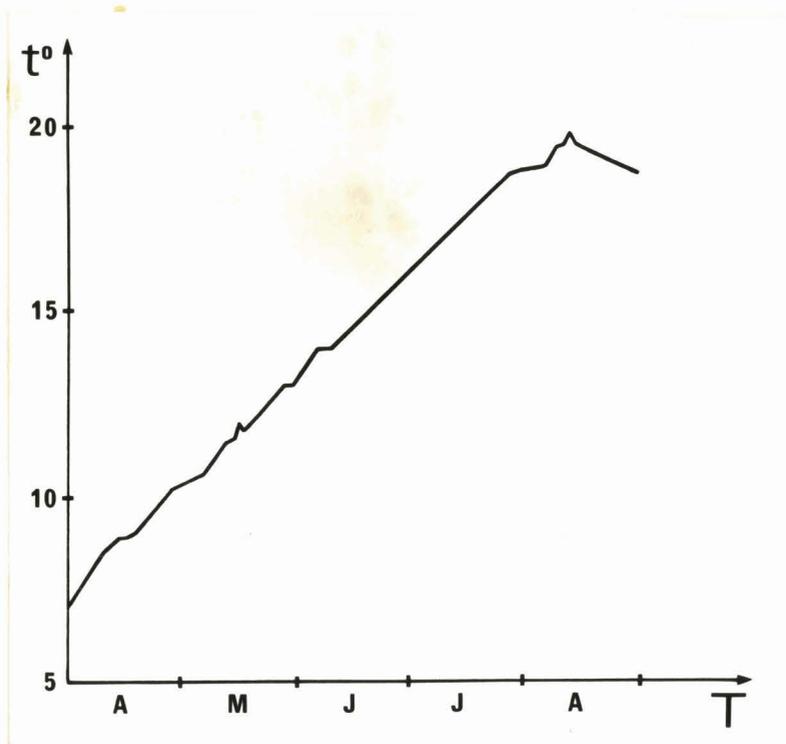


Fig. 4. - Variations thermiques de l'eau de mer à WIMEREUX (eau de circuit de pompage), durant les mois d'Avril à Août 1969.

Le tableau 4 montre en particulier l'influence de la température de l'eau de mer, au moment de la ponte, sur les durées d'incubation et sur les différentes étapes de la vie embryonnaire de la Seiche.

Pour ces raisons, nous ne pouvons dater de façon précise les différents stades de notre table. Seul un élevage en eau de mer thermostatisée et à différentes températures nous permettrait de combler cette lacune.

Tableau 4 : Influence de la température de l'eau de mer au moment de la ponte sur le développement embryonnaire de la Seiche

Date de la ponte	Température de l'eau au moment de la ponte (°C)	FIN DE LA GASTRULATION		Date de l'éclosion	Température de l'eau à l'éclosion (°C)	Temps d'incubation (jours)
		Date	Nombre de jours après la ponte			
15/5/69	11,6	11/6/69	28	14/7/69	17,4	61
9/6/69	14	22/6/69	19	27/7/69	18,6	49
23/6/69	15,4	8/7/69	16	6/8/69	19	45
28/6/69	15,8	11/7/69	14	10/8/69	19,5	44

#### B) Description des stades

Nous divisons le développement embryonnaire de la Seiche en trois grandes périodes :

- la segmentation (Stades 1 à 9)
- la gastrulation (Stades 10 à 17).

Elle débute par la mise en place de l'entoméso-derme. Nous considérons la gastrulation achevée lorsque le vitellus est totalement recouvert par le syncytium vitellin et l'ectoderme extra-embryonnaire. Le degré d'épibolie indiqué pour les stades 14 à 17 est relatif à l'ectoderme extra-embryonnaire, le syncytium vitellin ayant déjà recouvert le vitellus.

- l'organogénèse (Stades 18 à 30).

Elle s'étend de la fermeture du blastopore vitellin à la résorption plus ou moins complète du sac vitellin externe. Cette période se termine à l'éclosion. Les indications de taille données pour les stades 22 à 30 se réfèrent à la longueur moyenne dorsale du manteau.

Comme nous l'avons mentionné, les différents stades ne sont pas datés. Cependant, à titre indicatif, nous avons rassemblé dans le tableau 5 les données relatives à la durée des trois périodes du développement embryonnaire.

Tableau 5 : Les trois périodes de la vie embryonnaire de la Seiche.

Date de la ponte	SEGMENTATION			GASTRULATION			ORGANOGENESE			Temps d'incubation (jours)
	Début	Fin	Durée (jours)	Début	Fin	Durée (jours)	Début	Fin (éclosion)	Durée (jours)	
23/6 1969	23/6	25/6	3	26/6	8/7	13	9/7	6/8	29	45

Nous constatons que la troisième période de la vie embryonnaire est très longue et représente environ les 2/3 du temps d'incubation. Cette troisième étape du développement correspond en effet à la phase de croissance embryonnaire qui est très importante chez la Seiche, la longueur moyenne dorsale du manteau passant de 0,5 mm à 7 mm à l'éclosion.

a) Segmentation

- Stade 1. - Oeuf fécondé insegmenté.
- Stade 2. - Stade à deux cellules. Le premier plan de segmentation est méridien et coïncide avec le plan de symétrie bilatérale du disque germinatif.
- Stade 3. - (Pl. II, fig. a).  
Stade à quatre cellules. Dès le stade 3, la segmentation devient donc inégale mais la symétrie bilatérale persiste. Sur la figure a (Pl. II), ce plan de symétrie est orienté selon X - Y.
- Stade 4. - (Pl. II, fig. b).  
Stade à huit cellules. Les divisions deviennent inégales et asynchrones.
- Stade 5. - (Pl. II, fig. c).  
Stade à seize cellules : deux blastomères et quatorze blastocônes. Le blastoderme présente encore une symétrie bilatérale bien nette.

Stade 6. - (Pl. II, fig. d).

Stade à trente-deux cellules : douze blastomères et vingt blastocônes.

Stade 7. - (Pl. II, fig. e).

Stade à soixantequatre cellules : trente six blastomères et vingt huit blastocônes.

Stade 8. - (Pl. II, fig. f).

Morula : segmentation avancée. Les blastomères forment un disque central entouré par les blastocônes.  
La symétrie bilatérale n'est plus apparente.

Stade 9. - (Pl. II, fig. g).

Blastula : fin de segmentation. Les blastocônes ne sont plus contigus. Ils ont une forme caractéristique en massue.

b) Gastrulation  
.....

Stade 10. - (Pl. III, fig. a).

Début de la gastrulation qui se traduit par l'apparition de l'anneau entomésodermique à la périphérie du blastoderme.  
A l'extérieur de cet anneau, les noyaux des blastocônes se divisent, formant des files radiales.

Stade 11. - (Pl. III, fig. b).

Extension de l'anneau entomésodermique.  
Apparition des noyaux vitellins qui se forment à partir des éléments des files radiales.

Stade 12. - (Pl. III, fig. c).

Le blastoderme présente trois zones bien distinctes :

- une région centrale où se formera le sac de la coquille,
- une région moyenne correspondant à l'entomésoderme.

C'est à ce stade que se termine la progression du feuillet interne vers le centre du blastoderme,

- une région périphérique étroite : la membrane périvitelline ou syncytium vitellin.

Dès ce stade, on peut distinguer une aire embryonnaire (régions centrale et moyenne) et une aire extra-embryonnaire représentée par le syncytium vitellin et le vitellus.

Stade 13. - (Pl. III, fig. d).

Début de formation de l'ébauche embryonnaire qui présente une symétrie bilatérale marquée. L'aire embryonnaire comporte encore deux parties :

- une région centrale dont le bord devient plus saillant: c'est le futur sac de la coquille. Au centre, la glande coquillière devient visible sous forme d'une petite tache circulaire,
- une région périphérique où s'esquisse une différenciation morphologique sous forme d'épaississements symétriques. C'est par le bord externe de cette zone que se fait l'accroissement de l'aire embryonnaire qui commence à ce stade.

Dans l'aire extra-embryonnaire, le syncytium vitellin commence à recouvrir le vitellus pendant que l'ectoderme extra-embryonnaire se différencie sur le pourtour de la zone embryonnaire.

Stade 14. - (Pl. III, fig. e).

Epibolie 1/5

L'aire embryonnaire s'accroît et poursuit sa différenciation ; l'apparition de certaines ébauches permet d'orienter le futur embryon :

- épaississements ovalaires dorso-latéraux qui formeront les parties latérales de la tête et les yeux ; ce sont les lobes céphaliques de KOLLIKER.
- épaississement plus marqué du cercle central à l'origine du manteau.
- épaississement ventral à l'origine des bras (épaississement brachial).

Stade 15. - (Pl. III, fig. f).

L'accroissement de l'aire embryonnaire est achevé mais le feuillet ectodermique continue de recouvrir le vitellus (épibolie : 1/3).

L'épaississement qui limitait la zone centrale s'est élargi en forme d'écusson pentagonal dont la pointe est orientée ventralement.

Autour du sac coquillier apparaissent de nouveaux épaissements qui correspondent aux ébauches de l'entonnoir et des branchies.

Les lobes céphaliques se sont accrus considérablement.

Apparition de l'ébauche oculaire sous forme d'épaississement plus marqué dans la moitié supérieure de chaque lobe céphalique.

L'épaississement brachial enveloppe maintenant les lobes céphaliques ; les ébauches des bras commencent à s'individualiser.

Stade 16. - (Fig. 5 et Pl. III, fig. g).

Epibolie : 2/3

Invagination du stomodeum et apparition de la bouche.

Formation de la vésicule optique primaire par invagination de l'ébauche oculaire.

Ebauche paires des bras 5, 4, 3, 2, l'ébauche 3 étant plus discrète.

Ebauches des branchies bien nettes.

Apparition de l'entonnoir sous forme de deux paires d'ébauches bien distinctes et symétriques par rapport à l'axe du blastoderme :

- deux épaisissements latéraux correspondent à la base de l'entonnoir et aux muscles rétracteurs du siphon,
- deux replis ventraux, correspondent au tube de l'entonnoir.

Apparition des statocystes sous forme d'épaississements circulaires.

Stade 17. - (Pl. IV, fig. d, e, f).

Stade du bouchon vitellin : environ 5/6 du vitellus sont recouverts par le syncytium vitellin et l'ectoderme extra-embryonnaire.

Vésicule optique primaire à demi-fermée.

Les dix ébauches des bras sont visibles : B5, B4, B2 sont dédoublées, B1 et B3 sont encore simples et moins développées.

Les ébauches des autres organes s'accroissent.

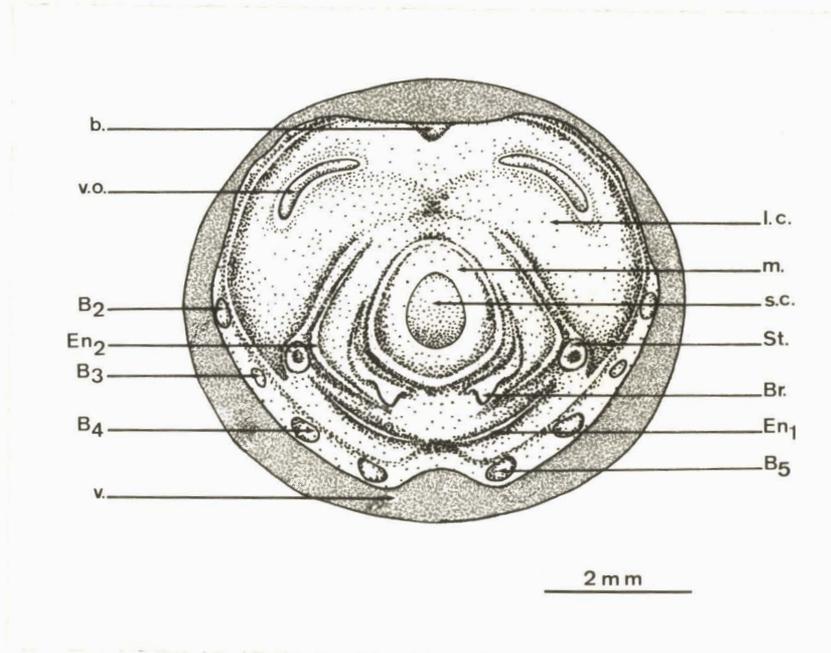


Fig. 5. - Schéma représentant l'oeuf de *Sepia officinalis* L. au stade 16.

b. : future bouche ; B2, B3, B4, B5 : bras 2, 3, 4, 5 ;  
Br. : ébauches des branchies ; En1 : ébauche du tube de  
l'entonnoir ; En2 : ébauche de la base et des muscles  
rétracteurs de l'entonnoir ; l.c. : lobe céphalique de  
KOLLIKER ; m. : manteau ; s.c. sac coquillier ; st. : sta-  
tocystes ; V. : vitellus dont les 2/3 seront recouverts par  
l'ectoderme extra-embryonnaire ; v.o. : vésicule optique  
primaire.

c) Organogenèse  
.....

Stade 16. - (Pl. V, fig. a).

Le sac vitellin externe est définitivement constitué (vitellus + syncytium vitellin + ectoderme extra-embryonnaire).

Vésicule optique primaire fermée.

Bouche bien délimitée.

Branchies pédiculisées.

Bord du manteau plus épaissi et légèrement relevé.

L'anus apparaît sous la forme d'un petit mamelon impair et médian, situé entre les branchies.

Stade 19. - (Pl. V, fig. d et e).

Début de pédiculisation de l'embryon : constriction entre l'embryon et le sac vitellin externe.

Fermeture du sac coquillier.

Les bords du manteau commencent à se rabattre sur le blastoderme et à recouvrir les branchies.

Les replis du tube de l'entonnoir se sont soudés aux replis correspondant de la base et des muscles rétracteurs du siphon.

Les dix ébauches des bras sont paires.

Invagination des statocystes.

Glandes salivaires visibles au fond du stomodeum.

Stade 20. - (Pl. VI, fig. a et b).

La séparation entre l'embryon et le sac vitellin externe est plus accusée.

Le sac coquillier est fermé.

Les statocystes se sont invaginés, mais s'ouvrent encore à l'extérieur.

L'ébauche dédoublée des bras commence à s'estomper :

B3 est encore plus réduit,

B4 plus développé que les autres correspond aux futurs tentacules préhenseurs.

Les ébauches du tube de l'entonnoir se sont réunies entre elles sur la ligne médiane.

Ebauche des lobes optiques sous forme de masses proéminentes en arrière de l'oeil.

Le manteau continue sa progression et recouvre la base des branchies.

Apparition des nageoires.

Stade 21. - (Pl. VI, fig. c et d).

Les bras 5, 4, 3, 2 sont ramenés ventralement tandis que les bras dorsaux se situent près de la bouche.

Apparition des replis de l'iris.

Les extrémités antérieures des ébauches tubaires de l'entonnoir se sont rapprochées.

Ebauches du cristallin et des ventouses sur les bras.  
Différenciation des branchies : deux à trois feuillets  
branchiaux apparaissent sous forme de petits plis trans-  
versaux par rapport à l'axe des branchies.  
Lobes optiques proéminents en arrière de l'oeil.

Stade 22. - (Pl. VI, fig. e et f).

Soudure des ébauches de la partie tubaire de l'entonnoir  
par leur face interne et par leurs extrémités antérieures.  
Cristallin sous forme de baguette réfringente.  
Le manteau recouvre environ la moitié des branchies.  
Longueur dorsale du manteau :  $0,8 \pm 0,1$  mm

Stade 23. - (Pl. VI, fig. g et h).

Les ébauches antérieures de l'entonnoir ont totalement  
fusionné pour former le tube siphonal. Les parties posté-  
rieures de l'entonnoir (base et muscles du siphon) laissent  
entre elles une ouverture triangulaire.  
Présence de six à sept feuillets branchiaux.  
Apparition de l'organe d'Hoyle (glande de l'éclosion).  
Longueur dorsale du manteau :  $1,1 \pm 0,1$  mm.

Stade 24. - (Pl. VI, fig. i et j).

L'entonnoir est définitivement constitué.  
Le bord du manteau recouvre la base de l'entonnoir et la  
papille anale laissant découvrir les extrémités des  
branchies.  
Cristallin sphérique.  
Début de pigmentation de la rétine en jaune-orangé.  
Longueur dorsale du manteau :  $1,5 \pm 0,2$  mm.

Stade 25. - (Pl. VII, fig. a et b).

Le manteau a totalement recouvert les branchies et les mus-  
cles de l'entonnoir.  
Rétine orangée.  
Longueur dorsale du manteau :  $2 \pm 0,2$  mm.

- Stade 26. - (Pl. VII, fig. c et d).  
Poche du noir visible sur la face ventrale.  
Rétine orangé-foncé.  
Apparition de la cornée secondaire.  
Apparition de quelques chromatophores jaune-orangé sur la face dorsale et sur les flancs.  
Organe d'Hoyle bien apparent sous forme d'ancre.  
Longueur dorsale du manteau :  $3 \pm 0,3$  mm.
- Stade 27. - (Pl. VII, fig. e et f).  
La cornée secondaire recouvre la moitié de l'oeil.  
Rétine rouge-orangé.  
Chromatophores dorsaux plus nombreux et plus foncés (orangés).  
Longueur dorsale du manteau :  $4 \pm 0,3$  mm.
- Stade 28. - (Pl. VIII, fig. a).  
Oeil entièrement recouvert par la cornée secondaire.  
Rétine marron.  
Longueur dorsale du manteau :  $4,7 \pm 0,3$  mm.
- Stade 29. - (Pl. VIII, fig. b).  
Apparition de la paupière secondaire ventrale et des chromatophores sur la face ventrale.  
Chromatophores dorsaux très nombreux et foncé (marron-noir).  
Longueur dorsale du manteau :  $5,5 \pm 0,4$  mm.
- Stade 30. - (Pl. VIII, fig. c et d).  
Stade de l'éclosion.  
Pupille en W.  
Sac vitellin externe totalement résorbé ou presque.  
Longueur dorsale du manteau :  $7 + 1$  mm.

Le développement de *Sepia officinalis* est direct et ne comporte pas d'étape larvaire ; en effet, à sa sortie de l'oeuf, l'embryon est une véritable petite seiche qui commence à se nourrir entre les deuxième et cinquième jours après l'éclosion.

#### IV - ETUDE DE LA DIFFÉRENCIATION DES PREMIERES EBAUCHES EMBRYONNAIRES

Nous venons de voir que l'organisation de la future Seiche se dessine progressivement à la surface de l'aire embryonnaire. Les ébauches des organes se traduisent extérieurement par des épaisissements, des plis ou des dépressions pairs ou impairs mais toujours symétriques. Nous avons envisagé, dans cette quatrième partie, l'étude histologique de ces premières ébauches. Le développement et la différenciation des principaux appareils et organes feront l'objet du deuxième chapitre.

##### A) Sac coquillier et manteau

Le futur sac de la coquille est la première ébauche visible à la surface du blastoderme et correspond à sa région centrale (stade 12, Pl. III, fig. c). Nous avons vu que cette zone est constituée d'une seule couche de cellules ectodermiques, cubiques qui reposent directement sur le vitellus. Au stade 14, cet épithélium ectodermique, qui est séparé maintenant du vitellus par le membrane périvitelline, présente dans sa zone la plus centrale une différenciation particulière : à ce niveau les cellules sont plus hautes, et constituent la première ébauche de la glande coquillière, visible extérieurement sous forme d'une petite tache circulaire (Pl. III, fig. d, c). Au stade 15 (Pl. III, fig. f), l'épithélium tout entier de l'aire coquillière s'est transformé en cellules hautes, cylindriques, pour former l'épithélium coquillier qui secrètera ultérieurement la coquille (Pl. IV, fig. h et Pl. V, fig. g). C'est également, à partir du stade 15, qu'une couche de cellules mésodermiques, toujours très mince, s'insinue entre le syncitium vitellin et l'épithélium coquillier.

En même temps que s'effectue cette transformation de l'aire coquillière, le bord de l'aire centrale du blastoderme s'épaissit (Pl. III, fig. e) puis s'élargit (Pl. III, fig. f, g). Cet épaisissement correspond à l'ébauche du manteau et se traduit en coupe par un bourrelet ectomésodermique (Pl. IV, fig. h). VIALLETON a parfaitement schématisé l'évolution de cet écusson palléal. Il le compare à un T dont la branche verticale représenterait son insertion sur le blastoderme ; la branche horizontale donnerait naissance à deux replis : l'un, externe, se refermera au-dessus de l'épithélium coquillier pour former le sac de la coquille

(Pl. V, fig. f ; Pl. IX, fig. b) ; l'autre, interne, deviendra le repli du manteau qui circonscrit la cavité palléale (Pl. V, fig. g). La fermeture du sac coquillier commence à la fin du stade 18 et s'achève au stade 20 (Pl. IX, fig. b). A ce moment, il se présente comme une cavité ectodermique, enfoncée dans le mésoderme et dont le toit est constitué par un épithélium à cellules aplaties et le plancher par des cellules primaires correspondant à l'épithélium coquillier.

#### B) Lobes céphaliques - Entonnoir - Bras - Branchies

Les lobes céphaliques qui se différencient dès le stade 14 (Pl. III, fig. e) apparaissent comme des épaissements ectodermiques pluristratifiés formés de cellules plus hautes que larges. Le mésoderme sous-jacent s'organise en une très mince couche de cellules aplaties (Pl. IV, fig. g, h). Ces épaissements ectodermiques fourniront par prolifération intense, suivie d'une délamination, les éléments du système nerveux (FAUSSEK, 1901).

Les ébauches de l'entonnoir, des bras et des branchies apparaissent comme de simples évaginations ectodermiques, suivies du feuillet mésodermique ; (Pl. IV, fig. h, i et Pl. V, fig. f, g, h). La papille branchiale, arrondie à son extrémité et fixée par une large base, s'aplatit en une sorte de lame sur laquelle se différencient les premiers filaments branchiaux sous forme de plis transversaux (Pl. IX, fig. f). Des plissements de second et troisième ordre vont affecter ces feuilletts branchiaux, donnant à la branchie une structure de plus en plus complexe (JOURBIN, 1883, 1885).

#### C) Statocystes

Les statocystes apparaissent précocement, dans la région ventrale du futur embryon, entre l'angle inférieur des lobes céphaliques et les ébauches de l'entonnoir (Pl. III, fig. g et Pl. IV, fig. d, e). Ce sont de simples épaissements ectodermiques qui, très rapidement s'invaginent dans la couche mésodermique sous-jacente (Pl. IV, fig. i). La fermeture de l'invagination ectodermique (Pl. V, fig. a, d, e) aboutit à la formation d'une vésicule profondément enfoncée dans le mésoderme et qui communique avec l'extérieur par un conduit tubulaire : le canal de KOLLIKER (Pl. IX, fig. b et c).

Cette communication avec l'extérieur persiste jusqu'au stade 23, ce qui permet de repérer aisément les statocystes grâce à la présence de deux petits pores symétriques, situés sur la face ventrale de la région céphalique (Pl. VI, fig. c). Par la suite, les canaux de KOLLIKER s'oblitérent, les statocystes acquièrent leur structure définitive. Ce sont alors deux grandes cavités limitées par un épithélium très plat, sauf dans la future zone sensorielle du statocyste où les cellules épithéliales sont hautes et ciliées (Pl. IX, fig. d). Cette zone épaissie, appelée *Crista acustica* sécrètera le statolithe. De chaque statocyste part un tubule en cul-de-sac, reliquat du canal de KOLLIKER, dont la lumière est tapissée de très nombreux cils (Pl. IX, fig. e). Il persiste chez l'adulte et on le compare au canal endolymphatique des Vertébrés (RAVEN, 1966).

#### D) Organe d'Hoyle

Sur la face dorsale du corps de l'embryon, le long de la ligne de fermeture du sac coquillier, apparaît un organe bien particulier qui a été décrit pour la première fois par HOYLE (1889) chez *Sepia*, *Loligo* et *Ommatostrephes*. Il devient visible chez la seiche dès le stade 23, dans la partie dorso-postérieure du manteau (Pl. VI, fig. h). Dans la suite du développement, cet organe se présente sous la forme de trois branches, une médio-dorsale et deux latéro-dorsales, situées à la base des nageoires, l'ensemble dessinant une sorte d'ancre marine (Pl. VII, fig. d, f, et Pl. VIII, fig. c). Sur coupe, il correspond à un épaississement de l'épiderme embryonnaire qui, au début de son apparition, est pluristratifié (Pl. IX, fig. g). Ultérieurement, l'organe d'Hoyle est constitué d'une seule couche de cellules allongées, dont le noyau occupe la partie basale, le cytoplasme étant bourré de grains de sécrétion. L'ensemble a la forme d'un calice à l'intérieur duquel la disposition des cellules rappelle celle des écailles d'un bulbe d'oignon (Pl. IX, fig. h).

WINTREBERT (1928) et YUNG KO CHING (1930) ont assimilé l'organe d'Hoyle à une glande de l'éclosion. HIBBARD (1937) et VON ORELLI (1959) considèrent également que l'organe d'Hoyle intervient au moment de l'éclosion. Par son produit de sécrétion, de nature enzymatique, la glande d'Hoyle serait responsable de la digestion de l'enveloppe de l'oeuf (DAVIS, 1968). RICHARD (inédit) pense que cette sécrétion enzymatique

serait accompagnée d'une sécrétion muqueuse qui faciliterait le glissement de l'embryon hors de la coque ovocytaire.

Les cellules glandulaires de l'organe d'Hoyle persistent quelques jours après l'éclosion ; mais rapidement, elles se vident des grains de sécrétion inutilisés au moment de l'éclosion et dégénèrent.

L'étude descriptive des principales étapes de la vie embryonnaires de *Sepia officinalis* L. permet de donner certains critères caractéristiques du développement de la Seiche qui peuvent être résumés de la façon suivante :

- 1°) La nature méroblastique de la segmentation.
- 2°) La formation précoce d'un syncytium vitellin qui se distingue de l'endoderme définitif par son origine et sa fonction bien spécialisée.
- 3°) L'existence d'une aire embryonnaire qui formera à elle seule la totalité des organes de l'embryon et d'une aire extra-embryonnaire correspondant au sac vitellin externe.
- 4°) La différenciation précoce des premières ébauches d'organes, bien avant la gastrulation.

Les données relatives à l'embryogenèse des autres Céphalopodes nous permettent de penser que les Décapodes constituent un groupe homogène et que les différences Octopodes-Décapodes sont surtout liées à la quantité plus ou moins abondante de réserves vitellines.

Cette étude nous permet de conclure que les Céphalopodes se rapprochent beaucoup plus des Vertébrés à oeufs Télolécithes et surtout des Poissons Téléostéens que des autres Mollusques. Si l'on se limite à la segmentation et à la gastrulation, la Seiche peut être considérée comme un "Poisson Téléostéen sans corde".

## C H A P I T R E II

---

### ORGANOGENESE

-----

Dans ce chapitre, nous avons envisagé l'étude chronologique du développement embryonnaire de quelques organes et appareils de la Seiche. Dans le but de fournir des bases solides à un travail expérimental ultérieur, nous nous sommes limités à l'étude de la formation de l'oeil et des appareils génital et digestif.

#### I - ORGANOGENESE OCULAIRE

Avant de décrire les différentes étapes de l'organogenèse oculaire, nous rappellerons brièvement la structure définitive de l'oeil de la Seiche.

##### A) Structure définitive de l'oeil de Seiche

Pour cette description rapide<sup>de</sup> l'oeil de *Sepia*, nous nous sommes référés aux travaux de HENSEN (1865), HESS (1905), JOUBIN (1900) et TOMPSETT (1939) pour les données générales et à ceux de ALEXANDROWICZ (1927), GRENACHER (1886) et HESSE (1900) pour l'étude particulière de la rétine.

Chaque oeil est situé dans une large cavité orbitaire cartilagineuse tapissée d'une membrane continue : la **couche argentine ou argentea**. La deuxième enveloppe du globe oculaire est constituée par la **sclérotique** qui lui donne une certaine rigidité. La consistance de cette couche varie dans les différentes parties de l'oeil : elle est soit de nature cartilagineuse, soit de nature fibroconjonctive.

Une coupe sagittale de l'oeil de la Seiche en montre bien la structure (Fig. 6). On y distingue une **cornée** parfaitement transparente, percée d'un petit orifice, le **pore cornéen** par lequel l'eau entre dans la chambre antérieure de l'oeil. La cornée est entourée ventralement par une **paupière** musculeuse qui, par contractions, peut recouvrir totalement la cornée. Au fond de la chambre antérieure se situe le **cristallin** biconvexe,

transparent, qui est maintenu en place par les corps ciliaires. Ces derniers se composent chacun de deux parties : une portion musculaire et une portion épithéliale, correspondant respectivement aux muscles ciliaires de l'oeil et au corps épithélial.

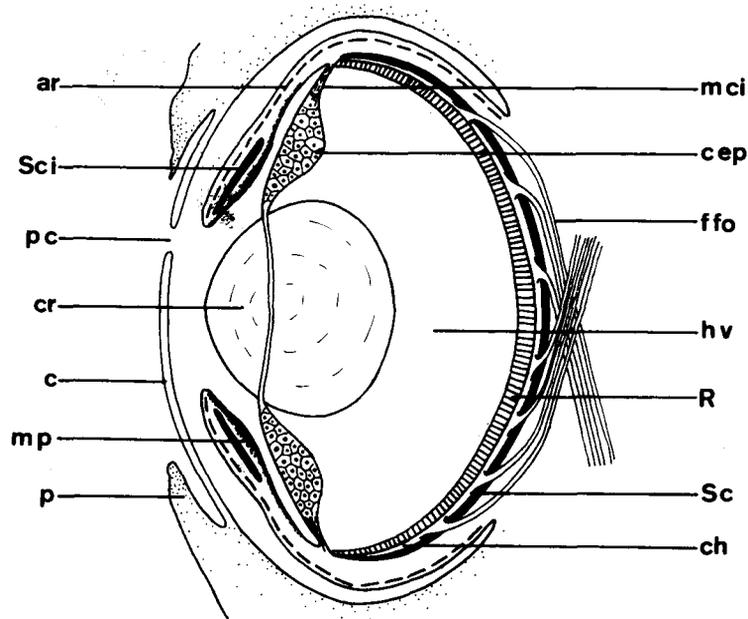


Fig. 6. - Coupe schématique sagittale de l'oeil de *Sepia officinalis* L.

ar. : argentea ; c. : cornée ; c.ep. : corps épithélial ;  
ch. : "choroïde" ; cr. : cristallin ; f.fo. : faisceau de  
fibres optiques ; h.v. : humeur vitrée ; m.ci. : muscles  
ciliaires de l'oeil ; m.p. : membrane pigmentée de l'iris ;  
p. : paupière ; p.c. : pore cornéen ; R. : rétine ; Sc. : sclé-  
rotique ; Sc.i. : portion sclérale de l'iris.

La paroi interne de l'oeil émet un repli antérieur l'iris, très contrac-  
tile, formé de trois membranes : 1°) la membrane externe ou membrane  
argentine qui n'est que le prolongement de l'argentea ; 2°) la membrane moyenne  
ou portion sclérale constituée de cartilage ; 3°) la membrane interne ou  
membrane pigmentée aux reflets argentés dus à une couche d'iridocytes.

La chambre postérieure de l'oeil remplie d'une substance semi-fluide, l'humeur vitrée, est limitée par la rétine de structure complexe (Fig. 7). L'élément essentiel de la rétine consiste en une couche de cellules visuelles allongées, munies de bâtonnets orientés vers le centre de l'oeil. Chaque cellule sensorielle est reliée au bâtonnet correspondant par une mince neurofibrille. Entre les cellules rétiniennes et la sclérotique, s'étale une couche de fibres constituées par les prolongements des cellules visuelles : ce sont les fibres optiques. Une mince membrane, la membrane limitante, sépare la rétine de la cavité de l'oeil ; elle est sécrétée par les cellules limitantes qui sont des cellules de soutien, riches en pigments, s'appuyant contre la membrane basale. Celle-ci marque la séparation entre la zone des bâtonnets et la zone des cellules visuelles. Elle est sécrétée par des cellules conjonctives situées entre la rétine et la sclérotique. Le pigment brun-noir existe surtout à la base des bâtonnets et à leur sommet.

Les fibres optiques se réunissent en faisceaux dont le nombre s'élève à trois cents environ. Les faisceaux sont enveloppés de minces gaines conjonctives, en continuité avec le tissu conjonctif situé entre la rétine et la sclérotique. Ce tissu richement vascularisé a reçu le nom de "choroïde" (SCHOEBL, 1878). Les faisceaux des fibres optiques traversent la sclérotique et se rendent au ganglion optique de structure complexe auquel aboutit le tractus optique.

Pour compléter cette description, il faut ajouter les nombreux muscles qui s'insèrent dans le globe oculaire, lui permettant l'accomplissement de mouvements complexes.

L'oeil des Céphalopodes rappelle beaucoup par sa structure celui des Vertébrés. Mais cette ressemblance n'est que très superficielle, et dans le détail les différences sont grandes : ainsi chez les Céphalopodes la rétine n'est pas inversée et le cristallin est une formation non cellulaire. L'étude du développement embryonnaire accentue profondément les divergences entre l'oeil des Céphalopodes et celui des Vertébrés.

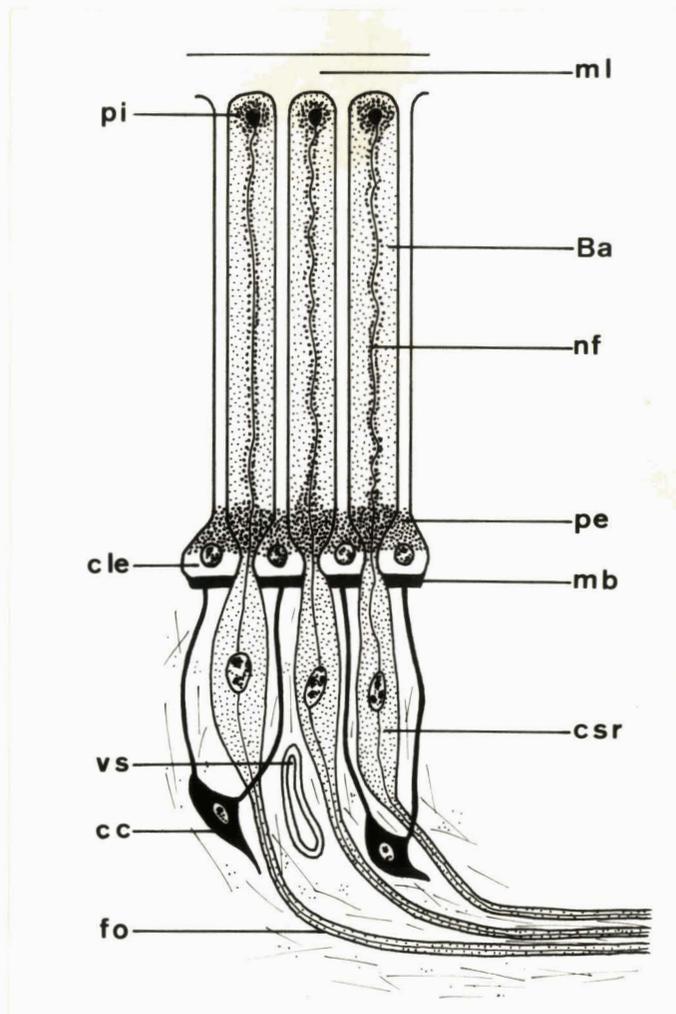


Fig. 7. - Structure de la rétine de l'oeil de Seiche.

Ba. : bâtonnet ; c.c. : cellule conjonctive ; c. le. : cellule limitante ; c.s.r. : cellules sensorielles de la rétine ; f.o. : fibre optique ; m.b. : membrane basale ; m.l. : membrane limitante ; nf. : neurofibrille ; p.e. : pigment externe ; p.i. : pigment interne ; v.s. : vaisseau sanguin.

B) Les principales étapes du développement de l'oeil

Nous divisons l'organogenèse oculaire en quatre grandes étapes basées sur l'évolution morphologique.

a) Formation de la vésicule optique primaire  
.....

Les premières ébauches oculaires apparaissent au stade 15 (Pl. III, fig. f), dans la moitié supérieure des lobes céphaliques de KOLLIKER. Elles ont une forme ovale et correspondent à un épaissement de l'ectoderme qui à leur niveau est formé de plusieurs couches de très hautes cellules. Une mince couche mésodermique sépare l'ébauche oculaire du syncytium vitellin.

Au stade 16 (Pl. III, fig. g), les bords de l'ébauche oculaire commencent à se soulever formant un repli entourant complètement la plaque ectodermique à l'origine de l'oeil. Ce repli ectodermique, accompagné du feuillet mésodermique (Pl. X, fig. a), recouvre progressivement l'ébauche oculaire et au stade 17 celle-ci s'est transformée en une vésicule à demi-ouverte (Pl. IV, fig. d et Pl. X, fig. b). Les bords de la vésicule continuent de se rapprocher (Pl. V, fig. a et c), pour finalement se souder l'un à l'autre (Pl. V, fig. d et Pl. X, fig. c). Ainsi se constitue la vésicule optique primaire qui est donc entièrement ectodermique ; sa partie profonde correspond à l'ébauche oculaire primitive pluristratifiée et représente la future rétine. Sa paroi antérieure est composée de trois couches cellulaires :

- une interne formant le toit de la vésicule, dérivée de la fusion des portions internes du repli ectodermique,
- une moyenne constituée par les éléments mésodermiques,
- une externe, dérivée de la fusion des portions externes du repli ectodermique. Cette dernière représente la véritable cornée ou "cornée primaire".

L'ébauche de l'oeil persiste dans cet état jusqu'au stade 20 (Pl. X, fig. d), la seule modification notable est une augmentation de taille de la vésicule optique primaire à la suite de très nombreuses mitoses. Les ganglions optiques se sont constitués : dans chaque lobe céphalique, un important massif ectodermique engendré par prolifération intensive et par délamination s'isole et s'enfonce dans le mésoderme sous-

jaçant ; ces épaisissements forment les ganglions cérébroïdes et optiques. Progressivement, chaque ganglion optique prend sa position et sa structure définitives : il vient se plaquer contre la couche profonde de la vésicule optique primaire et dès le stade 20 des rapports étroits s'établissent entre eux, ces connections étant à l'origine de l'innervation de la rétine (Pl. X, fig. d et e).

b) Apparition de l'iris et du cristallin  
.....

Les ébauches de l'iris apparaissent au stade 21 sous forme d'un nouveau plissement de la couche ectodermique externe. Le mésoderme plus dense à ce niveau s'introduit également dans ces replis ectodermiques ; il est à l'origine de la musculature de l'iris, organe très contractile. Les plis ainsi formés délimitent une ouverture : la pupille.

Le cristallin apparaît également au stade 21. Il résulte de l'activité sécrétrice des cellules de la couche ectodermique interne qui forme le toit de la vésicule optique primaire. Ces cellules qui se sont transformées en éléments de grande taille, à noyau volumineux et à nucléole bien visible, sont à l'origine du corps ciliaire de l'oeil. Leurs produits de sécrétion migrent vers le centre de la vésicule optique et se fusionnent pour former l'ébauche du cristallin, appendue au toit de la coupole optique. Le cristallin a d'abord une forme en baguette (Pl. X, fig. e). Sa taille augmente progressivement par accumulation des produits de sécrétion qui se déposent en couches concentriques, les dernières élaborées se situant à la périphérie du cristallin. Celui-ci devient alors sub-sphérique (Pl. X, fig. f). A un stade plus avancé, (Pl. X, fig. g, h, i, j), le cristallin se compose de deux parties bien distinctes :

- un segment postérieur interne (cr1) sub-sphérique, élaboré par les cellules du feuillet ectodermique interne. Il représente la plus grande partie du cristallin,
- un segment antérieur externe (cr2), en forme de petite calotte résultant de l'activité sécrétrice des cellules du feuillet ectodermique externe qui représente maintenant le plancher de la cavité circonscrite par les replis de l'iris.

Les cellules de la double couche ectodermique constituant la paroi antérieure de la vésicule optique primaire participent donc directement à la formation du cristallin. Ces cellules "cristallogènes" qui

formeront le corps ciliaire de l'oeil élaborent une substance "cristallogénique" à l'origine du cristallin. Ce dernier a une structure non-cellulaire, les cellules cristallogènes ne participent à sa formation que par leur produit de sécrétion. La couche mésodermique moyenne qui disparaît dans la région du cristallin, fournit les éléments musculaires du corps ciliaire .

La formation du cristallin de l'oeil de Seiche est tout à fait semblable à celle qui a été décrite chez les autres Céphalopodes (ARNOLD, 1967 ; FAUSSEK, 1901). ARNOLD (1967) a étudié le développement du cristallin chez *Loligo pealii*, au microscope électronique et a montré l'origine indiscutable de l'ébauche cristallinienne, par accumulation du matériel élaboré par les cellules de la paroi antérieure de la vésicule optique.

c) Formation de la cornée secondaire  
.....

Un troisième plissement ectodermique annulaire apparaît au stade 26 autour de l'oeil et le recouvre progressivement (Pl. VII, fig. c, e). Ce nouveau repli tégumentaire qui constitue la cornée secondaire, encore appelée paupière primaire, délimite la chambre antérieure de l'oeil. Au stade 28 (Pl. X, fig. g et h), la cornée secondaire recouvre totalement l'oeil sauf en un endroit, correspondant à l'orifice cornéen. Cette paupière assez épaisse au début de sa formation (Pl. X, fig. g, h, i) s'amincit considérablement (Pl. X, fig. j) et devient transparente au niveau de la pupille.

d) Formation de la paupière ventrale  
.....

A la fin de la période embryonnaire, au stade 28, une nouvelle formation tégumentaire fait son apparition : elle est à l'origine de la paupière secondaire ventrale (Pl. X, fig. i et j).

Pendant que s'effectuent les mises en place des paupières primaire et secondaire, la rétine commence à se pigmenter et à se différencier en ses différentes couches. Les degrés de pigmentation de la rétine nous ont servi de critères pour caractériser certains stades et ont été décrits dans notre table de développement (stade 25 à 30, Pl. VII et VIII). Au stade 25 (Pl. X, fig. f) la rétine est constituée d'une

couche pluristratifiée, limitée extérieurement par une membrane basale. Au stade 27, certaines cellules rétiniennes traversent cette membrane ; cette migration au travers de la basale aboutit à la formation, à l'extérieur de cette dernière, d'une deuxième couche cellulaire (Pl. X, fig. g) qui correspond à la future couche de cellules visuelles. Quant aux bâtonnets, ils se différencient à l'extrémité libre des cellules rétiniennes, du côté de la chambre postérieure de l'oeil. A l'éclosion la rétine est bien différenciée et comporte trois couches cellulaires : la couche des bâtonnets, celle des cellules limitantes et, séparée de celle-ci par la membrane basale, la couche des cellules sensorielles (Pl. X, fig. k). L'oeil a alors atteint un degré d'évolution très proche de l'oeil définitif.

Le développement de l'oeil de Seiche résulte donc d'une série de quatre replis ectodermiques qui forment successivement les bords de la vésicule optique primaire, l'iris, la cornée secondaire et la paupière ventrale. Ces faits se retrouvent dans leur ensemble chez *Loligo* (FAUSSEK, 1901) ; quelques différences apparaissent chez les Octopodes (SACARRAO, 1954) en particulier dans le mode de formation de la cornée secondaire. Mais, mis à part ces quelques divergences, les mécanismes fondamentaux du développement de l'oeil des Céphalopodes Dibranchiens sont identiques à ceux que nous avons définis pour la Seiche. Par contre, si le perfectionnement et la complexité atteints par l'oeil des Céphalopodes permettent de les rapprocher de celui des Vertébrés, le développement embryonnaire les oppose profondément.

1°) La vésicule optique primaire des Céphalopodes est une formation ectodermique qui se différencie bien avant l'individualisation des masses nerveuses ganglionnaires, alors que chez les Vertébrés cette vésicule se forme à partir d'une évagination prosencéphalique située en arrière de la future limite télo-diencéphalique.

2°) Le cristallin est une formation non cellulaire qui résulte de la sécrétion de cellules ectodermiques constituant le toit de la vésicule optique. Chez les Vertébrés, le cristallin est une ébauche cellulaire induite par la cupule optique aux dépens de l'ectoderme sous-jacent.

3°) L'iris résulte d'un plissement ectodermique de la paroi antérieure de la vésicule optique tandis que chez les Vertébrés, il est constitué par les bords internes de la vésicule optique.

4°) La rétine de l'oeil des Céphalopodes est d'origine ectodermique, constituée uniquement de cellules visuelles alors que chez les Vertébrés, la rétine est une formation d'origine nerveuse constituée de cellules visuelles et nerveuses.

Il semble donc que malgré leur remarquable degré d'évolution parallèle, les yeux des Céphalopodes et des Vertébrés sont fondamentalement différents.

## II - DEVELOPPEMENT DE L'APPAREIL GENITAL

Une analyse rigoureuse et relativement complète de l'origine et de l'évolution embryonnaire de l'appareil génital de *Sepia officinalis* L. ne peut se concevoir sans une étude préliminaire du système coelomique auquel il est étroitement associé.

### A) Evolution du système coelomique

Le système coelomique se différencie précocement à partir du mésoderme, dans la région postérieure du blastoderme, correspondant à la future face ventrale de l'embryon. L'ensemble du matériel cellulaire dont il provient est désigné sous le nom de "mésoderme coelomique" (MARTHY, 1968 ; chez *Octopus vulgaris* Lam.). Il est à l'origine des ébauches :

- de la cavité coelomique viscéro-péricardique,
- des reins,
- de la gonade,
- des glandes péricardiques.

L'évolution des système coelomique et circulatoire étant intimement liée, il nous a semblé utile de ne pas dissocier leur étude, sans entrer cependant dans les détails.

a) Stade 19

.....

Les premières ébauches de l'appareil vasculaire apparaissent sous forme de cavités creusées dans le mésoderme. Ces lacunes occupent une position bien définie et chacune d'elles a une destinée particulière. Elles commencent à se creuser dès le stade 18 et s'élargissent progressivement. Au stade 19, deux grands sinus sont ainsi constitués :

- le sinus céphalique, vaste système lacunaire situé dans la tête, qui se compliquera de plus en plus par suite de l'invagination profonde du stomodeum et de l'isolement des ébauches ganglionnaires de l'ectoderme,

- le sinus postérieur situé en arrière de l'ébauche de l'intestin moyen.

C'est également au stade 19 que se forment ventralement les ébauches des deux branches de la veine cave (Pl. XVIII, fig. d) réalisant une double communication entre les sinus céphalique et postérieur.

Les vaisseaux sanguins apparaissent donc comme des cavités qui se creusent dans la masse mésodermique, leur paroi étant constituée directement par les cellules limitant ces lacunes.

Le système coelomique commence à s'ébaucher également au stade 19. Il est alors représenté par l'ébauche de la gonade formant un amas impair médian en position ventrale, contre le sinus postérieur, et par les ébauches des reins. Ces dernières sont parfois difficilement identifiables à ce stade car elles se présentent sous forme de fentes symétriques à lumière très réduite, apparaissant dans le mésoderme coelomique au voisinage des ébauches des branches de la veine cave (Pl. XVIII, fig. d).

b) Stade 20

.....

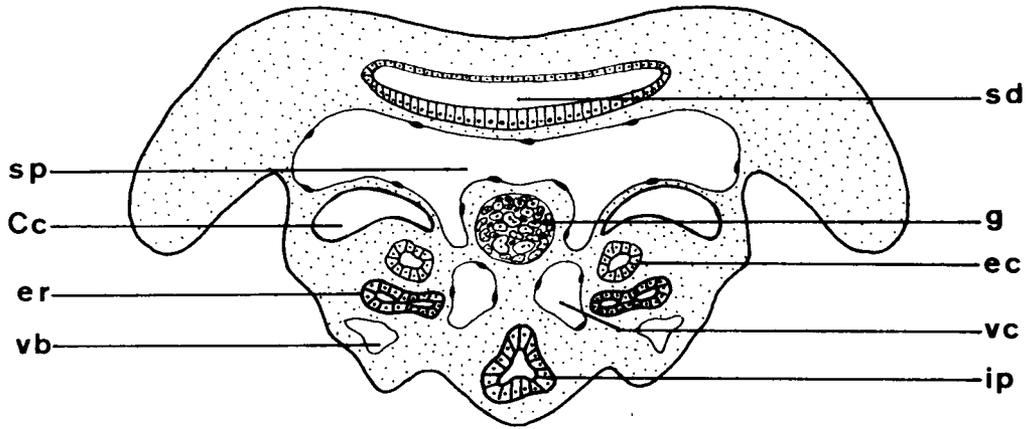
Les sinus céphalique et postérieur se sont élargis et la paroi des premiers vaisseaux sanguins, en particulier des veines caves, devient plus nette : leurs cellules s'aplatissent pour former une mince couche pseudo-épithéliale. Le fait le plus important du point de vue vasculaire est l'apparition de l'ébauche paire du cœur qui correspond au ventricule du cœur adulte. Elle est représentée par deux cavités creusées dans le mésoderme, situées symétriquement par rapport au plan de symétrie bilatérale

Fig. 8. - Coupe transversale dans la région cardiaque d'un embryon au stade 20.

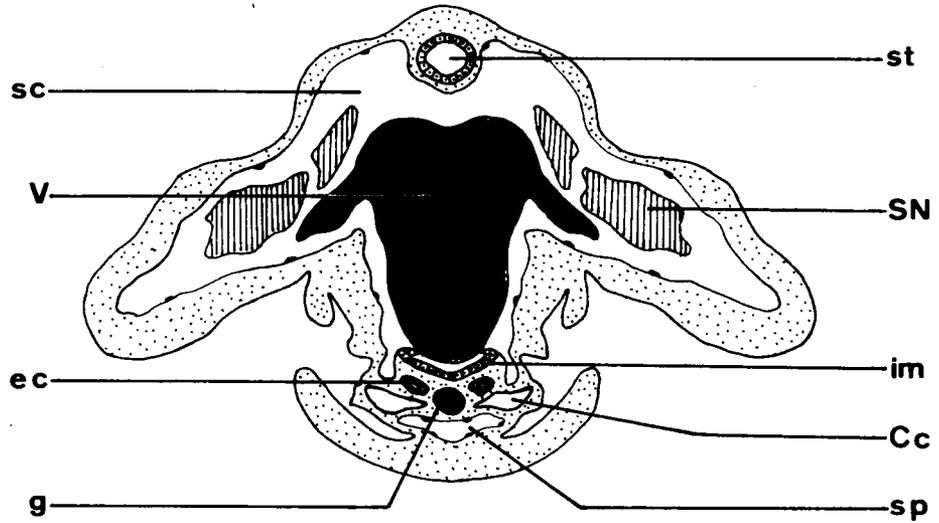
C.c. : cavité coelomique ; e.c. : ébauche cardiaque ; e.r. : ébauche rénale ; g. : gonade ; i.p. : intestin postérieur ; s.d. : sac coquillier dorsal ; s.p. : sinus postérieur ; v.b. : vaisseau branchial ; v.c. : veine cave.

Fig. 9. - Coupe frontale d'un embryon au stade 20.

C.c. : cavité coelomique ; e.c. : ébauche cardiaque ; g. : gonade ; i.m. : intestin moyen ; s.c. : sinus céphalique ; st. : stomodeum ; S.N. : ébauche du système nerveux ; V. : vitellus.



200 $\mu$



0.5 mm

de l'embryon, au voisinage du sinus postérieur, et de part et d'autre de l'ébauche gonadique (Fig. 8 et 9). Au stade 20, les ébauches cardiaques sont encore massives, à parois épaissies (Pl. XIII, fig. a) et ne présentent aucune connection avec les autres vaisseaux.

Le système coelomique est également devenu plus complexe. On note en particulier l'apparition de l'ébauche de la cavité coelomique viscéro-péricardique. Celle-ci, unique chez l'adulte, est originellement paire et se présente sous forme de deux cavités coelomiques symétriques creusées dans le mésoderme coelomique (Fig. 8 et 9, et Pl. XIII, fig. a). Les cavités rénales sont plus individualisées, l'accroissement de leur lumière les a transformées en deux poches, limitées par un épithélium cubique continu (Fig. 8 et Pl. XIX, fig. a).

#### c) Evolutions ultérieures

##### - Coeur

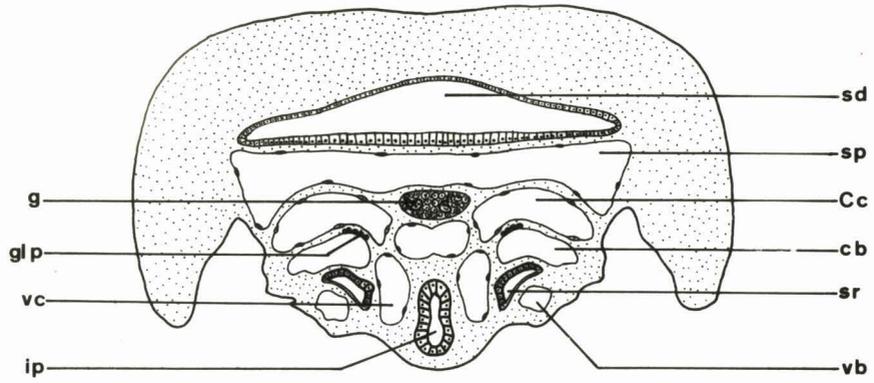
Les deux ébauches cardiaques se rapprochent l'une de l'autre et commencent à fusionner dans le plan médian de l'embryon dès le stade 21 (Fig. 10). La cavité cardiaque impaire et médiane résultant de cette fusion correspond au ventricule. Primitivement, chaque ébauche cardiaque donne naissance à un vaisseau ou aorte. Mais très rapidement l'aorte gauche s'oblitère. Seule se développe l'aorte droite qui est à l'origine de l'aorte dorsale définitive ou aorte céphalique. Il faut d'ailleurs signaler que, comme chez *Loligo* (NAEF, 1909), la cavité cardiaque droite se développe beaucoup plus que la gauche et représente la majeure partie du coeur. Celui-ci s'accroît de façon notable (Pl. XI, fig. c) et les cellules mésodermiques limitant la lumière cardiaque s'organisent en une mince couche de cellules fusiformes tout à fait comparable à l'endothélium cardiaque des Vertébrés. Pendant une période assez longue de vie embryonnaire (stades 21 à 26) le coeur est en communication directe avec les veines caves par l'intermédiaire des vaisseaux branchiaux qui se sont différenciés dès le stade 20 (Fig. 8) sous forme de lacunes creusées dans le mésoderme. L'évolution des vaisseaux branchiaux est tout à fait comparable à ce que NAEF a décrit chez le calmar (1909). Ils sont à l'origine des coeurs branchiaux, formant des sacs appendus à la base des branchies, et des oreillettes (Fig. 11).

Fig. 10. - Coupe transversale dans la région cardiaque d'un embryon au stade 21.

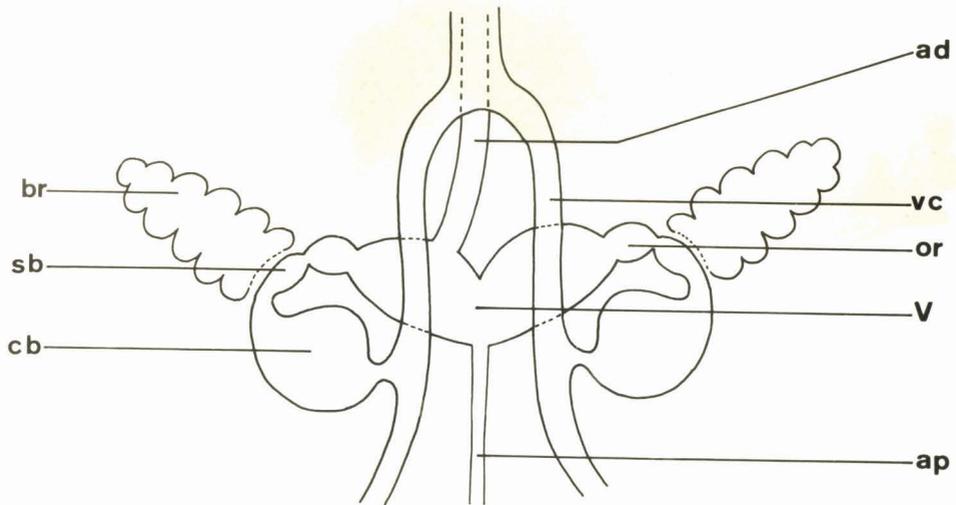
C.c. : cavité coelomique ; c.b. : coeur branchial ;  
g. : gonade ; gl.p. : glande péricardique ; i.p. : in-  
testin postérieur ; s.d. : sac coquillier dorsal ;  
s.p. : sinus postérieur ; s.r. : sac rénal ; v. : ven-  
tricule ; v.b. : vaisseau branchial ; v.c. : veine  
cave.

Fig. 11. - Schéma de la circulation embryonnaire jusqu'au  
stade 26.

a.d. : aorte dorsale ; a.p. : aorte postérieure ;  
br. : branchie ; c.b. : coeur branchial ; or. : oreil-  
lette ; s.b. : sinus branchial ; V. : ventricule ;  
v.c. : veine cave.



200 μ



Ces dernières ont donc une origine très différente de celle du ventricule et ne sont en fait que de simples dilatations des vaisseaux branchiaux. La communication directe entre le coeur artériel et les coeurs branchiaux persiste jusqu'au stade 26 et ce n'est qu'à partir de ce stade que la circulation branchiale définitive s'interpose entre les deux.

~ Cavité coelomique viscéro-péricardique

Les deux cavités coelomiques, dont l'apparition a été mentionnée au stade 20, s'accroissent considérablement. Elles commencent à envelopper la gonade et certaines parties de l'appareil vasculaire. Finalement, elles se fusionnent dans le plan médian en une vaste cavité coelomique impaire (Pl. XI, fig. a, b, c), formant temporairement une sorte de mésentère dorsal qui disparaît par la suite. Dans la partie postérieure de l'embryon, la cavité coelomique occupe toute la cavité générale du corps (Pl. XI, fig. a et c) ; en avant du coeur, elle s'étend dans la partie supérieure de la cavité générale (Pl. XI, fig. e). Les cellules mésodermiques qui limitaient les ébauches paires de la cavité viscéro-péricardique se sont transformées en un épithélium continu, formé de cellules aplaties : l'épithélium coelomique. Ce dernier enveloppe tous les organes suspendus dans le coelome, en particulier la gonade, le coeur artériel, les coeurs branchiaux et l'intestin moyen.

Au fur et à mesure que se déroule le développement embryonnaire, on assiste à un transfert des réserves vitellines du sac vitellin externe dans le sac vitellin interne. Progressivement, celui-ci devient de plus en plus volumineux et gagne la région postérieure du corps de l'embryon (Pl. XII, fig. b). L'accroissement de volume du sac vitellin interne a pour conséquences de compresser la majeure partie des organes embryonnaires et de réduire de plus en plus la cavité coelomique (Pl. XII, fig. a, b, c, d). A l'éclosion, la plus grande partie du corps de l'embryon est occupée par le sac vitellin interne. Ce passage du vitellus à l'intérieur de l'embryon et le propre accroissement des différents organes font que la cavité coelomique viscéro-péricardique est beaucoup moins importante et parfois même inexistante, par rapport aux stades jeunes.

- Reins

Les ébauches des cavités rénales montrent dès leur apparition une étroite relation avec les veines caves. Au stade 20, elles se situaient déjà au voisinage de ces dernières (Fig. 8 et Pl. XIX, fig a). A partir du stade 21, les reins se présentent comme deux cavités symétriques, longeant les deux branches de la veine cave. Dans la région postérieure, elles occupent une position ventrale par rapport à ces vaisseaux (Pl. XI, fig. c) ; en avant du ventricule, elles deviennent latérales (Pl. XI, fig. e) et sont présentes jusqu'au point de jonction des deux veines caves en une veine cave impaire et médiane. L'épithélium des sacs rénaux qui était cubique au stade 20 se transforme ; la paroi en contact avec la veine cave s'épaissit pour constituer un épithélium à cellules hautes, alors qu'un épithélium très plat, à cellules allongées tapisse le reste de la cavité rénale (Pl. XI, fig. d).

Contrairement à ce qu'à décrit FAUSSEK (1901, *Loligo*), il n'y a aucune connection primaire entre les ébauches paires de la cavité coelomique et celles des reins. Ce n'est que secondairement qu'une communication s'établit entre les lumières péricardique et rénale sous forme d'un court canal "rénopéricardique" limité par un épithélium cubique (Pl. XI, fig. e et f).

A un stade plus avancé, les parois rénales qui se font face dans le plan médio-ventral disparaissent ; dès le stade 25, le système urinaire se compose d'une vaste cavité impaire et ventrale qui occupe la partie caudale du complexe viscéral et qui entoure complètement les deux branches de la veine cave (Pl. XII, fig. a). En avant du cœur, ce sac rénal impair reste pair et latéral par rapport aux veines caves (Pl. XII, fig. c).

C'est également au stade 25 qu'apparaît une troisième cavité rénale sous forme d'un diverticule qui prend naissance sur le côté dorsal du sac rénal droit. Cette évagination qui correspond au sac rénal dorsal et impair est appliquée contre l'intestin moyen (Pl. XII, fig. c) et entre en connection avec la cavité rénale gauche. Le coelome rénal de la future Seiche est alors constitué : les deux sacs ventraux correspondent aux sacs urinaires ; le sac dorsal servira de réservoir dans lequel l'urine s'accumulera. A la fin de la période embryonnaire, l'épithélium rénal

qui se trouve directement appliqué contre les veines caves, subit de très nombreux replis qui sont à l'origine des corps fongiformes (Pl. XII, fig. d, e).

### Glandes péricardiques

Les glandes péricardiques commencent à se différencier au stade 21 (Fig. 10). Elles se forment par prolifération des cellules de la paroi coelomique entourant les coeurs branchiaux. Leur forme et leur position apparaissent plus clairement au fur et à mesure de l'agrandissement de la cavité viscéro-péricardique. Elles se présentent finalement comme un amas mésodermique accolé à la paroi dorsale de chaque coeur branchial (Pl. XI, fig. a).

Cette étude succincte de l'évolution du complexe coelomique et de la formation de quelques organes vasculaires permet de dégager certains traits caractéristiques du développement de la Seiche et plus généralement des Céphalopodes :

1°) Le coeur se forme à partir d'ébauches paires qui fusionnent ensuite dans le plan médian. Nos résultats confirment ceux de BOLETZKY (1968) et MARTHY (1968) chez *Octopus vulgaris* Lam. et NAEF (1909) chez *Loligo*, mais sont en contradiction avec ceux de DISTASO (1908). Selon ce dernier auteur, le coeur se formerait à partir du sinus péri-intestinal. Ceci paraît peu vraisemblable car il n'existe pas de sinus péri-intestinal (NAEF, 1909). Ce que DISTASO a décrit comme sinus péri-intestinal correspond certainement aux ébauches de vaisseaux sanguins et plus particulièrement à celle de la veine génitale qui longe l'intestin moyen et qui, comme toutes les ébauches vasculaires a l'aspect d'un sinus.

2°) Chez la Seiche, comme chez les autres Céphalopodes en général, le coeur se forme tout à fait indépendamment de la cavité péricardique. Ce n'est que secondairement que le sac péricardique se met en rapport avec lui.

3°) Le coelome rénal et le coelome viscéro-péricardique se différencient à partir d'ébauches bien distinctes et indépendantes les unes des autres. Ce n'est que secondairement que se forme le canal réno-péricardique.

B) Développement de l'appareil génital et différenciation du sexe

Nous étudierons successivement le développement de la gonade, du tractus génital et des glandes annexes.

a) Organogenèse gonadique

1) Phase d'indifférence sexuelle

TEICHMANN (1903) décrit chez l'embryon de *Loligo* l'apparition des initiales germinales, à un stade très précoce, voisin du stade 14 de notre table. Selon cet auteur, ces cellules prennent naissance à la suite d'une "prolifération de la couche superficielle du blastoderme" et semblent être caractérisées par un gros noyau. Toutefois, de telles observations en faveur d'une ségrégation précoce de la lignée germinale n'ont pas été confirmées chez les autres Céphalopodes, même chez *Loligo* (NAEF, 1909). Le problème de l'origine des cellules germinales chez les Céphalopodes reste donc entièrement posé.

Dès le stade 20, on peut noter dans la future gonade (Pl. XIII, fig. a) la présence de deux catégories de cellules (Pl. XIII, fig. b) :

- les cellules du type A, les plus nombreuses sont des éléments arrondis ( $13 \mu$  de diamètre) à cytoplasme homogène, finement granuleux. Elles possèdent un noyau réniforme, assez volumineux ( $10 \mu / 7 \mu$ ) avec généralement deux nucléoles et des masses chromatiniennes bien visibles uniformément réparties dans le nucléoplasme,

- les éléments du type B, peu nombreux, de grande taille ( $19 \mu / 15 \mu$ ) se caractérisent essentiellement par leur aspect très clair. Le noyau volumineux ( $18 \mu / 13 \mu$ ), de forme ovale ou légèrement bilobée, renferme deux gros nucléoles, il est pauvre en chromatine.

A ce stade, aucun caractère morphologique ne permet de différencier l'ébauche gonadique d'un embryon mâle de celle d'un embryon femelle.

Au stade 23, par suite de la fusion dans le plan médian des ébauches paires du coeur et de la cavité péricardique, la gonade se trouve ramenée en position dorsale (Pl. XIII, fig. e) et se situe dans le mésentère formé par la jonction des deux cavités péricardiques (Pl. XIII, fig. c). L'aspect cytologique de la gonade reste inchangé : quelques cellules conjonctives d'origine mésodermique se sont insinuées contre les éléments A et B (Pl. XIII, fig. d et f).

La forme et la position de la gonade apparaissent plus clairement au fur et à mesure de l'agrandissement de la cavité péricardique et du coeur. Après disparition du mésentère dorsal, la gonade pend librement dans la cavité viscéro-péricardique et commence à se pédiculiser.

Au stade 25, le passage du vitellus dans le sac vitellin interne réduit la cavité coelomique ; la gonade se situe entre les deux lobes vitellins postérieurs qui commencent à envahir la région caudale de l'embryon (Pl. XIV, fig. a et b). On y distingue alors trois parties (Pl. XIV, fig. c et d) :

- un épithélium de revêtement qui n'est autre que l'épithélium coelomique,
  - une zone périphérique où se situent les cellules A et B,
  - une zone centrale conjonctive aux noyaux allongés et de petite taille.
- Cette zone se prolonge dans le pédoncule qui soutient la gonade.

Par suite de nombreuses mitoses qui affectent les différentes catégories cellulaires, la gonade augmente de taille. Mais à ce stade aucun critère ne permet encore de différencier le futur testicule du futur ovaire.

Cette structure histologique persiste tout au long de la vie embryonnaire, les seuls remaniements qui se produisent étant d'ordre morphologique. En effet, à la fin de la vie embryonnaire, la presque totalité du vitellus a été transféré du sac vitellin externe dans le sac vitellin interne, qui atteint alors son maximum de développement. De ce fait, la plupart des organes se trouvent comprimés et plus particulièrement la gonade qui est littéralement "coincée" entre les deux lobes vitellins postérieurs (Pl. XIV, fig. e et f). La gonade ainsi comprimée s'allonge et les cellules germinales sont alors de taille légèrement plus faible. Le fait le plus important à noter à la fin du développement embryonnaire est la disparition des grosses cellules B. Par endroits, on peut voir de gros amas de cytoplasme vacuolisé provenant de ces cellules en fin de développement ou même en dégénérescence. Durant les derniers stades embryonnaires, la zone périphérique de la gonade est essentiellement constituée par les cellules du type A qui représentent donc les véritables cellules germinales toujours sexuellement indifférenciées (Pl. XIV, fig. g et Pl. XV, fig. a).

Un problème se pose au sujet de la signification des cellules B. Elles sont présentes dans la gonade dès le moment où l'ébauche gonadique est décelable dans l'embryon ; leur nombre augmente au cours de la vie embryonnaire et finalement elles disparaissent peu avant l'éclosion. De plus, elles se distinguent très nettement des cellules A par des caractères cytologiques propres. Ces caractères permettent de les rapprocher des éléments qui sont à l'origine des lignées atypiques assez répandues dans le règne animal, en particulier chez les Mollusques Prosobranches (TUZET, 1930). CHAMPY (1913) a montré chez les Batraciens que les spermatogonies primitives, à l'origine de la lignée atypique, sont des cellules "sexuellement indifférentes". L'hypothèse de l'existence d'une lignée germinale atypique purement embryonnaire chez la Seiche est à envisager. Il y aurait donc, dès l'apparition des cellules germinales, deux lignées bien individualisées. La lignée typique serait constituée par les cellules de type A, à l'origine des spermatogonies et des ovogonies. Les cellules B formeraient la lignée atypique qui n'évoluerait pas et dégénérerait avant l'éclosion.

Les gonocytes primordiaux restent donc morphologiquement indifférenciés pendant toute la durée du développement embryonnaire. C'est seulement à l'éclosion qu'il devient possible de différencier le futur testicule du futur ovaire.

## 2) Différenciation sexuelle des gonades

La différenciation dans le sens femelle se caractérise essentiellement par le déclenchement très rapide de la méiose qui transforme les ovogonies en ovocytes de premier ordre. En même temps on assiste à une migration massive des cellules conjonctives qui se situaient dans la zone moyenne de la gonade embryonnaire, cette migration s'accompagne d'un très riche développement de la vascularisation du jeune ovaire. Le jour de l'éclosion, les ovogonies constituent le type cellulaire le plus abondant. Elles possèdent de nombreux caractères de gonocyte primordial, en particulier un noyau ovoïde avec un ou deux nucléoles (Pl. XV, fig. d); de ce fait, elles se distinguent difficilement des protogonies embryonnaires. C'est la présence d'ovocytes I en préméiose qui permet de dire que l'on est en présence d'un ovaire (Pl. XV, fig. d, e). Les éléments

conjonctifs caractérisés par leurs noyaux allongés, sont épars dans la gonade ; ce sont ces cellules qui constitueront la travée conjonctive ovarienne et l'épithélium folliculaire des ovocytes.

Le stade ovogonial qui affecte l'ensemble des gonocytes est un stade très fugace. Dès le cinquième jour après l'éclosion, le nombre d'ovogonies a considérablement diminué ; on peut estimer qu'à ce stade il y a autant d'ovogonies que d'ovocytes I en préméiose (Pl. XV, fig. e). Vers le septième jour qui suit l'éclosion, les ovogonies se font de plus en plus rares, et l'ovaire renferme essentiellement des ovocytes I. Certains d'entre eux entrent en phase d'accroissement. Le noyau de ces auxocytes augmente très nettement de diamètre et subit de nombreux remaniements. RICHARD (1971) a décrit dans le détail les transformations progressives du noyau : le nucléole devient bien visible et la chromatine "se résout en nodules et filaments qui perdent progressivement de leur affinité tinctoriale pour former un très fin réseau". En même temps, l'auxocyte s'entoure de quelques cellules folliculaires (Pl. XV, fig. f).

La différenciation de la gonade en testicule est beaucoup moins spectaculaire. Les caractères caryologiques des spermatogonies sont très voisins de ceux des gonocytes primordiaux (Pl. XV, fig. b). Leur noyau devient cependant nettement bilobé, avec un ou deux nucléoles et des masses chromatiniennes bien visibles (Pl. XV, fig. c). La migration des cellules conjonctives dans la zone spermatogoniale est quantitativement moins importante que dans la sexe femelle mais plus caractéristique par la forme et la position de ces cellules : en effet, elles prennent une forme arquée, presque triangulaire et viennent coiffer les spermatogonies, ébauchant la structure des cystes du testicule adulte (Pl. XV, fig. b et c). Cet aspect cytologique du testicule ne subira aucune modification pendant une période assez longue de la vie post-embryonnaire ; les processus méiotiques ne démarrant que lorsque la Seiche atteint une taille au moins égale à 6 cm (MONTALENTI et VITAGLIANO, 1946).

Chez la Seiche, il existe donc du point de vue gonadique, une période d'indifférence sexuelle qui se superpose à la période embryonnaire. Selon MONTALENTI et VITAGLIANO (1946), la différenciation sexuelle des gonocytes serait concomitante de la digestion du vitellus et ne débiterait qu'entre les quatrième et dixième jours après l'éclosion. En fait, il

semble que la différenciation sexuelle s'amorce dès le jour de l'éclosion et ceci même chez les Seiches où le sac vitellin externe n'est pas totalement résorbé (LEMAIRE et RICHARD, 1970).

b) Organogenèse des voies génitales  
.....

Chez le mâle, le tractus génital est une formation complexe, impaire qui s'étend sur le côté gauche de l'animal. Il se compose d'un canal déférent auquel font suite de nombreuses vésicules reliées les unes aux autres et que l'on désigne sous le terme de "Complexe de Needham". Chez la femelle le tractus est beaucoup plus simple et comporte un oviducte qui aboutit à la glande de l'oviducte.

La première ébauche du tractus consiste en l'apparition d'un épaissement de l'épithélium de la cavité palléale (Pl. XVI, fig. a), à un stade précoce du développement embryonnaire, l'embryon ne mesurant que 1,5 mm (Stade 24). Comme le signale DORING (1908), cette ébauche est originellement paire (Pl. XVI, fig. b) et son évolution ultérieure montre qu'elle correspond à la partie terminale du tractus, c'est-à-dire au complexe de Needham ou à la glande de l'oviducte. Ces deux formations ectodermiques sont symétriques et se situent au voisinage de la future glande du noir ; à leur niveau, l'ectoderme est constitué d'une seule couche de cellules hautes qui se distinguent nettement des cellules aplaties qui composent normalement l'épithélium de la cavité palléale (Pl. XVI, fig. c).

Au stade 25, les ébauches gauche et droite commencent à s'invaginer dans la couche mésodermique sous-jacente (Pl. XVI, fig. d). Par la suite, la droite régresse ; seule subsiste la partie gauche qui va se développer considérablement. Jusqu'à ce stade de développement nous n'avons noté aucune distinction entre le tractus qui évolue dans le sens femelle et celui qui va donner le complexe de Needham. Cette distinction devient possible alors que l'embryon ne mesure que cinq à six millimètres (Stade 29). La future glande de l'oviducte apparaît comme une simple invagination ectodermique en forme de doigt de gant, enfoncée dans le mésoderme (Pl. XVI, fig. e). Le complexe de Needham est deux à trois fois plus développé et présente une plus grande complexité de structure (Pl. XVI, fig. f et g) : il se compose de trois régions bien distinctes : à une

partie tubulaire profonde fait suite une région ventrue qui s'ouvre dans la cavité palléale par l'intermédiaire d'un petit col. La différenciation de la partie terminale du tractus est donc assez précoce et s'effectue pendant la vie embryonnaire, alors que la gonade est encore indifférenciée.

La partie proximale du tractus qui correspond au gonoducte se forme de façon identique dans les deux sexes. La première ébauche du canal déférent (et de l'oviducte) apparaît assez tardivement, durant le dernier stade embryonnaire, sous forme d'un épaissement de l'épithélium coelomique, au voisinage de l'extrémité postérieure du complexe de Needham (ou de la glande de l'oviducte) (Pl. XVI, fig. h). Cet épaissement s'enfonce dans le mésoderme qui enrobe la partie terminale du tractus (Pl. XVI, fig. i). La gouttière ainsi formée, dont la lumière est tapissée de nombreux cils, se ferme d'avant en arrière et progresse en direction de la gonade suivant le même processus (Pl. XVI, fig. j, k).

Le tractus génital de la Seiche, comme c'est le cas le plus général chez les Mollusques (TARDY, 1967, 1970), a une origine mixte mésodermique et ectodermique. Mais le fait le plus marquant qui résulte de cette étude, est que l'on peut identifier le sexe de l'embryon proche de l'éclosion par simple observation de la partie terminale du tractus alors que la gonade est sexuellement indifférenciée.

#### c) Différenciation des glandes annexes

Les glandes annexes du tractus génital existent exclusivement dans le sexe femelle et sont représentées par les glandes nidamentaires. Ce sont des masses glandulaires, situées en position médio-ventrale. Elles se composent en fait des glandes nidamentaires principales et des glandes nidamentaires accessoires.

##### 1) Glandes nidamentaires principales

La différenciation des glandes nidamentaires principales est très précoce (DORING, 1908) ; elle débute chez l'embryon au stade 27 (L = 4 mm), sous forme d'épaississements symétriques de l'épithélium de la cavité palléale (Pl. XVII, fig. a, b). Ces ébauches ectodermiques se situent ventralement, en arrière du coeur, à proximité des sacs rénaux et des branches de la veine cave (Pl. XVII, fig. a) ; elles

se distinguent donc parfaitement des ébauches de la partie terminale du tractus qui sont plus latérales et occupent une position plus antérieure. Progressivement, elles s'enfoncent dans la couche mésodermique sus-jacente (Pl. XVII, fig. c) et forment finalement deux poches symétriques, allongées transversalement (Pl. XVII, fig. d). Ces poches ectodermiques présentent à l'éclosion une différenciation morphologique : l'épithélium en regard de la cavité coelomique est très mince, alors que l'épithélium tourné vers la cavité palléale est formé d'une couche de cellules hautes (Pl. XVII, fig. d). C'est au niveau de ce dernier que se différencient les premières lamelles, caractéristiques de la structure de la glande nidamentaire principale adulte (Pl. XVII, fig. e).

## 2) Glandes nidamentaires accessoires

Elles apparaissent assez tardivement au cours de l'embryogenèse sous forme d'épaississements ectodermiques de la paroi ventrale du sac viscéral, de part et d'autre de la glande du noir (Pl. XVII, fig. f, g). Après l'éclosion, ces épaississements commencent à se plisser (Pl. XVII, fig. h) ébauchant de cette façon la structure tubulaire des glandes nidamentaires accessoires définitives. Cependant ces vallonements de l'épithélium de la cavité palléale ventrale restent très discrets, ce qui rend difficile l'identification de ces organes. Ce n'est que plus tard, au cours de la période post-embryonnaire que les glandes nidamentaires accessoires acquièrent une structure plus complexe (DORING, 1908).

Les glandes nidamentaires principales et accessoires se différencient donc pendant la période embryonnaire, alors que les gonocytes sont encore indifférenciés.

L'originalité de la différenciation sexuelle de la Seiche paraît résider dans l'antériorité de la différenciation des caractères sexuels somatiques sur celle des glandes génitales (Fig. 12). Il est en effet assez remarquable d'observer que les premières différenciations qui permettent la distinction des sexes sont celles des territoires somatiques, en l'occurrence la partie terminale du tractus et les glandes annexes, et qu'elles précèdent de loin la différenciation sexuelle des ébauches gonadiques. Aucune observation analogue n'a été faite à notre connaissance chez un Invertébré.

Fig. 12. - Evolution et différenciation de l'appareil génital de *Sepia officinalis* L.

1, 2, 3 = gonade embryonnaire à différents stades

4a = futur ovaire

4b = futur testicule

5, 6 = ébauche indifférenciée de la partie terminale du tractus

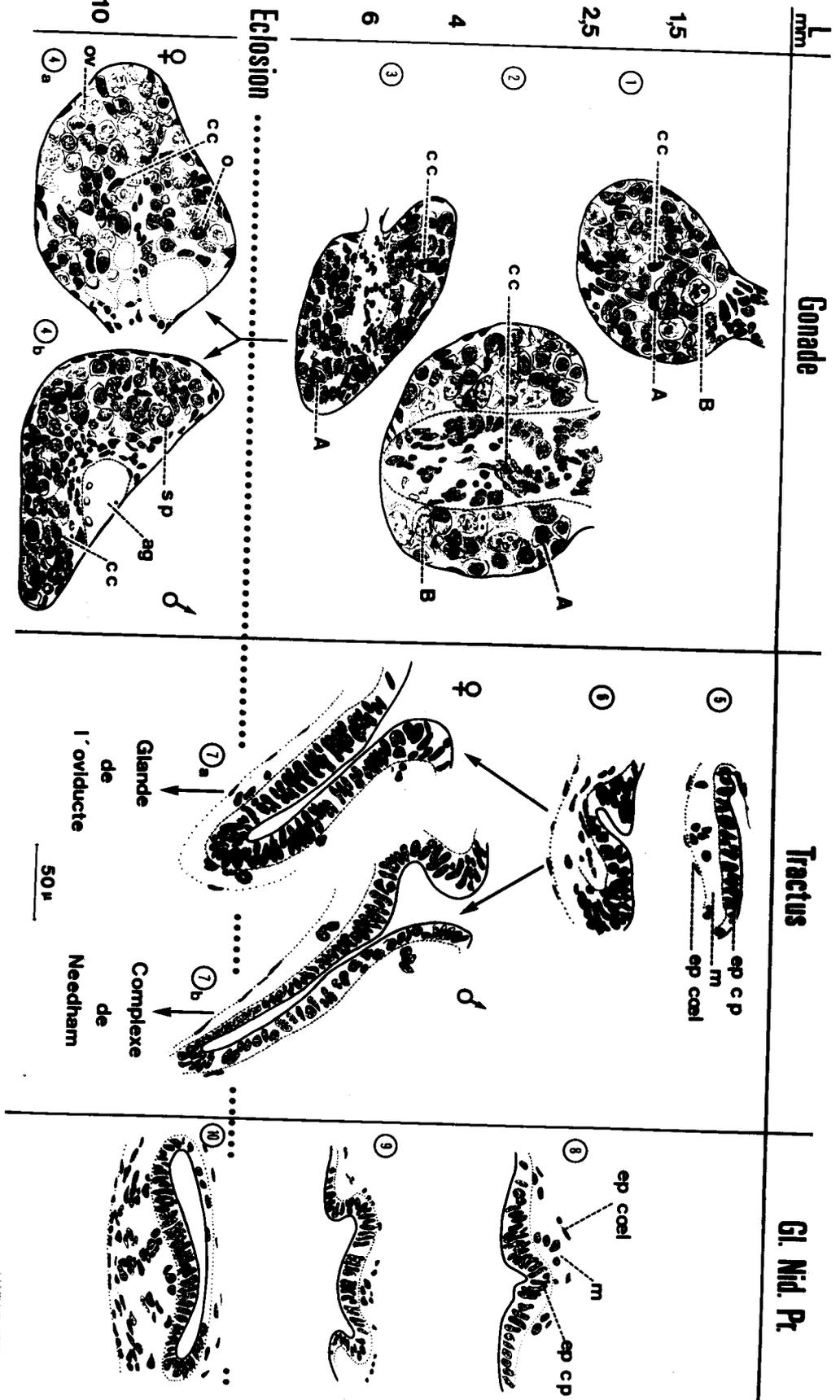
7a = future glande de l'oviducte

7b = futur complexe de Needham

8, 9, 10 = évolution des glandes nidamentaires principales.

A : cellule germinale normale ; B : grosse cellule claire ; a.g. : artère génitale ; c.c. : cellule conjonctive ; ep.c.p. : épithélium de la cavité palléale ; ep.coel. : épithélium coelomique ; m. : mésoderme ; O. : ovogonie ; Ov. : ovocyte I ; Sp. : spermatogonie.

L(mm) : longueur dorsale du manteau en mm.



Eclosion .....

50 μ

Chez les Vertébrés, THIEBOLD (1952, 1964) retrouve la même originalité de la différenciation du sexe chez *Scyliorhinus canicula* L. Mais ce cas représente une exception parmi les Vertébrés, chez lesquels en effet, la différenciation des caractères sexuels primaires s'effectue postérieurement à celle des gonades.

Dans l'état actuel de nos recherches, il ne nous est pas possible, en l'absence de données expérimentales, d'expliquer le processus de la différenciation sexuelle de la Seiche. Ce problème fait partie de notre plan de travail, et dans l'attente, plusieurs hypothèses peuvent être envisagées.

1°) La première hypothèse est fondée directement sur nos observations embryologiques : la différenciation des caractères sexuels somatiques serait indépendante des glandes génitales puisqu'elle se place antérieurement à la différenciation morphologique de ces organes. Les résultats obtenus par RICHARD (1971) semblent favorables à cette hypothèse : à la suite d'expériences de **castration** réalisées sur de jeunes seiches, cet auteur conclut à une indépendance totale, d'une part entre la gonade et les parties terminales des tractus mâle et femelle, et d'autre part entre l'ovaire et les glandes nidamentaires. Dans ce cas, on peut envisager que les caractères sexuels somatiques de la Seiche seraient auto-sexuels, leur différenciation étant liée directement à la constitution génétique des cellules qui les composent. C'est ce **mécanisme** qui paraît d'ailleurs régler à lui-seul la différenciation sexuelle chez les Insectes, en dehors de *Lampyrus nocticula* (LAUGE, 1970).

2°) La deuxième hypothèse basée sur les données expérimentales obtenues chez les Mollusques Prosobranches (STREIFF, 1970) implique l'existence d'un relai physiologique, hormonal ou neurohormonal, entre le déterminisme génique et la différenciation sexuelle. Dans ce cas, il y aurait une différence de réceptivité des territoires embryonnaires du tractus, des glandes annexes et de la gonade.

3°) Une troisième hypothèse qui paraît moins vraisemblable doit cependant être envisagée. Bien que morphologiquement indifférenciées, les gonades ne seraient-elles pas néanmoins fonctionnelles du point de vue endocrinien ? Cette hypothèse s'appuie en particulier sur les résultats obtenus chez les Oiseaux (WENIGER, 1961 ; WOLFF et HAFEN, 1952a, b).

WENIGER a pu mettre en évidence chez le poulet, une activité hormonale spécifique de la part d'ovaires ou de testicules embryonnaires de 5 jours, donc encore morphologiquement indifférenciés. Les sécrétions hormonales des gonades indifférenciées pourraient alors diriger la différenciation des caractères sexuels somatiques.

Le problème du déterminisme de la différenciation sexuelle reste donc entièrement posé chez la Seiche et chez les Céphalopodes. Seule une étude expérimentale nous permettra d'apporter certains éléments de réponse à cette question importante.

### III - ORGANOGENESE DE L'APPAREIL DIGESTIF

Nous envisagerons successivement la formation du tube digestif et des glandes annexes.

#### A) Tube digestif

Le tube digestif se forme à partir de deux ébauches, l'une ectodermique qui fournira le stomodeum et ses dérivés, l'autre endodermique à l'origine des intestins moyen et postérieur et de leurs annexes.

##### a) Stomodeum .....

Au stade 16, une légère dépression impaire et médiane apparaît dans la région antérieure du blastoderme, entre les deux lobes céphaliques de KOLLIKER (Pl. III, fig. g). Durant les stades suivants, cette invagination ectodermique s'accroît (Pl. V, fig. b) : elle est à l'origine du stomodeum dont l'ouverture à l'extérieur correspond à la future bouche. Cette dernière devient de plus en plus marquée, par rapprochement des bords limitant l'entrée du stomodeum (Pl. V, fig. a, d).

Le stomodeum s'allonge en s'enfonçant dans le mésoderme sous-jacent (Pl. XVIII, fig. a) : il prend l'aspect d'un tube étroit se terminant en cul-de-sac et limité par un épithélium formé de cellules prismatiques. La partie la plus profonde de l'invagination stomodéale donnera naissance à l'oesophage alors que dans la région antérieure du stomodeum une évagination de la paroi ventrale de ce dernier fournira le sac radulaire ou bulbe buccal. Progressivement, l'oesophage s'enfonce de plus en plus et s'ouvre finalement dans l'intestin moyen.

Quant à la bouche, elle occupe primitivement une position dorsale (Pl. VI, fig. a, d) ; au cours du développement embryonnaire, par suite des diminutions de taille du sac vitellin externe et du canal vitellin qui unit ce dernier au sac vitellin interne, elle se trouve ramenée au centre de la couronne tentaculaire (Pl. VIII, fig. c). La bouche, le stomodeum et l'oesophage qui lui fait suite se trouvent toujours situés dorsalement par rapport au canal vitellin et au sac vitellin interne (Pl. XVIII, fig. a, b).

b) Intestins moyen et postérieur  
.....

Les ébauches des intestins moyen et postérieur naissent sous la forme d'une "plaque" cellulaire (Pl. XVIII, fig. d) qui représente le feuillet endodermique. Ce dernier se différencie à partir de l'entoméso-derme dont la dissociation en ses deux constituants endodermique et mésodermique s'effectue tardivement chez la Seiche, à la fin de la gastrulation (Stade 17). La plaque endodermique, qui se situe dans la partie postérieure du blastoderme en arrière du sac coquillier, est constituée d'une seule couche de cellules cubiques qui se distinguent très aisément des cellules mésodermiques sus-jacentes. La plaque endodermique est séparée du vitellus sous-jacent par le syncytium vitellin (Pl. XVIII, fig. d). Sa limite avec ce dernier est également très nette, ce qui nous permet de refuter l'hypothèse d'une participation du syncytium vitellin dans la constitution de l'endoderme (VIALLETON, 1888).

Au stade 19, la plaque endodermique se soulève, délimitant une cavité qui est la première indication de la cavité intestinale (Pl. XVIII, fig. e) dont le plafond est formé par l'endoderme, son plancher étant constitué par le syncytium vitellin.

Au stade 21, l'ensemble prend l'aspect d'un bonnet phrygien (Pl. XVIII, fig. f) dont la partie élargie, ouverte sur le vitellus correspond à l'intestin moyen, le sommet représentant l'intestin postérieur ou rectum qui aboutit à l'anus. Ce dernier est visible extérieurement sous la forme d'une protubérance située dans la partie postérieure du blastoderme, entre les branchies (Pl. V, fig. a). Il se percera sans qu'un proctodeum ne soit apparu.

Progressivement, les bords de la plaque endodermique en contact avec le syncytium vitellin s'infléchissent vers l'intérieur, amorçant de cette façon la fermeture de l'intestin moyen. Celui-ci est à l'origine du coecum et de l'estomac dans lequel s'abouche l'oesophage. Durant la période embryonnaire, la croissance de ces organes se trouve considérablement freinée par suite de la pression exercée par la masse vitelline. Ce n'est qu'après l'éclosion, durant la phase de **résorption** active du sac vitellin interne, que leur développement devient très rapide. Chez la Seiche, comme chez les autres Décapodes, l'intestin moyen ne présente pas de dilatations correspondant au jabot des Octopodes (BOLETZKY, 1967). Il faut cependant signaler que selon SACARRAO (1961), le jabot des Octopodes se forme aux dépens de l'oesophage.

Les tuniques musculaire et conjonctive qui entrent dans la constitution de la paroi du tube digestif se différencient à partir du mésoderme qui l'entoure.

#### B) Glandes annexes du tube digestif

Parmi les glandes annexes, nous avons surtout étudié l'organogenèse des glandes salivaires postérieures, du foie, du pancréas et de la poche du noir qui est considérée comme glande annexe du rectum.

##### a) Glandes salivaires postérieures .....

Les glandes salivaires postérieures apparaissent très précocement et dès le stade 19, elles sont visibles au fond du stomodeum. Primitivement, l'ébauche de ces glandes est impaire et se présente comme une évagination de la paroi ventrale du stomodeum (Pl. XVIII, fig. a). Cette ébauche **impaire** se divise bientôt en deux branches qui s'allongent en direction postérieure : les glandes salivaires postérieures apparaissent alors comme deux simples diverticules symétriques situés de part et d'autre de l'oesophage, dorsalement par rapport au sac vitellin interne (Pl. XVIII, fig. b, c). Au cours du développement embryonnaire leur conduit impair s'allonge considérablement, toujours en direction postérieure, reportant de cette façon les glandes salivaires en arrière des ganglions viscéraux. En même temps, leur structure se complique : chaque glande est alors constituée de quelques tubules plus ou moins contournés, tapissés

par un épithélium sécréteur formé de cellules hautes et étroites, à noyau ovoïde en position basale. Cette structure est très proche de celle des glandes salivaires postérieures de l'adulte telle que l'a décrite BOUCAUD-CAMOU (1968).

b) Poche du noir  
.....

Peu après le soulèvement de la plaque endodermique, il se forme au niveau de la partie terminale de l'intestin postérieur, un prolongement en cul-de-sac, qui représente l'ébauche précoce de la poche du noir (Pl. XVIII, fig. f). Ce diverticule de l'intestin postérieur s'accroît en s'enfonçant dans les cellules mésodermiques qui l'entourent. Sa partie distale s'élargit et devient sécrétrice ; elle correspond à la glande du noir dont l'aspect alvéolaire est dû à des replis très accentués de la paroi glandulaire (Pl. XVIII, fig. g). A la glande du noir fait suite une vaste vésicule ou réservoir qui se prolonge par un canal évacuateur lequel longe le rectum et s'abouche à ce dernier, en avant de l'anus (Pl. XVIII, fig. g).

La glande du noir est précocement fonctionnelle ; dès le stade 25, on peut noter sur coupes la présence de quelques grains de mélanine disséminés parmi les tubules glandulaires. Mais ce n'est qu'à partir du stade 26 que la poche du noir devient visible sur la face ventrale, l'embryon étant déjà capable d'expulser de l'encre dans le liquide péri-embryonnaire.

c) Foie et pancréas  
.....

Le foie et le pancréas qui représentent chez l'adulte deux organes bien individualisés l'un par rapport à l'autre, ont une origine commune. Les ébauches de "l'hépatopancreas" apparaissent très tôt, aux environs du stade 20, sous la forme de deux évaginations latérales de l'intestin moyen (Pl. XIX, fig. a). Ces diverticules hépatopancréatiques s'apportissent au fur et à mesure que le vitellus pénètre à l'intérieur de l'embryon ; leur extension se fait en direction antéro-postérieure. Les parties antérieures des diverticules hépatopancréatiques qui se situent de part et d'autre du vitellus sont à l'origine du foie (Pl. XIX, fig. b,c) alors que leurs portions postérieures, qui s'étendent en arrière du sac

vitellin interne, représentent les ébauches du pancréas (Pl. XIX, fig. b).

- Evolution du foie

Au stade 23, le foie se présente comme deux tubules symétriques, à section elliptique, plaqués contre le sac vitellin interne (Pl. XIX, fig. c) et séparés de ce dernier par 2 à 3 couches de cellules mésodermiques ; leur paroi est constituée d'une seule couche de hautes cellules à noyau volumineux (Pl. XIX, fig. d).

Sous l'effet de la pression exercée par le vitellus (RANZI, 1928, 1931), les ébauches hépatiques se trouvent comprimées entre le sac vitellin interne et la paroi du corps ; au stade 25, le foie est constitué de deux tubules à lumière très réduite, allongés en direction dorso-ventrale (Pl. XIX, fig. e). De nombreuses mitoses indiquent une croissance très active de cet organe (Pl. XIX, fig. f). Le développement du foie se poursuit régulièrement et à partir du stade 26, sa structure devient plus complexe avec l'apparition d'un système de lobules, l'ensemble formant une sorte d'enclave dans le vitellus, de part et d'autre du lobe vitellin antérieur (Pl. XX, fig. a). A la fin de la période embryonnaire (Pl. XX, fig. b), le foie se présente sous forme de 2 lobes symétriques, divisés en de nombreux lobules séparés par des cellules conjonctives. L'épithélium de ces lobules est constitué de une à deux couches de cellules présentant des figures de mitoses (Pl. XX, fig. c), leur rapport nucléoplasmique étant plus faible qu'au stade 25. Durant les dernières phases de la période embryonnaire (Stade 26 à 30), des espaces sanguins se développent entre les lobules hépatiques, et sont à l'origine d'une vascularisation importante. Les cellules mésodermiques qui au stade 25 séparaient les ébauches du foie du vitellus ont maintenant disparu : le foie se trouve donc directement en contact avec le syncytium vitellin.

Au stade de l'éclosion, contrairement à ce que l'on rencontre chez *Loligo* (PORTMANN et BIDDER, 1928), le foie n'englobe pas tout le lobe vitellin antérieur ; chez la Seiche, les lobes hépatiques restent localisés dans les régions ventro-latérales de ce dernier, mais ils sont par contre plus développés en direction centripète que chez le calmar (Pl. XX, fig. b).

Après l'éclosion, on assiste à un développement considérable du foie qui englobe totalement le vitellus et se substitue progres-

sivement à lui (Pl. XXI, fig. a). Finalement, le lobe vitellin antérieur disparaît et se trouve remplacé par deux grands lobes hépatiques, formés de nombreux lobules, richement vascularisés (Pl. XXI, fig. b).

- Evolution du pancréas

Les ébauches pancréatiques qui à l'encontre de celles du foie ne se trouvent pas compressées par le vitellus (Pl. XIX, fig. b) se développent sans aucune direction privilégiée. La structure du pancréas apparaît plus clairement au cours du développement : il se compose de vésicules isolées, tassées les unes contre les autres (Pl. XX, fig. d). Chaque vésicule est constituée par une double paroi formée d'un épithélium interne, à cellules plus hautes que larges et d'un épithélium externe aux cellules aplaties. Entre ces deux couches cellulaires existe tout un système de lacunes sanguines formant le sinus pancréatique (Pl. XX, fig. e).

Nos connaissances actuelles sur le mécanisme de la résorption du vitellus chez les Céphalopodes relèvent des travaux de PORTMANN (1926), PORTMANN et BIDDER (1928) chez *Loligo* et ceux de SACARRAO (1943, 1945) chez les Octopodes. Ces auteurs ont montré le rôle primordial du syncytium vitellin et du foie dans la digestion et l'utilisation des réserves vitellines. Les quatre périodes de l'absorption du vitellus définies par PORTMANN et BIDDER chez *Loligo* (1928) paraissent directement applicables à *Sepia officinalis*.

La première période s'étend depuis les premiers stades de segmentation jusqu'à l'apparition des premières contractions du sac vitellin externe.

Dès le début de la deuxième période (stade 20 à 25), un large sinus sanguin entoure complètement le sac vitellin externe : il se situe entre le syncytium vitellin et l'ectoderme extra-embryonnaire (Pl. IX, fig. a). Une véritable circulation sanguine s'établit alors entre l'embryon et le sac vitellin externe ; le sinus périvitellin est en effet relié aux sinus embryonnaires par l'intermédiaire des vaisseaux vitellins dorsal et ventral (Pl. XVIII, fig. a, b). Le vitellus digéré par le

syncytium vitellin passe dans le sinus périvitellin ; il est ensuite transféré dans les sinus de l'embryon grâce aux contractions rythmiques de la paroi du sac vitellin externe. Ce mécanisme d'absorption du vitellus par la voie sanguine est tout à fait comparable à ce que l'on rencontre chez les embryons de Vertébrés. Cette deuxième période se termine au stade 25, avec l'interruption de la communication entre les sinus externe et interne par suite du développement des bras et de leur musculature.

La troisième période (Stades 26 à 30) correspond à la phase de croissance du sac vitellin interne : grâce à l'action péristaltique de la musculature circumorale, le vitellus non digéré passe régulièrement du sac vitellin externe dans l'interne. L'éclosion intervient à la fin de cette période, le sac vitellin externe étant totalement résorbé ou presque. Comment se fait l'absorption du vitellus durant cette période ? On peut penser qu'une certaine partie du vitellus digéré par la membrane périvitelline passe dans le sinus entourant les lobes postérieurs (Pl. XXI, fig. c). Le foie interviendrait-il également dans ce mécanisme, comme le pensent PORTMANN et BIDDER chez *Loligo* ? L'état de nos recherches actuelles ne nous permettent pas de répondre à cette question. Des recherches complémentaires, nécessitant l'utilisation de techniques histochimiques et de la microscopie électronique, sont nécessaires pour pouvoir présumer d'un rôle du foie dans l'absorption du vitellus durant cette période.

La quatrième période représente la véritable période de résorption du vitellus. Elle coïncide avec la phase d'accroissement considérable du foie après l'éclosion : le sac vitellin interne disparaît progressivement et se trouve remplacé par le foie (Pl. XXI, fig. a, b). Les cellules hépatiques sont devenues très actives : ce sont de très hautes cellules ; leur noyau occupe une position basale et leur extrémité distale renferme de nombreux granules vitellins (Pl. XX, fig. d). Le foie participerait donc directement à l'absorption du vitellus. De plus, on constate souvent à ce stade la présence, dans la lumière des vésicules pancréatiques, de produits de sécrétion tout à fait identiques à ceux que l'on rencontre dans la cavité des lobes hépatiques (Pl. XX, fig. e). Or, nous avons vu que le pancréas communique directement avec le foie. Le vitellus digéré par le syncytium vitellin serait donc absorbé par le

foie et transféré dans le pancréas : c'est par l'intermédiaire du sinus pancréatique qu'il passerait dans la circulation.

L'absorption du matériel nutritif s'accomplit donc au moyen de deux mécanismes. L'un se fait uniquement par voie sanguine, l'autre fait intervenir le foie embryonnaire et peut-être le pancréas. Dans les deux cas, le syncytium vitellin joue un rôle d'une importance considérable (PORTMANN et BIDDER, 1928). Nos observations sur le mécanisme de l'utilisation des réserves deutoplasmiques ne prétendent pas élucider ce problème, mais constituent le point de départ d'une étude plus poussée que nous nous proposons d'effectuer ultérieurement.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Nos connaissances actuelles sur le développement embryonnaire des Céphalopodes résultent de travaux qui ont été réalisés essentiellement chez les Octopodes et chez *Loligo*. Les données relatives à *Sepia officinalis* sont encore fragmentaires et assez anciennes. Pour ces raisons et dans le but de fournir des bases solides à une étude expérimentale actuellement en cours, nous avons réalisé l'étude chronologique du développement de la Seiche. Nos observations nous permettent de dégager les principaux caractères de l'embryogenèse de ce Mollusque et nous amènent à constater que la Seiche, et d'une façon plus générale les Céphalopodes, représentent un **groupe à part** parmi l'embranchement des Mollusques.

L'oeuf, très riche en vitellus, est du type télolécithe ; la nature méroblastique de l'oeuf de la Seiche et des autres Céphalopodes modifie les processus de la segmentation que l'on rencontre normalement chez les Mollusques : leur segmentation est en effet partielle, discoïdale. Les Céphalopodes s'opposent de ce fait à l'ensemble des autres classes des Mollusques, chez qui la segmentation totale spirale est de règle. Par contre, l'analogie avec la segmentation des oeufs télolécithes des Poissons et des Sauropsidés est évidente. Comme chez ces derniers, le résultats des clivages successifs aboutit à la formation de blastomères et de blastocônes (WITSCHI, 1956). Cependant un fait important que nous avons observé chez la Seiche et qui a également été décrit chez les autres Décapodes (FIELDS, 1965 ; WATASE, 1891) est le caractère inégal de la segmentation qui se manifeste dès le stade à 4 cellules. Cette inégalité s'accroît au cours des divisions : elle serait peut-être liée à une hétérogénéité cytoplasmique du disque germinatif, ce qui conduirait à l'existence de populations cellulaires différentes dans la constitution du blastoderme, comme cela a été décrit chez la truite, *Salvelinus fontinalis* (DICKSON et BATTLE, 1970). Ce problème mérite d'être abordé par l'expérimentation pour déceler un lignage cellulaire éventuel. La microscopie électronique semble nécessaire pour apporter

les précisions indispensables à l'interprétation de la structure des différents éléments constituant le disque germinatif en début de segmentation.

L'inégalité de la segmentation se traduit par l'existence d'une symétrie parfaitement bilatérale. Il est cependant impossible de repérer le plan de symétrie à la fin de la segmentation. Seule l'expérimentation nous permettra de vérifier si le plan de symétrie du disque germinatif en division est analogue au plan de symétrie bilatérale du blastoderme. Il est clair par contre que ce dernier coïncide avec celui du futur embryon.

Les mécanismes de la gastrulation que nous avons définis pour la Seiche éloigne les Céphalopodes des autres Mollusques. Comme tous les oeufs télolécithes, l'oeuf des Céphalopodes se caractérise par la présence d'un syncytium vitellin qui s'élabore à partir des éléments marginaux du disque germinatif. Il se présente chez la Seiche sous la forme d'une bande syncytiale régulière, d'épaisseur variable, semée de nombreux noyaux. Le syncytium vitellin doit être envisagé comme une formation spécialisée dans la digestion et l'utilisation des réserves deutoplasmiques, tel qu'on le décrit chez les Vertébrés (GALLIEN, 1958).

La masse vitelline et son syncytium vitellin **forment** donc chez les Céphalopodes un organe transitoire, à rôle exclusivement nutritif. Par cette fonction, le complexe vitellus-syncytium vitellin peut être considéré comme équivalent des macromères vitellins que l'on rencontre chez les Gastéropodes aux oeufs riches en vitellus, tels *Fusus*, *Nassa*, *Murex*. Selon SACARRAD (1952c), il est tout à fait comparable à un "gigantesque macromère 4D". Mais contrairement à ce qui se passe chez ces Gastéropodes, ce complexe n'entre jamais dans la formation de l'ébauche endodermique du tube digestif des Céphalopodes. Chez *Fusus* par exemple, cet organe transitoire constitue une partie provisoire de l'intestin moyen : il sera remplacé ultérieurement par l'endoderme définitif (PORTMANN, 1932). Chez les Céphalopodes, l'endoderme se forme après ségrégation de l'entomésoderme en ses deux constituants ; cette dissociation s'effectue assez tardivement chez *Sepia*, à la fin de la gastrulation.

Le syncytium vitellin et la plaque endodermique ont donc chez les Céphalopodes une origine indépendante et une fonction qui leur sont propres, ce qui n'est pas le cas chez les Gastéropodes à développement holo-méroblastique.

Nos observations permettent de rapprocher les Céphalopodes des Vertébrés à développement méroblastique ; chez les Poissons et les Sauropsidés, le syncytium vitellin et l'endoderme ont également une origine et un rôle bien distincts. Quelques différences relatives au mode de formation du syncytium vitellin existent cependant entre les Céphalopodes et les Vertébrés. Chez les Téléostéens, le syncytium vitellin prend naissance à partir des noyaux des blastomères les plus profonds du disque germinatif ; chez les Oiseaux et les Sélaciens où la polyspermie est de règle, les spermatozoïdes accessoires participent également à sa formation et se mêlent aux noyaux issus de la segmentation (GALLIEN, 1958). De plus, le syncytium vitellin apparaît chez les Vertébrés pendant la segmentation alors que chez les Céphalopodes, son individualisation marque le début de la gastrulation. Ces différences minimales ne s'opposent pas ; du point de vue morphogénétique, au rapprochement des Céphalopodes et des Vertébrés.

En même temps que s'effectuent les mouvements morphogénétiques mettant en place les feuillettes, le blastodisque limité primitivement à l'aire étroite coiffant le pôle animal va s'étendre tout autour de l'oeuf ; par son extension, il enveloppe entièrement celui-ci. Corrélativement à ce mouvement, on assiste à l'édification de l'embryon. Chez la Seiche, l'aire embryonnaire qui formera à elle seule la totalité des organes de l'embryon, reste localisée à la région animale de l'oeuf. L'aire extra-embryonnaire est représentée par le sac vitellin externe, c'est-à-dire le vitellus, le syncytium et l'ectoderme extra-embryonnaire. Le bord d'enveloppement de ce dernier constitue un véritable blastopore vitellin, homologue à celui des Poissons Téléostéens. L'importance du sac vitellin externe dépend de la richesse de l'oeuf en réserves vitellines. Selon RAVEN (1966), sa taille augmente dans l'ordre croissant suivant : *Argonauta*, *Octopus*, *Loligo*, *Sepia*, *Eledone*. Ceci explique que chez les espèces relativement pauvres en vitellus, tel l'Argonaute, l'aire extra-embryonnaire

est très réduite alors que chez la Seiche et l'Elédone, elle est très développée.

Il apparaît donc que la gastrulation chez la Seiche est basée sur les mêmes principes fondamentaux qui gouvernent le développement des Poissons et des Sauropsidés : la formation de l'embryon pendant la gastrulation, le recouvrement du vitellus et du syncytium vitellin par le seul feuillet ectodermique extra-embryonnaire sont en effet des caractères typiques du développement embryonnaire de ces Vertébrés, et plus particulièrement des Poissons Téléostéens. Une différence fondamentale apparaît cependant dans la suite du développement. Chez les Vertébrés aux oeufs Télolécithes, la vésicule vitelline est appendue à la face ventrale de l'embryon, alors que chez les Céphalopodes, les mouvements morphogénétiques qui règlent le soulèvement de l'embryon s'effectuent de telle sorte que le sac vitellin se trouve placé dans la région buccale de l'embryon. Progressivement au cours du développement embryonnaire, le vitellus est transféré à l'intérieur de l'embryon. L'embryon de Seiche éclôt avec un sac vitellin interne d'énormes proportions dont l'absorption sera réalisée au cours de la vie post-embryonnaire.

Ces caractères essentiels du développement de la Seiche et nos observations relatives à l'organogenèse de l'oeil, de l'appareil digestif et de l'appareil génital nous permettent de conclure que les Céphalopodes représentent un groupe bien particulier parmi l'embranchement des Mollusques. Du point de vue embryologique, les Céphalopodes sont en effet beaucoup plus proches des Vertébrés et en particulier des Poissons Téléostéens, que des autres Mollusques. Aussi, la suggestion de MANGOLD-WIRZ et FIORONI (1970) nous semble parfaitement justifiée. Ces auteurs, considérant les critères morphologiques, physiologiques, écologiques et éthologiques pensent "qu'il faudrait renoncer à la division actuelle de l'embranchement des Mollusques en sept classes équivalentes et opposer le sous-embranchement des Céphalopodes à l'ensemble des autres Mollusques".

## B I B L I O G R A P H I E

- ALEXANDROWICZ J.S., 1927 - Contribution à l'étude des muscles, des nerfs et du mécanisme de l'accommodation de l'oeil des Céphalopodes. Arch. Zool. expér. gén., 66, 71-134.
- ARNOLD J.M., 1965 - Normal embryonic stages of the squid, *Loligo pealii* (Lesueur). Biol. Bull., 128, 24-32.
- ARNOLD J.M., 1967 - Fine structure of the development of the Cephalopod lens. J. Ultrastructure Res., 17, 527-543.
- ARNOLD J.M., 1968 - The role of the egg cortex in Cephalopod development. Develop. Biol., 18, 180-197.
- BERGMANN W., 1903 - Untersuchungen über die Eibildung bei Anneliden und Cephalopoden. Z. wiss. Zool., 73, 278-301.
- BOBRETZKY N., 1877 - Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Nachr. Ges. Freunde Nat., Moscou, 24 (en russe).
- BOLETZKY S.V., 1967 - Die embryonale Ausgestaltung der frühen Mitteldarmanlage von *Octopus vulgaris* Lam. Rev. Suisse Zool., 74, 555-562.
- BOLETZKY S.V., 1968 - Untersuchungen über die Organogenese des Kreislaufsystems von *Octopus vulgaris* Lam. Rev. Suisse Zool., 75, 765-812.
- BOUCAUD-CAMOU E., 1968 - Etude histologique et histochimique de l'appareil digestif de *Sepiola atlantica* d'Orbigny et *Sepia officinalis* L. Bull. Soc. linn. Normandie, 9, 220-243.
- BRACHET A., 1935 - Traité d'embryologie des Vertébrés. Masson et Cie, Paris.
- CHAMPY C., 1913 - Recherches sur la spermatogenèse des Batraciens et les éléments accessoires du testicule. Arch. Zool. expér. gén., 52, 13-304.

- COWDEN R.R., 1968 - Cytological and cytochemical studies of oocyte development and development of the follicular epithelium in the Squid, *Loligo brevis*. Acta Embryol. Morph. exp., 10, 160-173.
- DAVIS C.C., 1968 - Mechanisms of hatching in aquatic Invertebrate eggs. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 6, 325-376.
- DAWYDOFF C., 1928 - Traité d'embryologie comparée des Invertébrés. Masson et Cie, Paris.
- DICKSON D.H. et BATTLE H.I., 1970 - The fine structure of the trout blastoderm, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). J. Morphol., 130, 367-383.
- DISTASO A., 1908 - Studiî sull'embrione di *Seppia*. Zool. Jahrbuch Anat., 26, 565-650.
- DORING W., 1908 - Ueber Bau und Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates bei myopsiden Cephalopoden. Z. wiss. Zool., 91, 112-189.
- FAUSSEK V., 1901 - Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Mitt. Zool. Stat. Neapel, 14, 83-237.
- FIELDS W.G., 1965 - The structure, development, food relations, reproduction and life history of the squid *Loligo opalescens* Berry. Fish Bull. (Calif. Res. Ag. Dep. Fish Game), 131, 1-108.
- FIORONI P., 1963 - Zur embryonalen und postembryonalen Entwicklung der Epidermis bei zehnnarmigen Tintenfischen. Verh. Natf. Ges. Basel, 74, 149-160.
- FIORONI P., 1964 - Zum embryonalen Grössenwachstum bei Tintenfischen. Rev. Suisse Zool., 71, 777-804.
- GALLIEN L., 1958 - Problèmes et concepts de l'embryologie expérimentale. Gallimard, Paris.
- GRENACHER H., 1886 - Die Retina der Cephalopoden. Abh. naturf. Ges. Halle, 16, 209-257.

- HENSEN V., 1865 - Ueber das Auge einiger Cephalopoden. Z. wiss. Zool., 15, 155-242.
- HESS C., 1905 - Beiträge zur physiologie und Anatomie des Cephalopodenauges. Pflüg. Arch. ges. Physiol., 109, 393-439.
- HESSE R., 1900 - Die Retina der Cephalopoden. Z. wiss. Zool., 68, 456-477.
- HIBBARD H., 1937 - The hatching of the Squid. Biol. Bull., 73, 385.
- HOYLE W.E., 1889 - On a tract of modified epithelium in the embryo of *Sepia*. Proceedings of the Royal Physical Society, 10, 58-60.
- JECKLIN L., 1934 - Beitrag zur Kenntnis der Laichgallerten und der Biologie der Embryonen decapoder Cephalopoden. Rev. Suisse Zool., 41, 593-693.
- JOUBIN L., 1883 - Sur le développement de la branchie des Céphalopodes. C.R.Acad. Sc. Fr., 97, 1076-1078.
- JOUBIN L., 1885 - Structure et développement de la branchie de quelques Céphalopodes des côtes de France. Arch. Zool. expér. gén., 3, 75-150.
- JOUBIN L., 1900 - Cephalopode : la Seiche officinale. in "Zoologie descriptive", II, Octave DOIN, Paris.
- JURA C., 1967 - The role of egg cortex in embryogenesis of *Succinea putris* L. (Mollusca). Studies with UV micro-beam. Acta biol. Cracov., Zool., 10, 89-96.
- KONOPACKI M., 1933 - Histophysiologie du développement de *Loligo vulgaris* Bull. intern. Acad. polon. Sci. Lettr., Cl. Sci., B II, 51-69
- KORSCHOLT E. et HEIDER K., 1936 - Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. Gustav Fischer, Jena.
- LANKESTER E.R., 1875 - Observations on the development of Cephalopoda. Quart. J. Micr. Sci., 15, 37-47.

- LAUGE G., 1970 - Problèmes posés par les insectes concernant la différenciation du sexe. Bull. Soc. Zool. Fr., 95, 363-377.
- LEMAIRE J. et RICHARD A., 1970 - Evolution embryonnaire de l'appareil génital : différenciation du sexe chez *Sepia officinalis* L. Bull. Soc. Zool. Fr., 95, 475-478.
- MAC BRIDE E.W., 1914 - Textbook of Embryology. Macmillan, London, Vol. 1.
- MANGOLD-WIRZ K., 1963 - Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer catalane. Vie et Milieu, Suppl. 13, 1-285.
- MANGOLD-WIRZ K. et FIORONI P., 1970 - Die Sonderstellung der Cephalopoden. Zool. Jb. Syst. Bd, 97, 522-631.
- MARTHY H.J., 1968 - Die Organogenese des Coelomsystems von *Octopus vulgaris* Lam. Rev. Suisse Zool., 75, 723-763.
- MARTHY H.J., 1970 - Aufzucht von Embryonen und Embryonalfragmenten, ausserhalb des Chorions von *Loligo vulgaris* L., mit speziellen Bemerkungen zum Auftreten von Manteldeformationen. Ann. Embryol. Morph., 3, 3-19.
- MARTOJA R. et MARTOJA M., 1967 - Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson et Cie, Paris.
- MONTALENTI G. et VITAGLIANO G., 1946 - Ricerche sul differenziamento dei sessi negli embrioni di *Sepia officinalis*. Pubbl. Staz. Zool., Napoli, 20, 1-18.
- NAEF A., 1909 - Die Organogenese des Coelomsystems und der zentralen Blutgefässe von *Loligo*. Jena Zschr. f. Natw., 45, 221-266.
- NAEF A., 1928 - Die Cephalopoden. Monographie 35. Fauna e Flora del Golfo di Napoli, Vol. II, 1-357.
- PORTMANN A., 1926 - Der embryonale Blutkreislauf und die Dotterresorption bei *Loligo vulgaris*. Z. Morph. Oekol. Tiere, 5, 406-423.

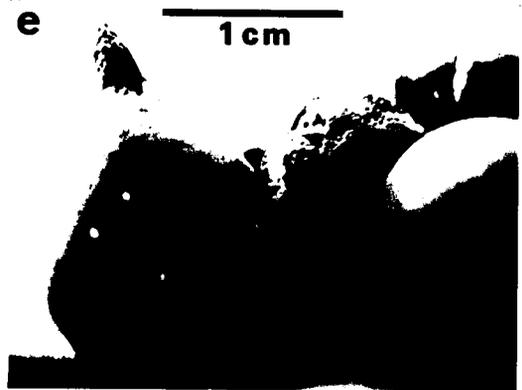
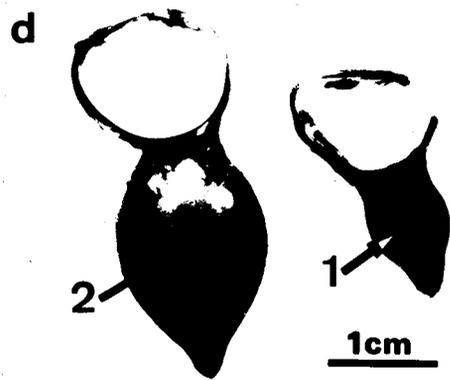
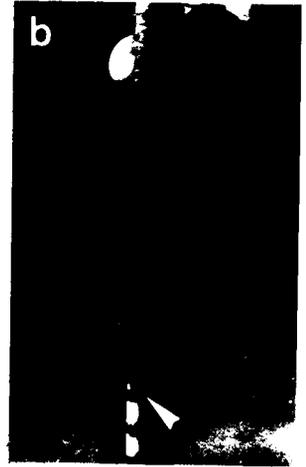
- PORTMANN A., 1932 - Die Larvenmerkmale des Darmkanals von *Fusus*. Verh. Schweiz. Naturf. Ges., 113, 387-389.
- PORTMANN A., 1933 - Observations sur la vie embryonnaire de la pieuvre (*Octopus vulgaris* Lam.). Arch. Zool. expér. gén., 76, 24-36.
- PORTMANN A. et BIDDER A.M., 1928 - Yolk absorption in *Loligo* and the function of the embryonic liver and pancreas. Quart. J. Micr. Sci., 72, 301-324.
- RANZI S., 1928 - Suscettibilità differenziale nello sviluppo dei Cefalopodi (Analisi sperimentale dell' embriogenesi) Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 9, 81-159.
- RANZI S., 1931 - Risultati di ricerche di embriologia sperimentale sui Cefalopodi. Arch. Zool. ital., 16, 403-408.
- RAVEN Chr.P., 1963 - The nature and origin of the cortical morphogenetic field in *Limnaea*. Develop. Biol., 7, 130-43.
- RAVEN Chr. P., 1966 - Morphogenesis : the analysis of molluscan development. Pergamon Press, New York.
- RAVEN Chr.P., 1967 - The distribution of special cytoplasmic differentiations of the egg during early cleavage in *Limnaea stagnalis*. Develop. Biol., 16, 407-437.
- RICHARD A., 1968 - Mise en évidence de l'action de la lumière dans le déterminisme de la ponte chez le Céphalopode *Sepia officinalis* L. C.R. Acad. Sc. Fr., 267, 2360-2363.
- RICHARD A., 1971 - Contribution à l'étude expérimentale de la croissance et de la maturation sexuelle de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). Thèse Doct. Sc. Nat., Univ. Sc. Tech. Lille, (sous presse).
- SACARRAO G.F., 1943 - Observations sur les dernières phases de la vie embryonnaire de l'*Elédone*. Arq. Mus. Bocage, 14, 25-35.

- SACARRAO G.F., 1945 - Etudes embryologiques sur les Céphalopodes. Arq. Mus. Bocage, 16, 33-70.
- SACARRAO G.F., 1949 - Sobre as primeiras fases da ontogenese de *Tremoctopus violaceus* Delle Chiaje. Arq. Mus. Bocage, 20, 1-123.
- SACARRAO G.F., 1952a - Remarks on gastrulation in Cephalopoda. Arq. Mus. Bocage, 23, 43-47.
- SACARRAO G.F., 1952b - Sur l'origine et le développement ontogénétique des ébauches du foie et de la glande du noir des Céphalopodes, avec des remarques sur leur importance évolutive. Rev. Fac. Ci. Lisboa (IIC), 4, 205-214.
- SACARRAO G.F., 1952c - Le complexe entodermique des Mollusques à oeufs riches en vitellus. Arq. Mus. Bocage, 23, 121-124.
- SACARRAO G.F., 1953. - Sur la formation des feuilletts germinatifs des Céphalopodes et les incertitudes de leur interprétation. Arq. Mus. Bocage, 24, 21-64.
- SACARRAO G.F., 1954 - Quelques aspects sur l'origine et le développement du type d'oeil des Céphalopodes. Arq. Mus. Bocage, 25, 1-29.
- SACARRAO G.F., 1961 - Sur quelques aspects des rapports entre l'ontogénie et l'évolution chez les Céphalopodes (Dibranchiata). Rev. Fac. Ci. Lisboa (IIC), 8, 167-202.
- SACARRAO G.F., 1962 - On the position of the ontogeny of Cephalopods in relation to the development of the other Molluscs. Rev. Fac. Ci. Lisboa, (IIC), 10, 1-54.
- SCHOEBL J., 1878 - Ueber die Blutgefässe des Auges der Cephalopoden. Arch. mikr. Anat., 15, 215-243.
- SCHWEIKART A., 1904 - Ueber die Bildung der Micropyle und des Chorions bei den Cephalopoden. Zool. Anz., 26, 214-221.

- WATASE S., 1891 - Studies on Cephalopods. I. Cleavage of the ovum. J. Morphol. 4, 247.
- WENIGER J.P., 1961 - Activité hormonale des gonades morphologiquement indifférenciées de l'embryon de poulet. Arch. Anat. micr. Morph. exp., 50, 269-288.
- WINTREBERT P., 1928 - L'éclosion par digestion de la coque chez les Poissons, les Amphibiens et les Céphalopodes. C.R. Ass. Anat., 23, 496-503.
- WITSCHI E., 1956 - Development of Vertebrates. Saunders, Philadelphie.
- WOLFF E. et HAFFEN K., 1952a - Sur l'intersexualité expérimentale des gonades embryonnaires de Canard explantées *in vitro*. C.R. Soc. Biol., 146, 109-111.
- WOLFF E. et HAFFEN K. , 1952b - Sur l'intersexualité expérimentale des gonades embryonnaires de Canard, en culture *in vitro*. Arch. Anat. micr. Morph. exp., 41, 184-207.
- YUNG KO CHING M., 1930 - Contribution à l'étude cytologique de l'ovogenèse, du développement et de quelques organes chez les Céphalopodes. Ann. Inst. oceanogr., Monaco, 7, 299-364.

## P L A N C H E I

- Fig. a - Femelle en train de déposer un oeuf sur le support (barre de bois) : elle entrecroise ses tentacules pour nouer l'oeuf sur son support.
- Fig. b - Aspect d'une ponte en aquarium. Les oeufs sont disposés régulièrement sur le support, et sont maintenus en place par un anneau (flèche). Cet anneau est constitué par les prolongements de l'enveloppe de l'oeuf, qui sont noués l'un à l'autre par la femelle.
- Fig. c - Au cours du développement embryonnaire, le volume de l'oeuf s'accroît considérablement :
- 1 - Oeuf non fécondé : la taille n'a pas varié depuis le moment de la ponte,
  - 2 - Oeuf à la fin de la vie embryonnaire.
- Fig. d - Le grand diamètre de l'oeuf augmente progressivement durant l'embryogenèse ; il a doublé au moment de l'éclosion.
- 1 - Oeuf au moment de la ponte,
  - 2 - Oeuf à un stade proche de l'éclosion.
- Fig. e - Au cours du développement le nombre de couches internes qui constituent l'enveloppe de l'oeuf diminue . La coque devient moins opaque, ce qui permet de suivre les mouvements de l'embryon dans le liquide péri-embryonnaire durant les jours qui précèdent l'éclosion.



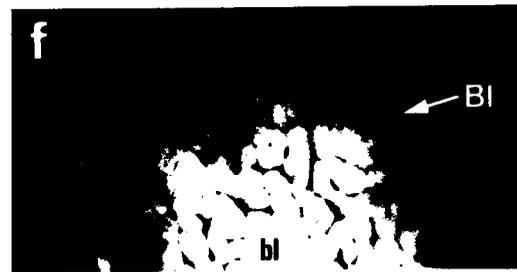
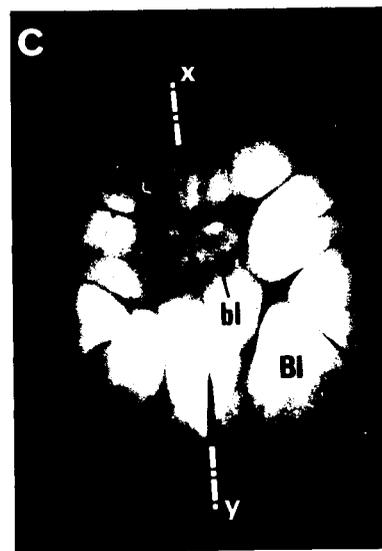
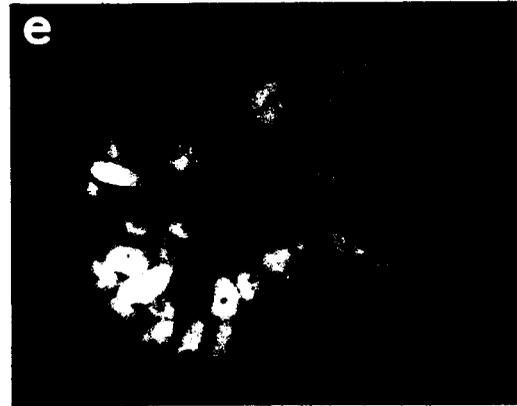
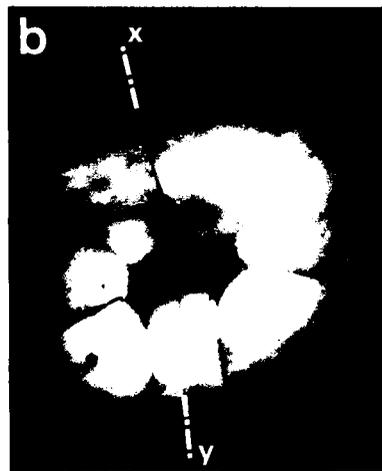
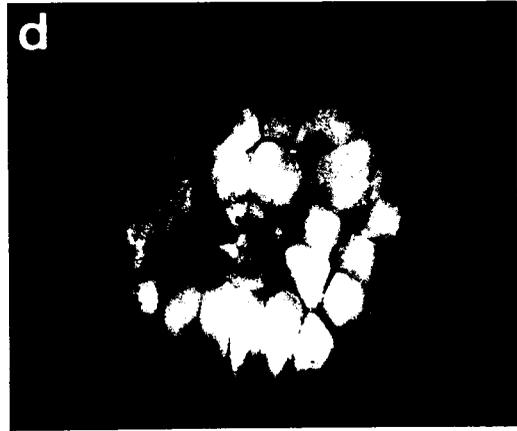
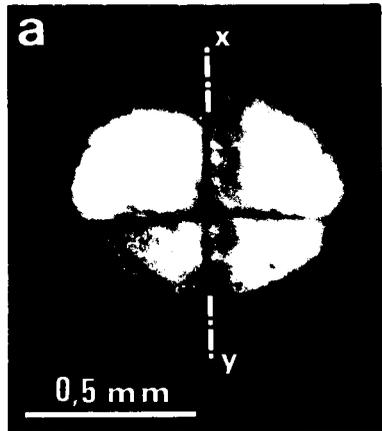
P L A N C H E II

- Fig. a - Stade 3 - 4 cellules  
Fig. b - Stade 4 - 8 cellules  
Fig. c - Stade 5 - 16 cellules : 2 blastomères et 14 blastocônes  
Fig. d - Stade 6 - 32 cellules : 12 blastomères et 20 blastocônes  
Fig. e - Stade 7 - 64 cellules : 36 blastomères et 28 blastocônes  
Fig. f - Stade 8 - Morula : segmentation avancée  
Fig. g - Stade 9 - Blastula : fin de segmentation.

bl. : blastomère ; Bl. : blastocône.

X - Y représente l'orientation du premier plan de segmentation qui  
coïncide avec le plan de symétrie bilatérale du disque germinatif.

Toutes les figures sont à la même échelle (cf. fig. a).

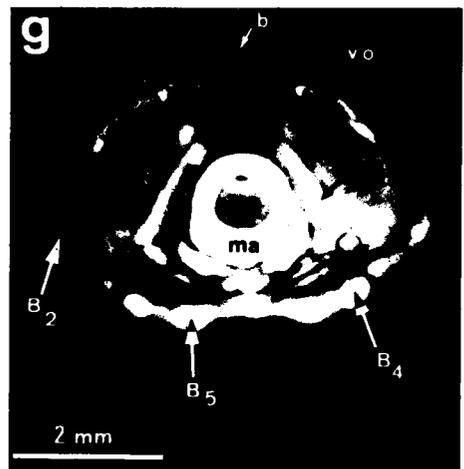
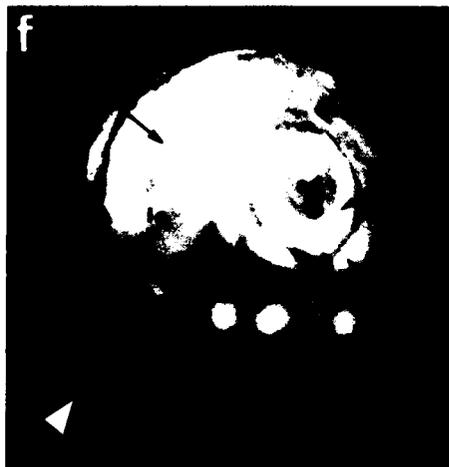
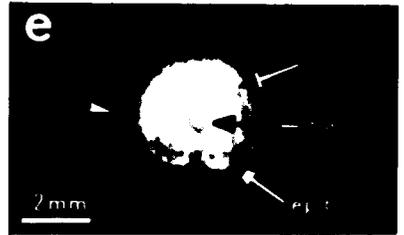
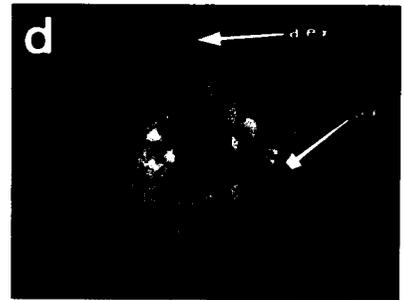
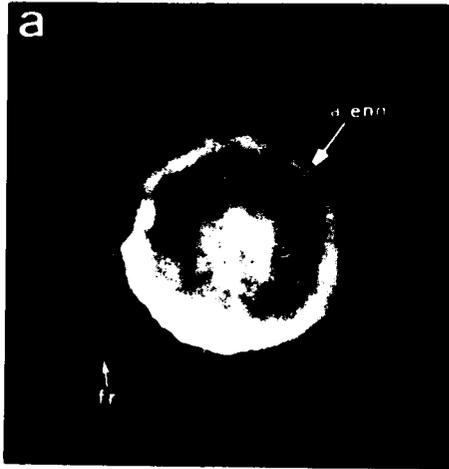


P L A N C H E    I I I

- Fig. a - Stade 10 - Début de la gastrulation : mise en place de l'anneau entomésodermique (a.enm.).
- Fig. b - Stade 11 - Extension de l'anneau entomésodermique (a.enm.) et apparition des noyaux vitellins (nv.).
- Fig. c - Stade 12 - L'anneau entomésodermique (a.enm.) a progressé vers le centre du blastoderme, sauf dans la région centrale (r.c.) où se formera le sac de la coquille.
- Fig. d - Stade 13 - Début de différenciation de l'aire embryonnaire (a.e.). Le blastoderme présente de nouveau une symétrie bilatérale.
- Fig. e - Stade 14 - L'aire embryonnaire s'accroît et la différenciation de certaines ébauches permet d'orienter le futur embryon :
- lobes céphaliques (l.c.) en position dorso-latérale,
  - épaissement brachial (ep.b.), ventral.
- L'ectoderme extra-embryonnaire (flèche) commence à recouvrir le syncytium vitellin et le vitellus (épibolie : 1/5).
- Fig. f - Stade 15 - La différenciation de l'aire embryonnaire se poursuit. La flèche indique la limite du recouvrement du vitellus et du syncytium vitellin par l'ectoderme extra-embryonnaire (épibolie : 1/3).
- Fig. g - Stade 16 - Les ébauches externes des principaux organes sont bien individualisées. L'ébauche oculaire commence à s'invaginer pour former la vésicule optique primaire (v.o.).

a.e. : aire embryonnaire ; a.enm. : anneau entomésodermique ; a.ex. : aire extra-embryonnaire ; b. : bouche ; B2, B4, B5 : bras 2, 4, 5 ; br. : branche ; En2 : ébauche de la base et des muscles rétracteurs de l'entonnoir ; e.o. : ébauche oculaire ; ep.b. : épaissement brachial ; f.r. : files radiales ; l.c. : lobe céphalique de KOLLIKER ; ma. : ébauche du manteau ; n.v. : noyau vitellin ; r.c. : région centrale du blastoderme où se formera le sac coquillier ; s.d. : sac coquillier dorsal ; st. : statocyste ; v.o. : vésicule optique primaire.

Les figures a, b, c sont à la même échelle (cf. fig. b)  
L'échelle indiquée figure g est identique pour les figures d et f.



P L A N C H E IV

---

Fig. a - Coupe méridienne d'un disque germinatif au stade 9 (discoblastule). La photo représente une partie de la région centrale du blastoderme et en particulier un blastomère en division.

Fig. b - Coupe méridienne d'un blastoderme au stade 11 (début de gastrulation). La photo représente la partie marginale du disque germinatif et montre la mise en place du feuillet interne pluristratifié (entomésoderme). Noter la présence d'un noyau vitellin (n.v.) à la périphérie du blastoderme.

Fig. c - Coupe méridienne d'un blastoderme au stade 12. La flèche indique la limite entre les régions centrale (r.c.) et moyenne de l'aire embryonnaire. Le feuillet interne (f.i.) et les noyaux du syncytium vitellin (n.sy.v.) ont progressé vers le centre du blastoderme, sauf dans la région centrale de ce dernier.

Fig. d, e, f - Stade 17 : stade du bouchon vitellin (fin de gastrulation).

d = vue du pôle animal,

e = vue du futur côté ventral de l'embryon

f = vue du pôle végétatif. L'ectoderme extra-embryonnaire (flèche) a presque totalement recouvert le vitellus et le syncytium vitellin.

Fig. g, h, i - Coupes transversales d'un embryon au stade 17. Les niveaux de coupes sont indiqués respectivement sur les figures d et e.

g = coupe transversale passant par la vésicule optique,

h = coupe transversale passant par le sac coquillier et l'ébauche du bras n° 2,

i = coupe transversale passant par les ébauches des branchies et des statocystes.

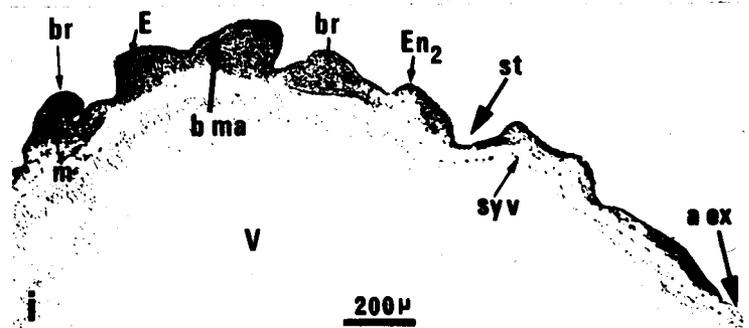
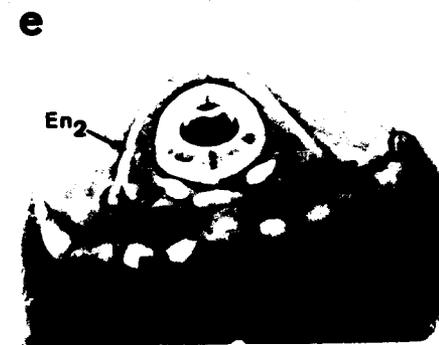
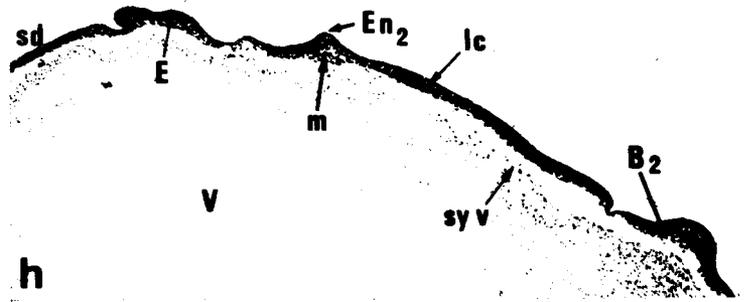
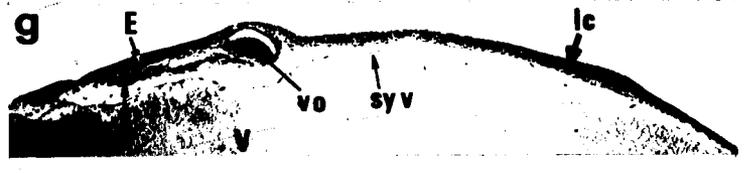
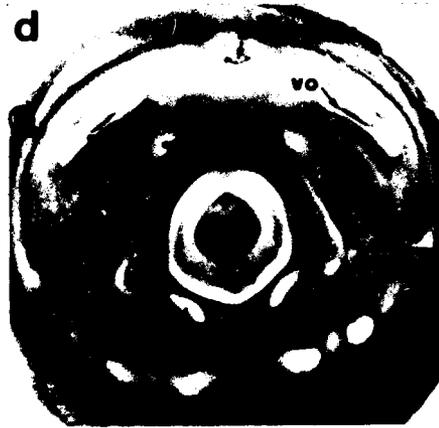
Fig. j - A la fin de la gastrulation, le vitellus est totalement recouvert par le syncytium vitellin et l'ectoderme extra-embryonnaire, formé de cellules aplaties aux noyaux allongés.

a.ex. : aire extra-embryonnaire ; b. : bouche ; B2 : bras n°2 ; bl. : blastomères ; b.ma. : bord du manteau ; br. : branchie ; E. : ectoderme ; E.ex. : ectoderme extra-embryonnaire ; En1 : ébauches du tube de l'entonnoir ; En2 : ébauches de la base et des muscles de l'entonnoir ; f.e. : feuillet externe (ectoderme) ; f.i. : feuillet interne (entomésoderme) ; l.c. : lobe céphalique ; m. mésoderme ; ma. : manteau ; n.sy.v. : noyau du syncytium vitellin ; n.v. : noyau vitellin ; r.c. : région centrale du blastoderme ; s.d. : futur sac coquillier dorsal ; st. : statocystes ; sy.v. : syncytium vitellin ; V. vitellus ; v.o. : vésicule optique primaire.

Les figures a, c, j, sont à la même échelle (cf. fig. c).

L'échelle indiquée figure f est identique pour les figures d et e.

L'échelle des figures g et h est indiquée figure i.



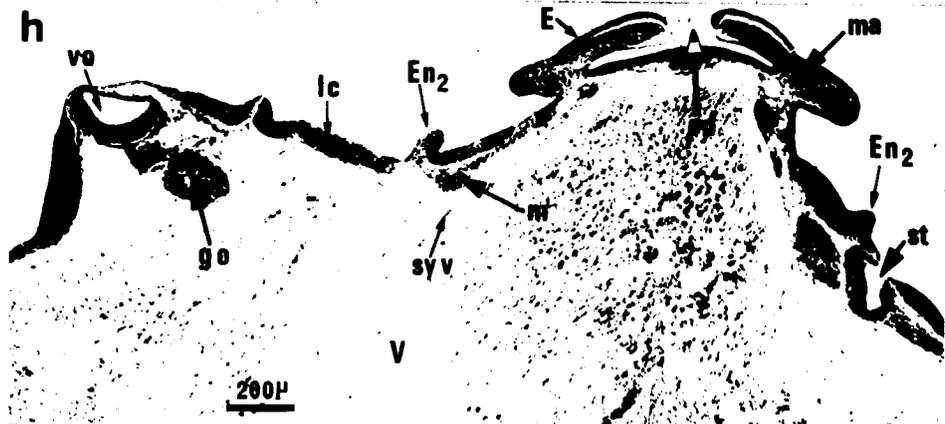
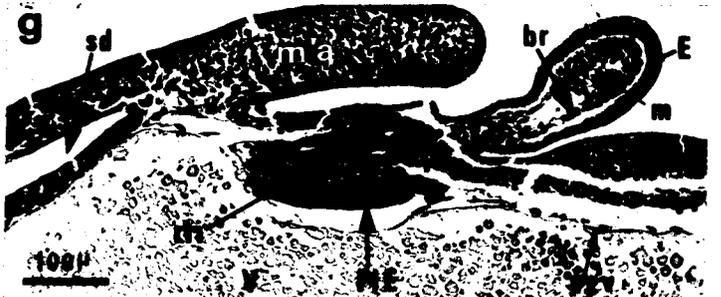
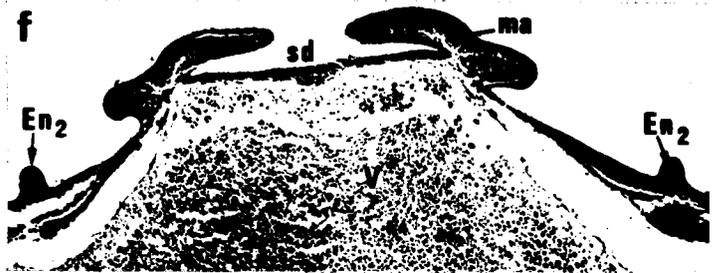
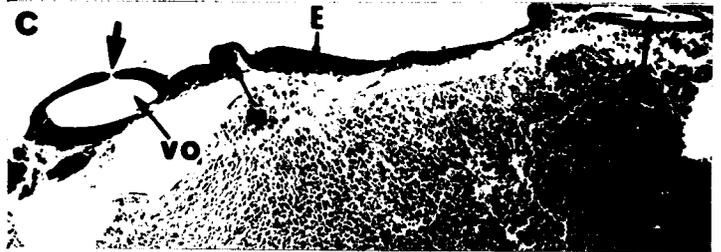
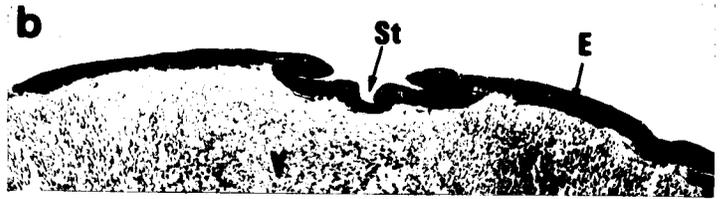
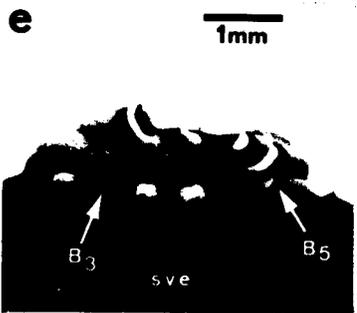
P L A N C H E V

- Fig. a - Stade 18 - La vésicule optique primaire est presque fermée. Le sac vitellin externe est définitivement constitué.
- Fig. b - Coupe transversale au niveau du stomodeum (Stade 18).
- Fig. c - Coupe transversale légèrement oblique d'un embryon au stade 18. Le niveau de coupe est indiqué sur la figure a. La vésicule optique primaire communique encore avec l'extérieur par un petit pore (flèche).
- Fig. d et e - Stade 19 - Début de la "pédiculation" de l'embryon.  
d = vue de dessus,  
e = vue du futur côté ventral.
- Fig. f - Coupe transversale passant par le sac coquillier dorsal en cours de fermeture (stade 19).
- Fig. g - Coupe longitudinale parasagittale passant par la branchie (stade 19). L'endoderme (Pl.E.) et le mésoderme (m.) constituent deux feuillets bien distincts.
- Fig. h - Coupe oblique d'un blastoderme au stade 19. Le niveau de coupe est indiqué sur la figure d.

a. : futur anus ; b. : bouche ; B1, B3, B5 : bras n° 1, 3, 5 ; br. : branchie ; E. : ectoderme ; En2 : ébauches de la base et des muscles rétracteurs de l'entonnoir ; g.o. : ganglion optique ; l.c. : lobe céphalique ; m. : mésoderme ; ma. : manteau ; Pl.E. : plaque endodermique ; s.d. : futur sac coquillier dorsal ; St. : stomodeum ; st. : statocyste ; s.v.e. : sac vitellin externe ; sy.v. : syncytium vitellin ; V. : vitellus ; v.o. : vésicule optique primaire.

Les figures a, d, e sont à la même échelle (cf. fig. e).

L'échelle indiquée figure h est identique pour les figures b, c, f.

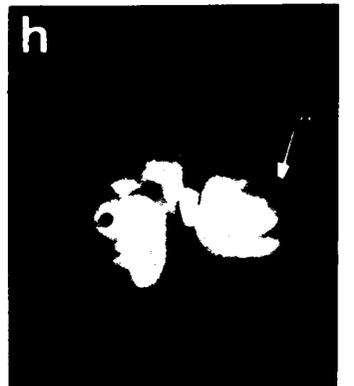
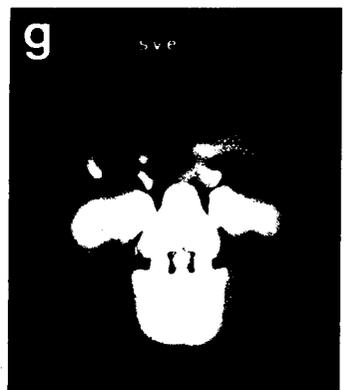
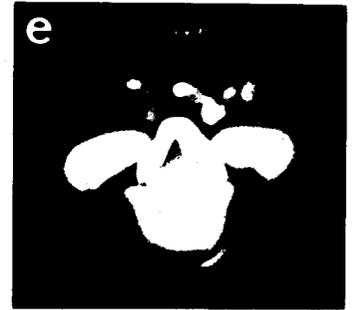
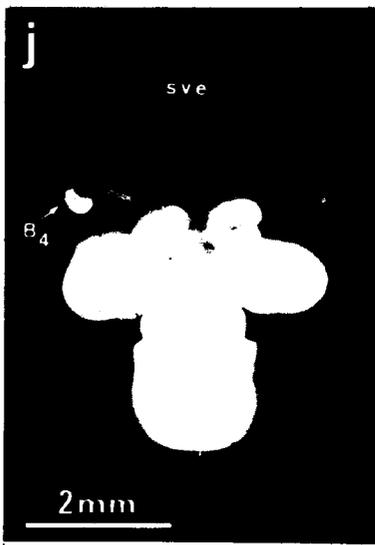
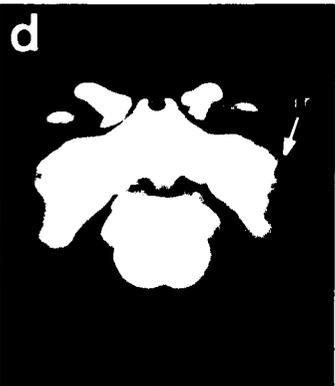
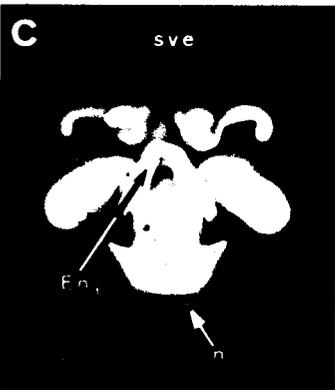
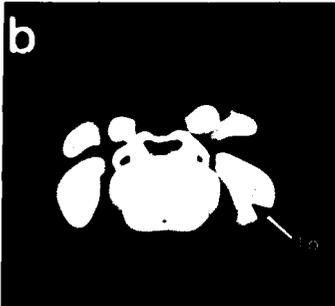
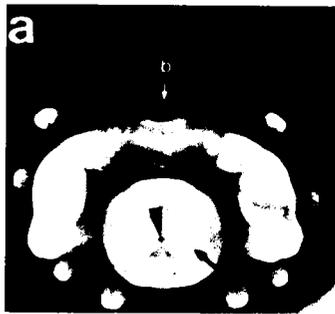


P L A N C H E VI

- Fig. a - Stade 20 - Vue dorsale : le sac de la coquille est presque fermé et communique encore avec l'extérieur par un petit pore (flèche).
- Fig. b - Stade 20 - Vue ventrale : les ébauches du tube de l'entonnoir se sont réunies entre elles sur la ligne médiane.
- Fig. c - Stade 21 - Vue ventrale : les extrémités antérieures des ébauches tubaires de l'entonnoir se sont rapprochées. Les statocystes commencent encore avec l'extérieur (flèches).
- Fig. d - Stade 21 - Vue dorsale : apparition des replis de l'iris (ir.).
- Fig. e - Stade 22 - Vue ventrale : les ébauches du tube de l'entonnoir commencent à se souder par leurs extrémités antérieures et par leur face interne.
- Fig. f - Stade 22 - Vue latérale.
- Fig. g - Stade 23 - Vue ventrale : les ébauches antérieures de l'entonnoir ont totalement fusionné pour former le tube siphonal.
- Fig. h - Stade 23 - Vue dorsale : noter l'apparition de l'organe d'Hoyle (o.H.).
- Fig. i - Stade 24 - Vue latérale : le cristallin, sphérique est bien visible.
- Fig. j - Stade 24 - Vue ventrale : l'entonnoir est constitué.

b. : bouche ; B4 : futur tentacule préhenseur ; En. : entonnoir ;  
En1 : ébauche du tube de l'entonnoir ; ir. : iris ; l.o. : lobe optique ;  
n. : ébauches des nageoires ; o.H. : organe d'Hoyle ; s.v.e. : sac vitellin externe.

Toutes les figures sont à la même échelle (cf. fig. j).

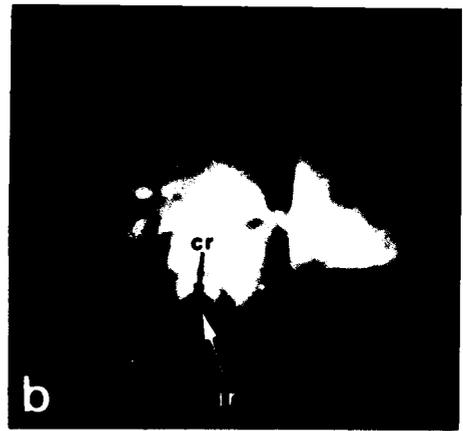
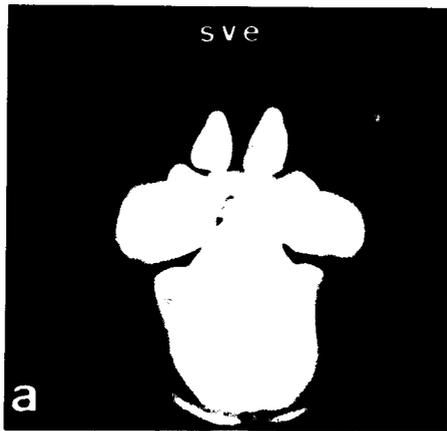


P L A N C H E VII

- Fig. a - Stade 25 - Vue ventrale : le manteau a totalement recouvert les branchies et les muscles rétracteurs de l'entonnoir.
- Fig. b - Stade 25 - Vue latéro-dorsale.
- Fig. c - Stade 26 - Vue latérale : apparition de la cornée secondaire (flèche).
- Fig. d - Stade 26 - Vue dorsale : l'organe d'Hoyle (o.H.) est bien apparent. Il se présente sous la forme de trois branches : une branche médiane se superposant à la ligne médio-dorsale du corps et 2 lignes latérales se trouvant à la base des nageoires. Les trois branches de l'organe d'Hoyle dessinent une ancre.
- Fig. e - Stade 27 - Vue latérale : la cornée secondaire recouvre la moitié de l'oeil (flèche).
- Fig. f - Stade 27 - Vue dorsale : les chromatophores dorsaux sont bien visibles.

cr. : cristallin ; ir. : iris ; o.H. : organe d'Hoyle, s.v.e. : sac vitellin externe.

Toutes les figures sont à la même échelle (cf. fig. c).



P L A N C H E VIII

Fig. a - Stade 28 - Vue latérale : la cornée secondaire recouvre totalement l'oeil, sauf au niveau du pore cornéen (flèche).

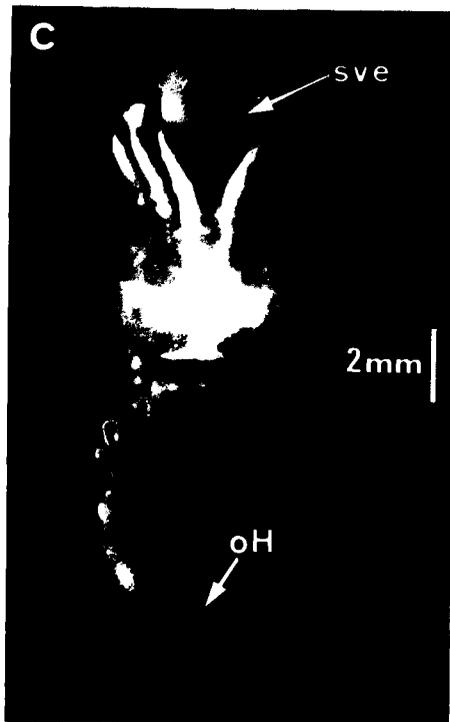
Fig. b - Stade 29 - Vue latéro-dorsale : noter l'apparition de la paupière secondaire ventrale (flèche).

Fig. c - Stade 30 - Vue dorsale : stade de l'éclosion.

Fig. d - Stade 30 - Détail de la région oculaire. Noter la forme de la pupille en W (flèche).

En. : entonnoir ; o.H. : organe d'Hoyle ; s.v.e. : sac vitellin externe.

Les figures a, b, d sont à la même échelle (cf. fig. d).



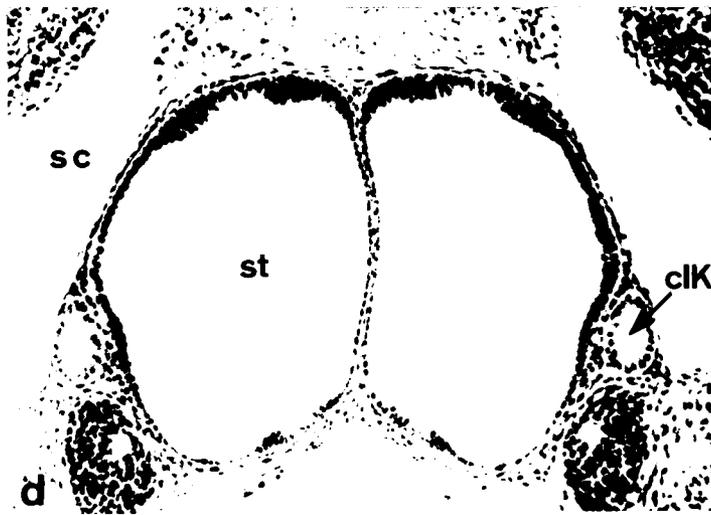
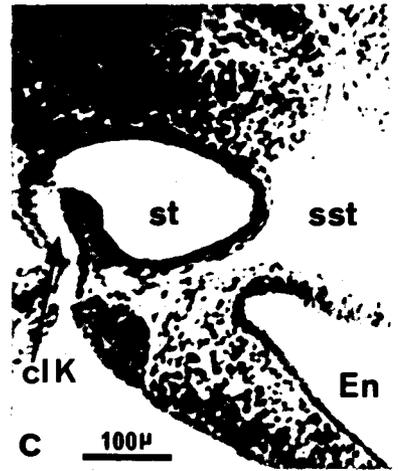
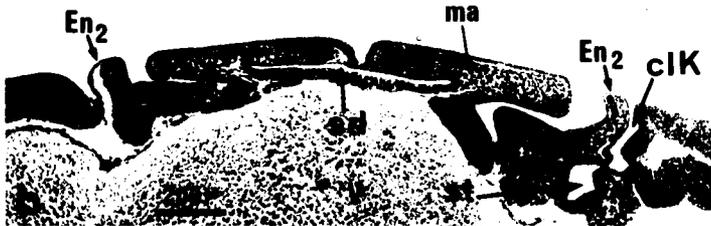
P L A N C H E IX

- Fig. a - A partir du stade 19, un sinus périvitellin entoure complètement le sac vitellin externe et se situe entre l'ectoderme extra-embryonnaire et le syncytium vitellin.
- Fig. b - Coupe transversale d'un embryon au stade 19-20. Le statocyste apparaît comme une profonde invagination qui communique avec l'extérieur par un canal étroit : le canal de KOLLIKER (cl.K.).
- Fig. c - Coupe transversale d'un embryon au stade 21, au niveau des statocystes. Ces derniers restent en communication avec l'extérieur, jusqu'au stade 23.
- Fig. d - Coupe longitudinale frontale d'un embryon au stade 24. Le statocyste a maintenant sa structure définitive. Le canal de KOLLIKER ne s'ouvre plus à l'extérieur et constitue le vestige de l'invagination ectodermique à l'origine du statocyste.
- Fig. e - Détail du canal de KOLLIKER. Toutes les cellules de ce canal sont ciliées.
- Fig. f - Coupe longitudinale de la branchie (stade 24) : formation des feuillets branchiaux.
- Fig. g - Organe d'Hoyle en cours de différenciation (stade 23).
- Fig. h - Organe d'Hoyle au stade 29 : les cellules glandulaires sont bourrées de grains de sécrétion qui interviendraient dans la digestion de la coque au moment de l'éclosion.

c.gl. : cellules glandulaires de l'organe d'Hoyle ; cl.K. : canal de KOLLIKER ; E.ex. : ectoderme extra-embryonnaire ; En. : entonnoir ; En2 : ébauche de la base et des muscles rétracteurs de l'entonnoir ; f.b. : feuillets branchiaux ; g.v. : ganglion viscéral ; m. : mésoderme ; ma. : manteau ; n.sy.v. : noyau du syncytium vitellin ; o.H. : organe d'Hoyle ; s.c. : sinus céphalique ; s.d. : sac coquillier dorsal ; s.pv. : sinus périvitellin ; s.st. : sinus des statocystes ; st. : statocyste ; V. : vitellus.

Les figures a, e, g, h sont à la même échelle (cf. fig. a).

L'échelle indiquée sur la figure c est identique pour les figures d et f.



P L A N C H E X

- Fig. a - Coupe longitudinale d'un blastoderme au stade 16, au niveau de l'ébauche oculaire (e.o.).
- Fig. b - Vésicule optique primaire à demi-fermée (stade 17) : le repli ectodermique (E) qui circonscrit l'ébauche oculaire (e.o.) est suivi du feuillet mésodermique (m).
- Fig. c et d - Vésicule optique primaire fermée. Sa partie profonde pluristratifiée représente la future rétine. Noter la mise en place du ganglion optique.
- c = Stade 19 (coupe transversale),
- d = Stade 20 (coupe frontale). La vésicule optique primaire s'accroît à la suite de nombreuses mitoses.
- Fig. e - Coupe transversale de l'oeil au stade 22. Les replis de l'iris sont apparus, de même que l'ébauche du cristallin en forme de baguette. Des rapports étroits, à l'origine de l'innervation de la rétine, s'établissent entre la vésicule optique et le ganglion optique.
- Fig. f - Cristallin sub-sphérique (stade 25).
- Fig. g - Coupe transversale dans la tête chez un embryon au stade 28 : vue d'ensemble de la région oculaire. La cornée secondaire recouvre totalement l'oeil sauf au niveau du pore cornéen. La rétine commence à se différencier en ses différentes couches.
- Fig. h - Détail de la région antérieure de l'oeil. Le cristallin se compose de deux parties bien distinctes : un segment antérieur externe (cr2) et un segment postérieur interne (cr1).
- Fig. i - Région oculaire d'un embryon de seiche au stade 29, en coupe transversale. La cornée secondaire est encore très épaisse ; la paupière secondaire fait son apparition (flèche).
- Fig. j - Oeil à l'éclosion. Noter les 2 parties du cristallin.
- Fig. k - Détail de la rétine au stade 30.

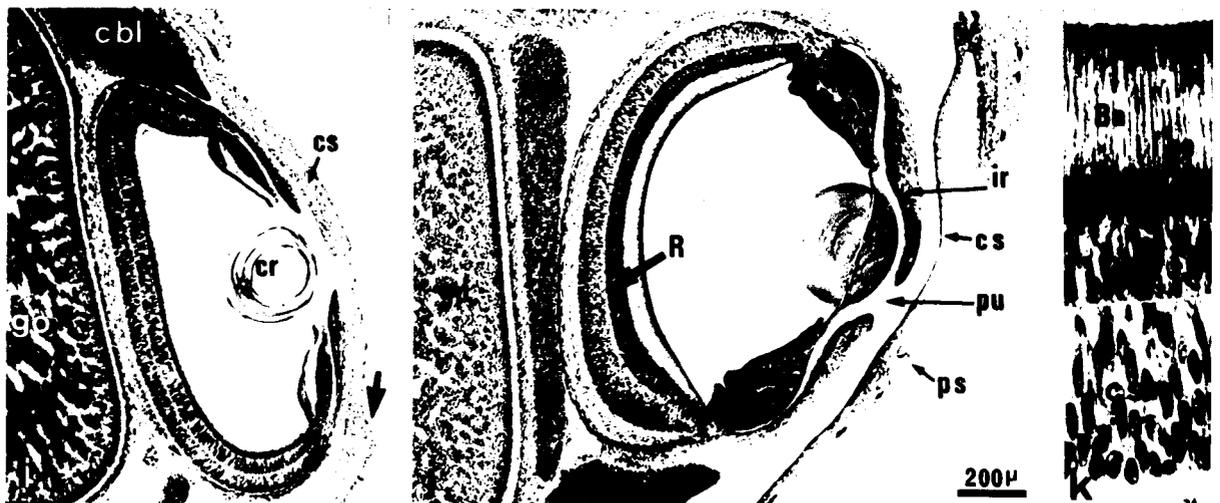
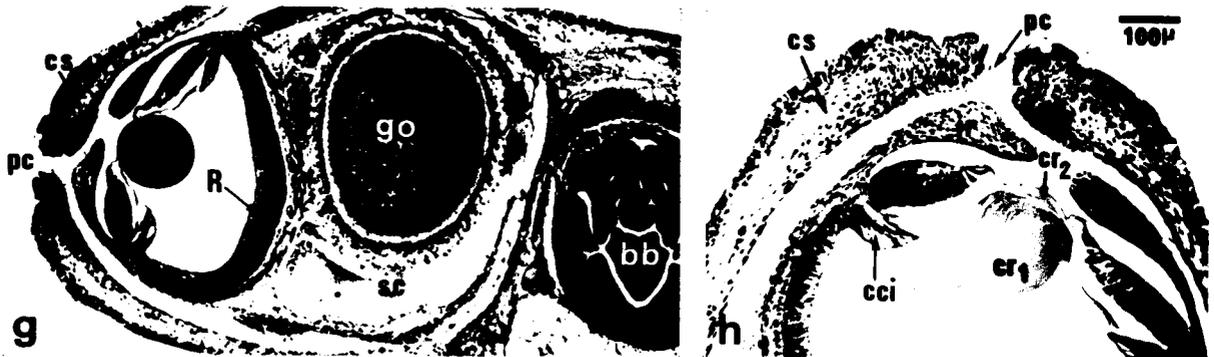
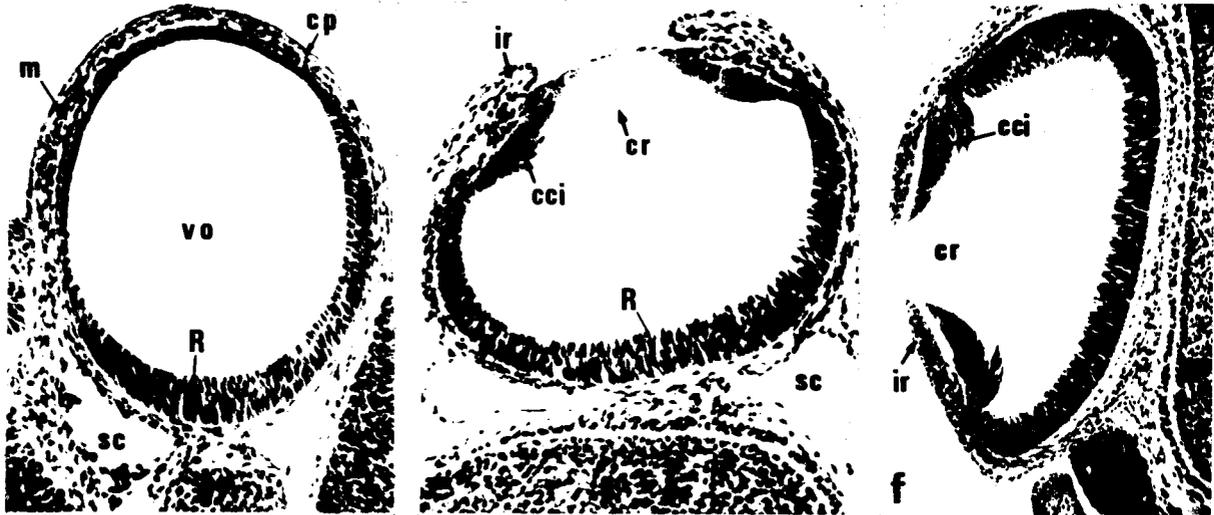
Ba. : couche des bâtonnets ; b.b. : bulbe buccal ; c.bl. : corps blanc ; c.ci. : corps ciliaire ; c.le. : cellules limitantes de la rétine (cellules de soutien) ; c.p. : cornée primaire ; cr. : cristallin ; cr1 : partie postérieure du cristallin ; cr2 : partie antérieure du cristallin ; c.s. : cornée secondaire ; c.s.r. : cellules sensorielles de la rétine ; E. : ectoderme ; e.o. : ébauche oculaire ; g.o. : ganglion optique ; ir. : iris ; m. : mésoderme ; p.o. : pore cornéen ; p.e. : pigment rétinien externe ; p.i. : pigment rétinien interne ; p.s. : paupière secondaire ; pu. : pupille ; s.c. : sinus céphalique ; R. : rétine ; V. : vitellus ; v.o. : vésicule optique primaire.

L'échelle des figures c, d, e est indiquée figure a.

Les figures b et k sont à la même échelle (cf. fig. b).

L'échelle indiquée figure j est identique pour les figures g et i.

Les figures f et h sont à la même échelle (cf. fig. f).



P L A N C H E X I

Les figures a, c, e, représentent 3 coupes transversales d'un même embryon (stade 23), s'étageant d'arrière en avant.

- Fig. a - Coupe transversale dans la région postérieure d'un embryon au stade 23. La cavité coelomique viscéro-péricardique (C) occupe toute la cavité générale du corps.
- Fig. b - Coupe longitudinale légèrement parasagittale d'un embryon au stade 23, montrant les relations entre le système coelomique et l'appareil vasculaire.
- Fig. c - Coupe transversale d'un embryon au stade 23, au niveau du coeur artériel.
- Fig. d - Les sacs rénaux montrent dès leur apparition une étroite relation avec les veines caves. L'épithélium rénal en contact avec ces vaisseaux est très épaissi.
- Fig. e - Coupe transversale d'un embryon au stade 23 en avant du coeur, au niveau des communications rénopéricardiques (flèches).
- Fig. f - Coupe frontale d'un embryon au stade 24, au niveau de la communication rénopéricardique droite (flèche).

a. : anus ; a.p. : aorte postérieure ; br. : branchie ; C. : cavité coelomique viscéro-péricardique ; c.a. : coeur artériel ; c.b. : coeur branchial ; C.p. : cavité palléale ; ep.r. : épithélium rénal ; g. : gonade ; gl. p. : glande péricardique ; g.st. : ganglion stellaire ; g.v. : ganglion viscéral ; i.m. : intestin moyen ; i.p. : intestin postérieur ; p.n. : poche du noir ; s.d. : sac coquillier dorsal ; s.p. : sinus postérieur ; s.r. : sac rénal ; s.v.i. : sac vitellin interne ; v.c. : veine cave.

L'échelle indiquée figure a est identique pour les figures c et e.

Les figures b et f sont à la même échelle (cf. fig. b).

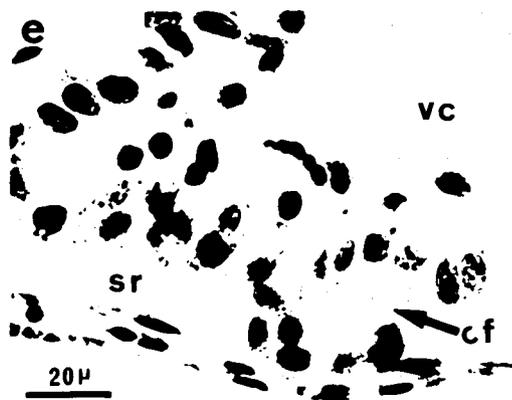
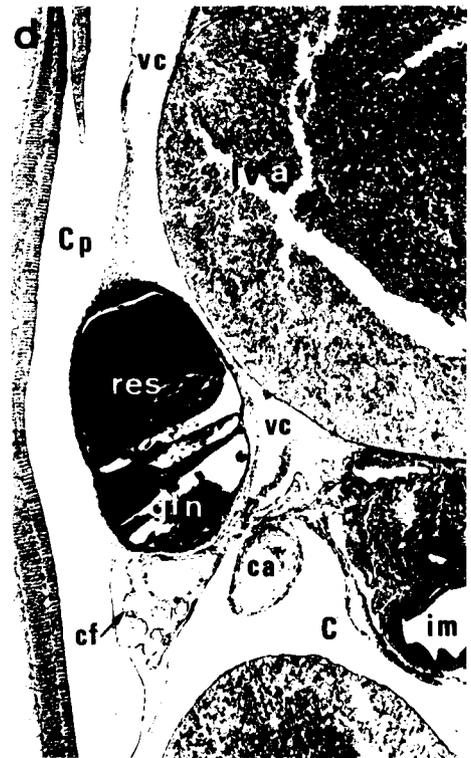
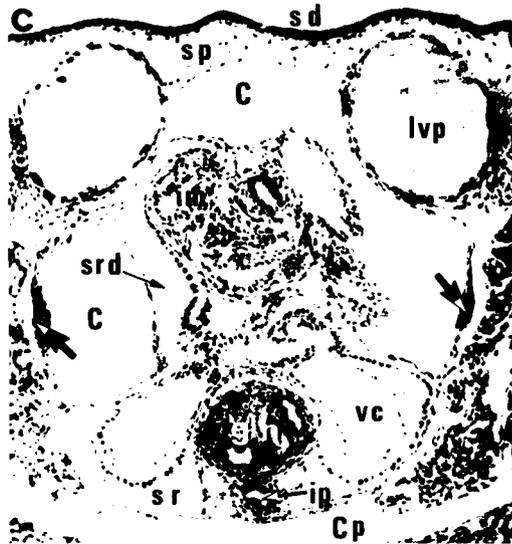
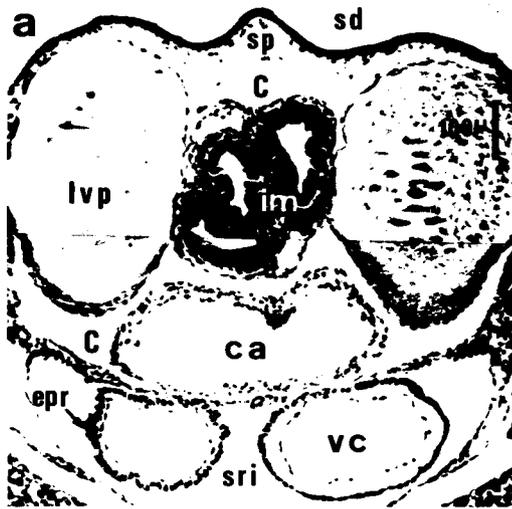
P L A N C H E XII

- Fig. a - Coupe transversale d'un embryon au stade 25, au niveau du coeur. Les parois rénales médio-ventrales disparaissent. Il se forme alors un sac rénal impair et ventral qui entoure complètement les veines caves.
- Fig. b - Coupe frontale d'un embryon au stade 25. L'accroissement du sac vitellin interne, qui se compose chez la seiche d'un lobe antérieur et de deux lobes postérieurs, réduit de plus en plus la cavité coelomique (C.).
- Fig. c - Coupe transversale d'un embryon au stade 25, en avant du coeur. Aux deux sacs rénaux latéro-ventraux s'adjoint le sac rénal dorsal impair (s.r.d.) qui prend naissance sur le côté dorsal du rein droit. Les deux flèches indiquent l'ébauche de la partie terminale du tractus.
- Fig. d - Coupe longitudinale d'un embryon au stade 28. L'épithélium rénal subit de nombreux replis, à l'origine des corps fongiformes.
- Fig. e - Détail des corps fongiformes.

C. : cavité coelomique viscéro-péricardique ; c.a. : coeur artériel ;  
c.f. : corps fongiformes ; C.p. : cavité palléale ; c.v. : canal vitellin ;  
ep.r. : épithélium rénal ; f. : foie ; gl.n. : glande du noir ;  
g.v. : ganglion viscéral ; i.m. : intestin moyen ; i.p. : intestin  
postérieur ; l.v.a. : lobe vitellin antérieur ; l.v.p. : lobe vitellin  
postérieur ; res. : réservoir de la poche du noir ; s.d. : sac coquillier  
dorsal ; s.p. : sinus **postérieur** ; s.r. : sac rénal ; s.r.d. : sac rénal  
dorsal ; s.r.i. : sac rénal impair et ventral ; v.c. : veine cave.

Les figures a et c sont à la même échelle (cf. fig. a).

L'échelle indiquée fig. b est identique pour la figure d.



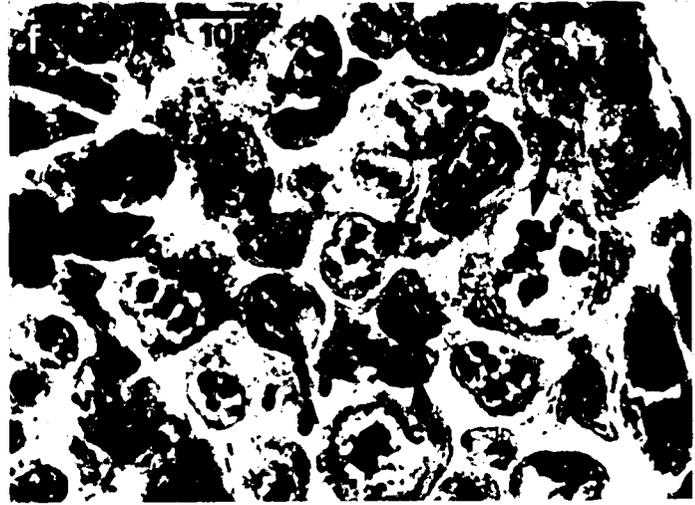
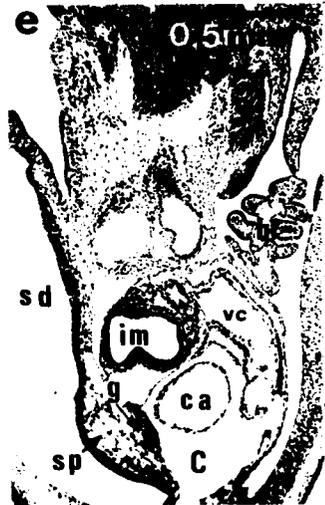
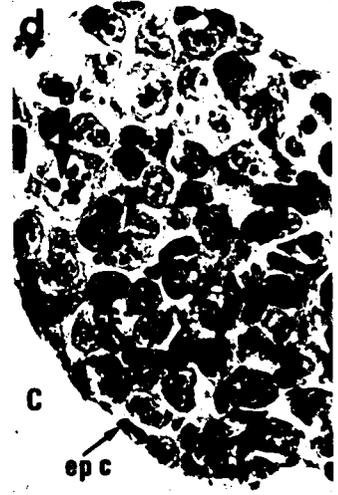
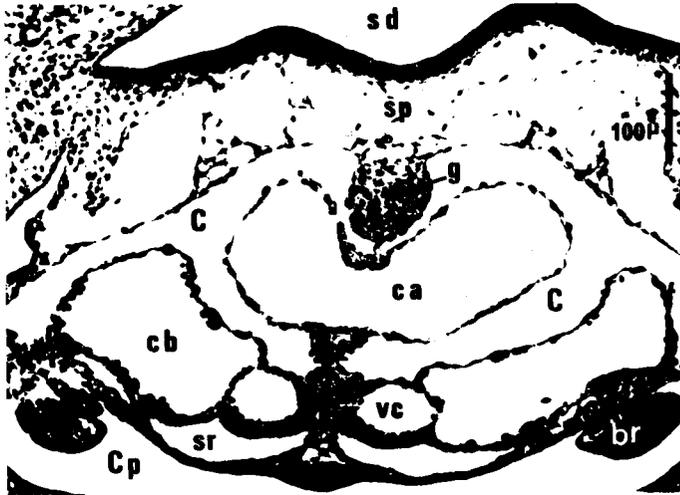
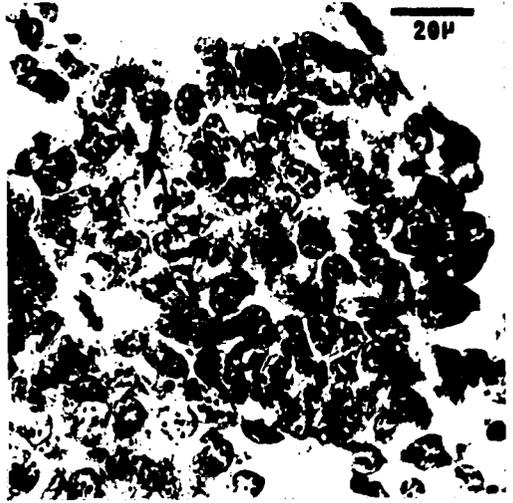
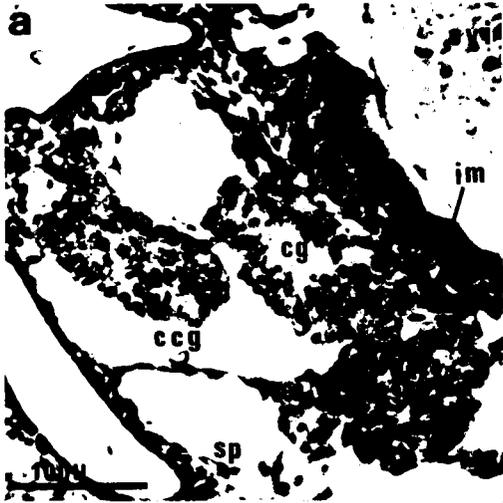
P L A N C H E    XIII

---

- Fig. a - Coupe frontale d'un embryon au stade 20. La photo représente la moitié postérieure gauche de l'embryon. La gonade apparaît comme un amas impair et médian, alors que les cavités coelomique et cardiaque sont paires.
- Fig. b - Dès le stade 20, on peut noter dans la gonade la présence de deux catégories cellulaires : les cellules A sont les plus nombreuses ; les cellules B se caractérisent essentiellement par leur aspect très clair .
- Fig. c - Coupe transversale dans la région postérieure d'un embryon au stade 23. La gonade occupe une position dorsale, au-dessus du coeur artériel et se situe dans le mésentère formé par la jonction des 2 cavités péricardiques.
- Fig. d - Aspect de la gonade au stade 23. Quelques éléments conjonctifs se sont insinués entre les cellules A et B.
- Fig. e - Vue d'ensemble d'un embryon au stade 24, en coupe longitudinale sagittale. La gonade se situe dans la partie postérieure du corps embryonnaire, contre le sinus postérieur.
- Fig. f - Détail de la gonade au stade 23. Les cellules du type A ont un noyau réniforme avec des masses chromatiniennes uniformément réparties dans le nucléoplasme. Les éléments B, de grande taille, ont un noyau volumineux pauvre en chromatine.

A : cellule sexuelle du type A ; B : cellule sexuelle du type B ;  
br. : branchies ; C. : cavité coelomique viscéro-péricardique ;  
c.a. : coeur artériel ; c.b. : coeur branchial ; c.c. : cellule conjonctive ;  
c.c.g. : cavité coelomique gauche ; c.g. : cavité cardiaque gauche ;  
C.p. : cavité palléale ; ep.c. : épithélium coelomique ;  
g. : gonade ; i.m. : intestin moyen ; s.d. : sac coquillier dorsal ;  
s.p. : sinus postérieur ; s.r. : sac rénal ; s.v.i. : sac vitellin interne ;  
v.c. : veine cave.

L'échelle indiquée figure b est identique pour la figure d.



P L A N C H E XIV

- Fig. a - Coupe transversale d'un embryon au stade 25. La gonade se situe entre les 2 lobes vitellins postérieurs mais pend encore librement dans la cavité coelomique.
- Fig. b - Vue d'ensemble d'un embryon au stade 25 en coupe longitudinale frontale.
- Fig. c - Au stade 25, la gonade se compose de 3 parties :
- une zone centrale conjonctive qui se prolonge dans le pédoncule qui soutient la gonade,
  - une zone périphérique où se situe les cellules A et B,
  - l'épithélium coelomique qui la recouvre.
- Fig. d - Détail des cellules A et B au stade 25.
- Fig. e - Coupe transversale d'un embryon à la fin de la période embryonnaire (stade 30). La gonade se trouve coincée entre les 2 lobes vitellins postérieurs.
- Fig. f - Aspect général d'un embryon proche de l'éclosion (stade 28), en coupe longitudinale sagittale.
- Fig. g - Gonade embryonnaire peu avant l'éclosion. Les cellules B ont disparu. La zone périphérique de la gonade est essentiellement constituée par les cellules A.

A : cellule sexuelle du type A ; a.p. : aorte postérieure ; B : cellule sexuelle du type B ; C. : cavité coelomique viscéro-péricardique ; c.a. : coeur artériel ; c.b. : coeur branchial ; c.c. : cellule conjonctive ; C.p. : cavité palléale ; ep.c. : épithélium coelomique ; f. : foie ; g. : gonade ; gl.p. : glande péricardique ; i.m. : intestin moyen ; l.v.a. : lobe vitellin antérieur ; l.v.p. : lobe vitellin postérieur ; n.sy.v. : noyau du syncytium vitellin ; o.H. : organe d'Hoyle ; p.n. : poche du noir ; s.d. : sac coquillier dorsal ; s.r.i. : sac rénal impair et ventral ; st. : statocyste ; v.c. : veine cave ; z.c. : zone centrale conjonctive de la gonade ; z.p. : zone périphérique de la gonade.

L'échelle indiquée figure e est identique pour la figure b.

Les figures c et g sont à la même échelle (cf. fig. g).

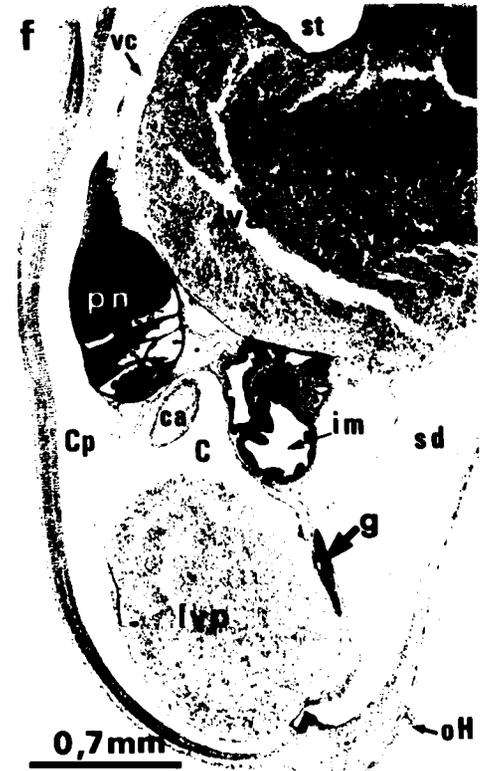
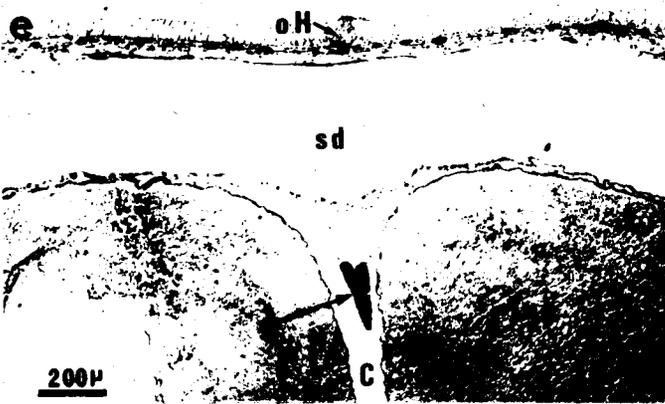
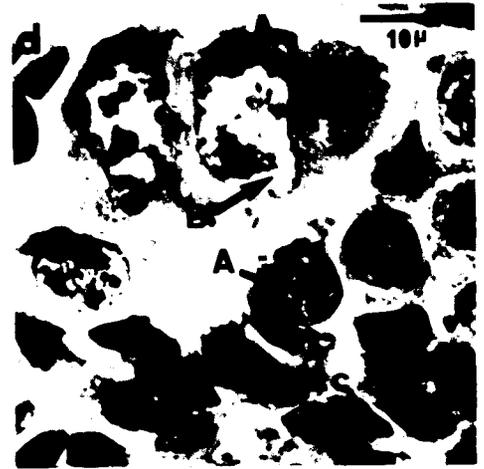
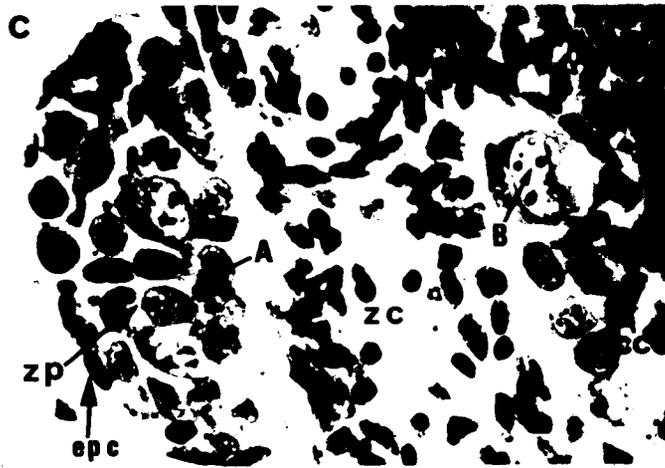
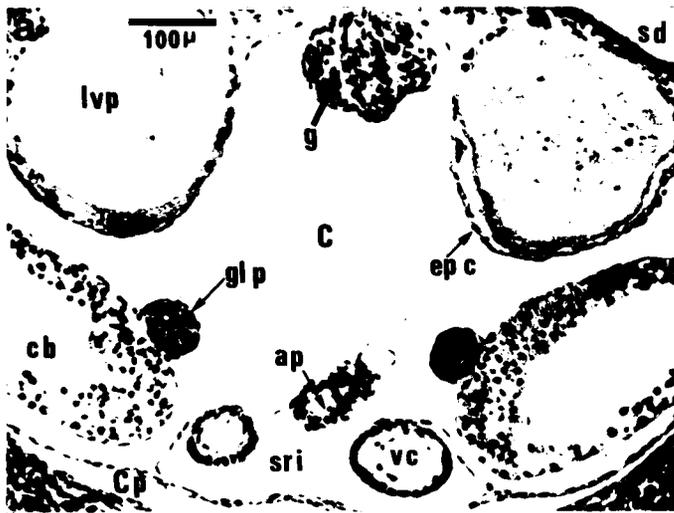


Fig. a - Détail de la gonade embryonnaire peu avant l'éclosion. Les cellules A qui représentent les véritables cellules germinales sont encore sexuellement indifférenciées. L'une d'entre elles est en cours de division.

Fig. b et c - Différenciation gonadique dans le sens mâle.

b = jeune testicule le jour de l'éclosion. Les cellules conjonctives viennent coiffer les gonies, ébauchant de cette façon la structure en cystes, caractéristique du testicule,

c = testicule d'une seiche de 7 jours : les spermatogonies ont un noyau nettement bilobé avec 1 ou 2 nucléoles.

Fig. d, e, f - Différenciation gonadique dans le sens femelle.

d = jeune ovaire le jour de l'éclosion. La masse ovarienne richement vascularisée contient de nombreuses ovogonies (ovg.). La présence de quelques noyaux en prophase de méiose (flèches) permet de dire que nous sommes en présence d'un ovaire,

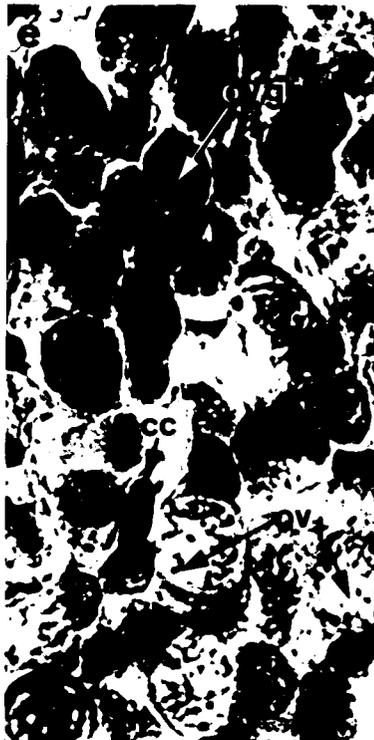
e = ovaire d'une seiche de 5 jours. A ce stade, il y a autant d'ovocyte I en préméiose que d'ovogonies,

f = ovaire d'une seiche de 7 jours. Après la méiose, les ovocytes I entrent en phase d'accroissement. Certains auxocytes (au.) s'entourent de quelques cellules folliculaires.

A : cellule sexuelle du type A ; a.g. : artère génitale ; au. : auxocyte  
C. : cavité coelomique viscéro-péricardique ; c.c. : cellule conjonctive ;  
c.fo. : cellules folliculaires ; ep.c. : épithélium coelomique ;  
ov1 : ovocyte de premier ordre en prophase de méiose ; ovg. : ovogonie ;  
spg. : spermatogonie.

Les figures a, c, e, f, sont à la même échelle (cf. fig. a).

L'échelle indiquée figure b est identique pour la figure d.



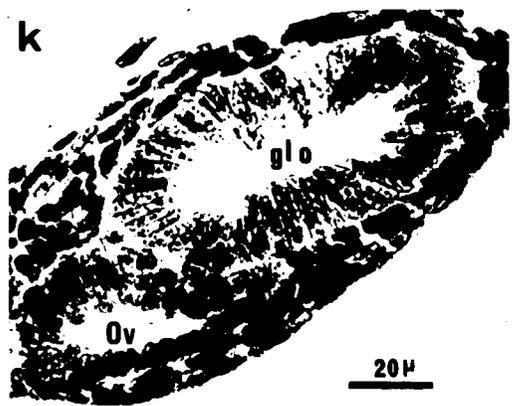
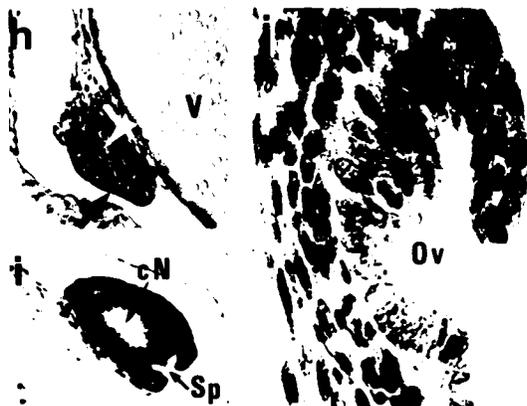
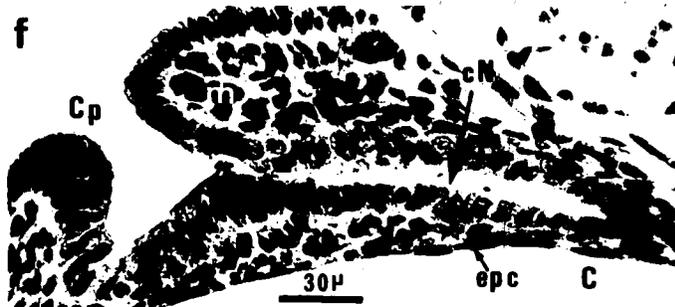
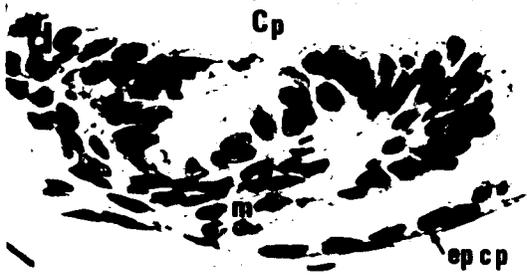
P L A N C H E XVI

---

- Fig. a - Coupe longitudinale parasagittale d'un embryon au stade 24.  
La flèche indique la position de l'ébauche ectodermique de la partie terminale du tractus.
- Fig. b - Coupe transversale d'un embryon au stade 24, en avant du coeur.  
L'ébauche de la partie terminale du tractus est originellement paire (flèches).
- Fig. c - Détail de l'une des ébauches de la partie terminale du tractus.  
Elle consiste en un épaissement de l'épithélium de la cavité palléale.
- Fig. d - Les deux ébauches gauche et droite commencent à s'invaginer dans le mésoderme sous-jacent dès le stade 25.
- Fig. e et f - Différenciation de la partie terminale du tractus (stade 29).  
Seule l'ébauche gauche se développe.
- e = chez la femelle, la future glande de l'oviducte est une simple invagination de l'ectoderme,
- f = chez le mâle, le future complexe de Needham est plus développé et présente une plus grande complexité de structure.
- Fig. g - Vue d'ensemble du complexe de Needham, en coupe frontale.  
(Chez la femelle, la glande de l'oviducte occupe une position identique que nous montre la figure a, planche XX).
- Fig. h - Stade 30 : au voisinage de l'extrémité postérieure du complexe de Needham (flèche blanche), l'épithélium coelomique s'épaissit (flèche noire) ; cet épaissement représente l'ébauche du canal déférent.
- Fig. i - Seiche âgée de 14 jours : l'ébauche du canal déférent s'enfonçe dans le mésoderme, sous forme d'une gouttière qui se fermerà de l'avant vers l'arrière.
- Fig. j - La gouttière à l'origine de l'oviducte (comme celle à l'origine du spermiducte) est tapissée de nombreux cils.
- Fig. k - Coupe transversale plus antérieure que la précédente : l'oviducte est fermé.

br. : branchie ; C. : cavité coelomique viscéro-péricardique ; c.a. : coeur artériel ; c.b. : coeur branchial ; c.N. : complexe de Needham ; C.p. : cavité palléale ; ep.c. : épithélium coelomique ; ep.c.p. : épithélium de la cavité palléale ; f. : foie ; gl.o. : glande de l'oviducte ; g.v. : ganglion viscéral ; i.m. : intestin moyen ; l.v.a. : lobe vitellin antérieur ; l.v.p. : lobe vitellin postérieur ; m. : mésoderme ; Ov. : oviducte ; s.d. : sac coquillier dorsal ; Sp. : spermiducte ; s.p. : sinus postérieur ; s.r. : sinus rénal ; st. : statocyste ; V. : vitellus ; v.c. : veine cave.

Les figures a et g sont à la même échelle (cf. fig. a).  
L'échelle indiquée figure k est identique pour les figures c, d, j.  
L'échelle de la figure b est identique pour les figures h et i.  
Les figures e et f sont à la même échelle (cf. fig. f).

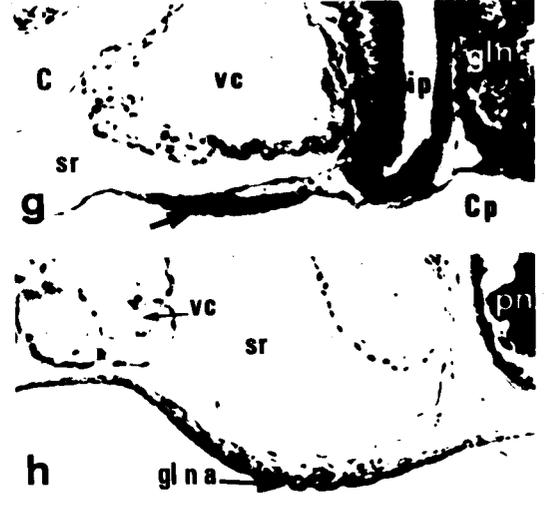
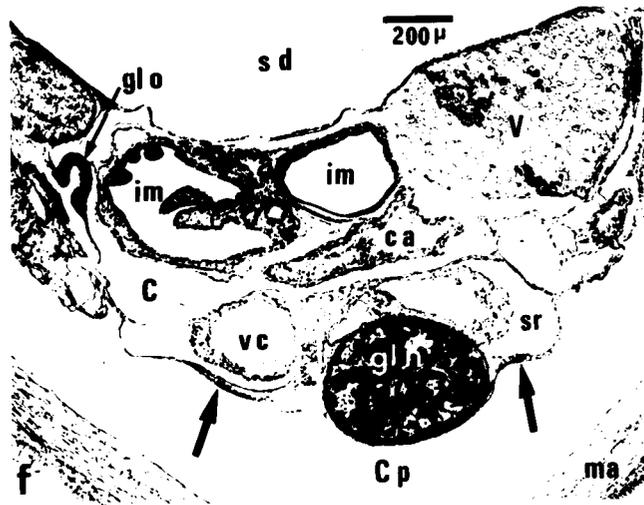
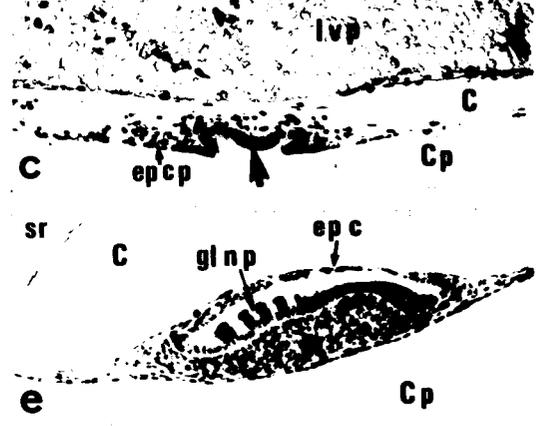
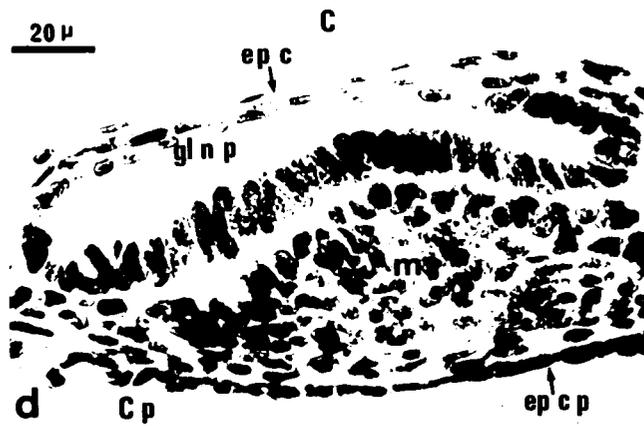
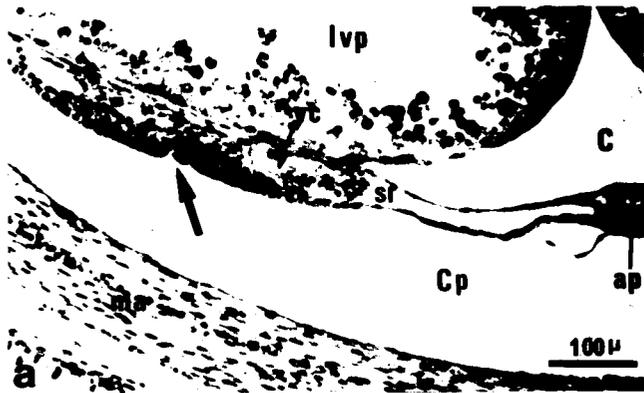


- Fig. a - Coupe transversale d'un embryon au stade 27, en arrière du coeur. Les ébauches des glandes nidamentaires principales (flèche) apparaissent sous forme d'épaississements de l'épithélium ventral de la cavité palléale. La photo représente l'ébauche de la glande nidamentaire principale gauche.
- Fig. b - Détail de l'ébauche de la glande nidamentaire principale.
- Fig. c - L'ébauche ectodermique de ces glandes s'invagine dans le mésoderme sus-jacent.
- Fig. d - A l'éclosion, les glandes nidamentaires principales se présentent sous forme de 2 poches symétriques, allongées transversalement.
- Fig. e - Les premières lamelles se différencient au niveau de l'épithélium épaissi, tourné vers la cavité palléale.
- Fig. f - Coupe transversale d'un embryon à l'éclosion, au niveau de la glande du noir. Les ébauches des glandes nidamentaires accessoires (flèches) sont également présentes à l'éclosion sous forme d'épaississements ectodermiques, situés de part et d'autre de la glande du noir.
- Fig. g - Détail de l'ébauche des glandes nidamentaires accessoires (flèche ).
- Fig. h - Ces épaississements forment des plissements qui sont à l'origine de la structure tubulaire des glandes nidamentaires accessoires.

a.p. : aorte postérieure ; C. : cavité coelomique viscéro-péricardique ; C.p. : cavité palléale ; ep.c. : épithélium coelomique ; ep.c.p. : épithélium de la cavité palléale ; gl.n. : glande du noir ; gl.n.a. : glande nidamentaire accessoire ; gl.n.p. : glande nidamentaire principale ; gl.o. : glande de l'oviducte ; i.m. : intestin moyen ; i.p. : intestin postérieur ; l.v.p. : lobe vitellin postérieur ; m. : mésoderme ; ma. : manteau ; p.n. : poche du noir ; s.d. : sac coquillier dorsal ; s.r. : sac rénal ; V. : vitellus ; v.c. : veine cave.

Les figures a, c, e, g, h, sont à la même échelle (cf. fig. a).

L'échelle indiquée figure d est identique pour la figure b.



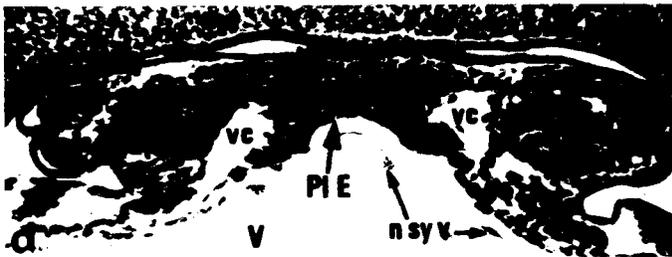
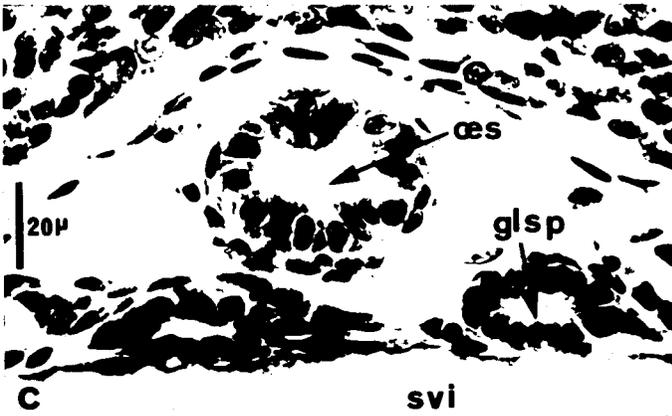
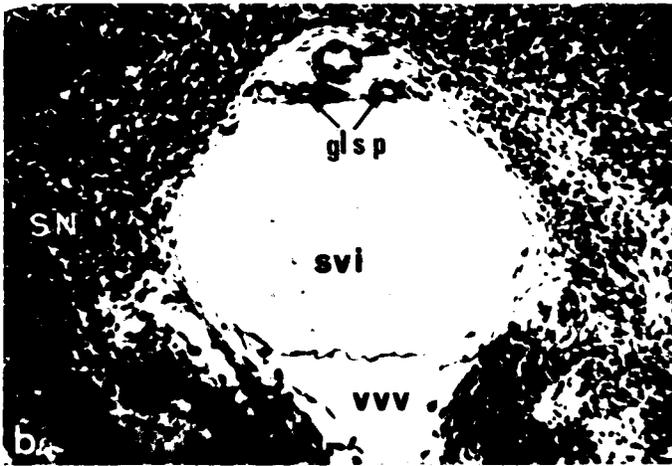
P L A N C H E XVIII

- Fig. a - Coupe longitudinale d'un embryon au stade 21. L'ébauche impaire des glandes salivaires postérieures (flèche) est une évagination de la paroi ventrale du stomodeum.
- Fig. b - Coupe transversale dans la région céphalique d'un embryon au stade 23. Les glandes salivaires postérieures se présentent comme deux diverticules symétriques situés, de part et d'autre de l'oesophage.
- Fig. c - Détail de la région des glandes salivaires.
- Fig. d - Coupe transversale dans la région postérieure d'un blastoderme au stade 18 ; la plaque endodermique se distingue aisément du mésoderme sus-jacent et du syncytium vitellin. De part et d'autre des ébauches des veines caves apparaissent les premières ébauches des reins sous forme de fentes dans le mésoderme coelomique.
- Fig. e - Coupe longitudinale d'un blastoderme au stade 19, passant par l'une des branchies ; la plaque endodermique commence à se soulever au-dessus du syncytium vitellin ; la cavité ainsi formée représente la future cavité intestinale.
- Fig. f - Coupe longitudinale sagittale d'un embryon au stade 21. La poche du noir se forme à partir d'un diverticule issu de l'intestin postérieur.
- Fig. g - L'ébauche de la poche du noir se différencie progressivement en ses différents constituants ; à la glande du noir fait suite le réservoir d'où part le canal évacuateur qui s'abouche dans le rectum.

a. : anus ; br. : branchie ; c.e. : canal évacuateur de la poche du noir ; c.i. : cavité intestinale ; C.p. : cavité palléale ; E. : ectoderme ; gl.n. : glande du noir ; gl.s.p. : glande salivaire postérieure ; i.m. : intestin moyen ; i.p. : intestin postérieur ; m. : mésoderme ; ma. : manteau ; m.c. : mésoderme coelomique ; n.sy.v. : noyau du syncytium vitellin ; oes. : oesophage ; Pl. E. : plaque endodermique ; p.n. : poche du noir ; rec. : rectum ; res. : réservoir de la poche du noir ; s.d. : sac coquillier dorsal ; S.N. : système nerveux ; s.v.e. : sac vitellin externe ; s.v.i. : sac vitellin interne ; s.p. : sinus postérieur ; s.pv. : sinus périveritellin ; St. : statocyste ; sy.v. : syncytium vitellin ; V. : vitellus ; v.c. : veine cave ; v.v.d. : vaisseau vitellin dorsal ; v.v.v. : vaisseau vitellin ventral.

Les figures b, d, e, g, sont à la même échelle (cf. fig. e).

L'échelle de la figure f est identique pour la figure a.

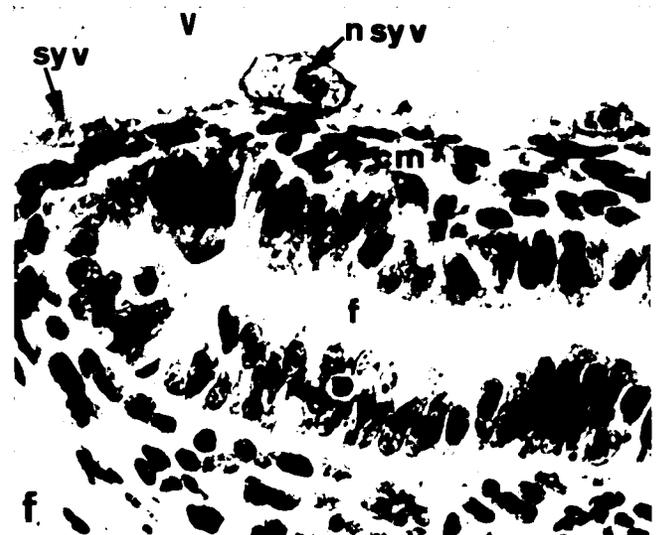
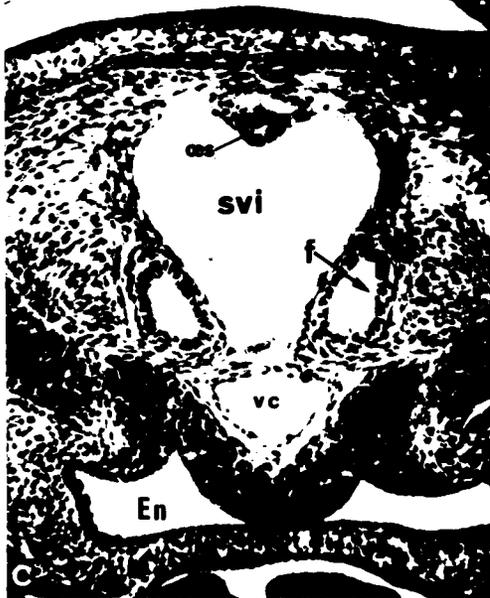
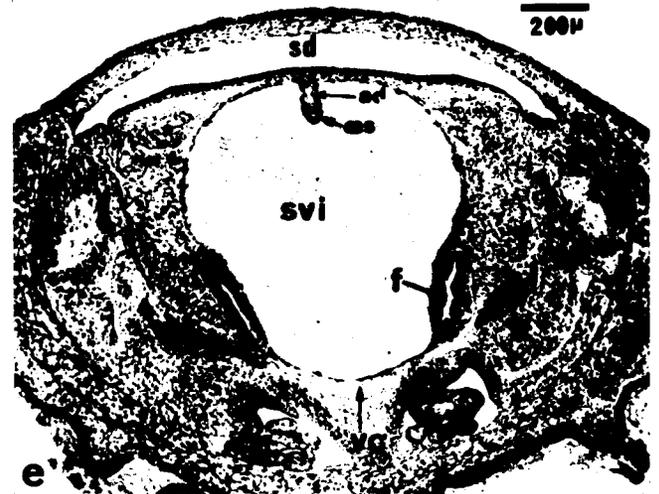
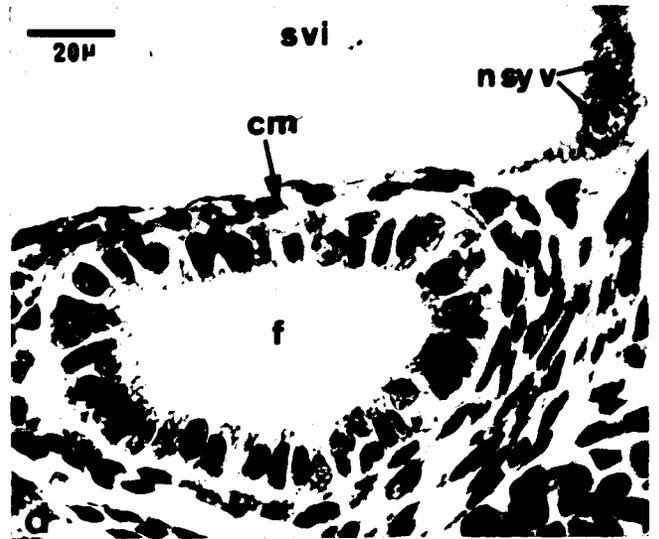


- Fig. a - Coupe frontale d'un embryon au stade 20. Les ébauches "hépatopancréatiques" apparaissent très tôt, sous forme de deux diverticules issus de l'intestin moyen.  
Les ébauches rénales se présentent à ce stade comme deux poches limitées par un épithélium cubique et situées au voisinage des veines caves.
- Fig. b - Coupe frontale d'un embryon au stade 23. Les parties antérieures des ébauches de "l'hépatopancréas" qui sont au contact avec le sac vitellin interne sont à l'origine du foie, le pancréas prend naissance à partir des portions postérieures de ces diverticules.
- Fig. c - Coupe transversale au niveau des ébauches du foie (stade 23).
- Fig. d - Détail de l'îlot hépatique au stade 23.
- Fig. e - Les ébauches du foie poursuivent leur développement et s'étendent en particulier dans le sens dorso-ventral. Au stade 25, elles forment deux longs tubules plaqués contre le vitellus.
- Fig. f - Détail du foie au stade 25. Le foie est toujours séparé du vitellus par 2 à 3 couches de cellules mésodermiques. Les noyaux du syncytium vitellin apparaissent comme des éléments de grande taille, aux contours irréguliers, pauvres en chromatine et renfermant 1 à 2 gros nucléoles.

a.d. : aorte dorsale ; br. : branchie ; C. : cavité coelomique viscéro-péricardique ; c.a. : coeur artériel ; c.i. : cavité intestinale ; c.m. : cellule mésodermique ; En. : entonnoir ; f. : foie ; g.st. : ganglion stellaire ; H. : hépatopancréas ; i.m. : intestin moyen ; i.p. : intestin postérieur ; n.sy.v. : noyau du syncytium vitellin ; oes. : oesophage ; P. : pancréas ; s.d. : sac coquillier dorsal ; s.r. : sac rénal ; s.v.i. : sac vitellin interne ; sy.v. : syncytium vitellin ; v.c. : veine cave.

Les figures a, b, c sont à la même échelle (cf. fig. a).

L'échelle indiquée figure d est identique pour la figure f.



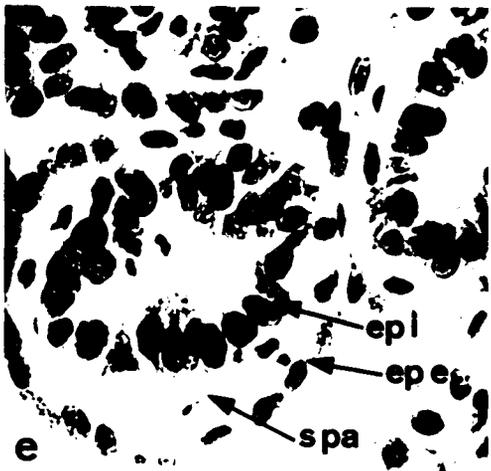
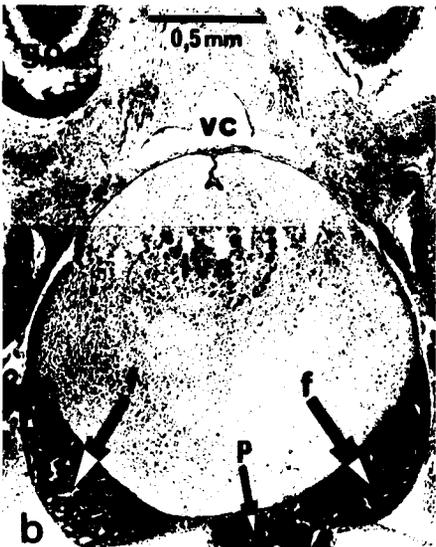
P L A N C H E XX

---

- Fig. a - Coupe longitudinale parasagittale d'un embryon au stade 27. Le sac vitellin interne qui est relié au sac vitellin externe par le canal vitellin, se compose de trois lobes : un antérieur et deux postérieurs. Le foie qui se compose de quelques lobules à ce stade, se situe de part et d'autre du lobe antérieur.
- Noter la position et la forme de la future glande de l'oviducte (gl.o.) : nous sommes donc en présence d'une future femelle.
- Fig. b - Coupe frontale d'un embryon au stade 29. Les lobules hépatiques sont beaucoup plus nombreux. Les 2 lobes du foie occupent les portions ventro-latérales du lobe vitellin antérieur.
- Fig. c - Détail des lobules hépatiques au stade 29. De nombreuses cellules hépatiques présentent des figures de mitose. Les cellules mésodermiques qui séparaient le foie du vitellus ont disparu : le foie se trouve donc en contact intime avec le syncytium vitellin.
- Fig. d - Au stade de l'éclosion, le pancréas est constitué par de nombreuses vésicules, situées au voisinage du foie.
- Fig. e - Détail d'une vésicule pancréatique : la paroi est constituée d'un épithélium interne (ep.i.) à cellules hautes et d'un épithélium externe (ep.e.) aplati. Entre ces deux couches, se situe le sinus pancréatique (s.pa.)

c.b. : coeur branchial ; C.p. : cavité palléale ; c.v. : canal vitellin ;  
En. : entonnoir ; ep.e. : épithélium externe des vésicules pancréatiques ;  
ep.i. : épithélium interne ; f. : foie ; gl.o. : glande de l'oviducte ;  
g.o. : ganglion optique ; g.p. : ganglion pédieux ; g.v. : ganglion viscéral ;  
l.v.a. : lobe vitellin antérieur ; l.v.p. : lobe vitellin postérieur ; n.sy.v. : noyau du syncytium vitellin ; p. : pancréas ;  
s.d. : sac coquillier dorsal ; s.pa. : sinus pancréatique ; st. : statocyste ; sy.v. : syncytium vitellin ; v.c. : veine cave.

L'échelle indiquée figure c est identique pour la figure e.



- Fig. a - Seiche de 5 jours : après l'éclosion, le foie s'accroît considérablement. Il englobe totalement le sac vitellin interne et se substitue progressivement à lui.
- Fig. b - Seiche de 12 jours : le sac vitellin interne a totalement disparu ; il se trouve remplacé par les 2 lobes du foie.
- Fig. c - Coupe frontale dans le lobe vitellin postérieur d'un embryon au stade 29. Tout autour du lobe vitellin postérieur, on rencontre de nombreux espaces sanguins qui joueraient un rôle important dans l'absorption du vitellus.
- Fig. d - Détail du foie d'une seiche de 5 jours : après l'éclosion, les cellules hépatiques deviennent très actives dans l'absorption du vitellus ; leur extrémité distale est bourrée de granules vitellins.
- Fig. e - Au même stade, les vésicules pancréatiques sont remplies de produits de sécrétion très comparable à ceux que l'on observe dans la lumière des lobules hépatiques, ce qui laisse supposer un rôle éventuel du pancréas dans l'absorption du vitellus.

c.H. : cellules hépatiques ; co. : coecum ; e.s. : espace sanguin ;  
f. : foie ; l.v.p. : lobe vitellin postérieur ; ma. : manteau ;  
n.sy.v. : noyau du syncytium vitellin ; oes. : oesophage ; P. : pancréas ;  
s.d. : sac coquillier dorsal ; s.pa. : sinus pancréatique ; sy.v. : syncytium vitellin ; V. : vitellus.

Les figures a et b sont à la même échelle (cf. fig. b).

L'échelle indiquée figure e est identique pour la figure c.



