Zeitschrift: Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de Neuchâtel
Herausgeber: Société des Sciences Naturelles de Neuchâtel
Band: 16 (1886-1888)

Artikel: Etude sur les Corpuscules marginaux des Actinies
Autor: Béraneck
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-88242

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 15.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

ÉTUDE

SUR LES

CORPUSCULES MARGINAUX DES ACTINIES

PAR M. LE PROFESSEUR BÉRANECK

Les organes des sens des Coelentérés sont loin d'être suffisamment connus. On a étudié avec beaucoup de soin ceux des Méduses et des Cténophores, on est arrivé à déterminer avec un degré de certitude assez grand leurs fonctions, et s'il subsiste encore quelques doutes à l'égard de certains d'entre eux, cela tient surtout à ce que les caractères histologiques qu'ils présentent dans la série animale sont trop peu différenciés, trop peu stables pour qu'on puisse en tirer des conclusions rigoureuses relativement à leurs fonctions. Le seul critérium qui nous permette d'attribuer à un organe des sens telle ou telle activité fonctionnelle, c'est la persistance de certains caractères histologiques dans tous les types qui le possèdent. Ainsi l'œil peut présenter tous les degrés de complexité, depuis les simples taches oculaires des Méduses, des Vers, etc., jusqu'à l'organe visuel si perfectionné des Céphalopodes et des Vertébrés; mais quelle que soit la différenciation qu'il subisse, nous retrouvons partout, comme structure fondamentale,

des éléments pigmentaires et des éléments sensoriels chargés de recueillir les ondes lumineuses et de les transmettre à un système nerveux plus ou moins bien défini. Le sens de l'ouïe est, lui aussi, assez facilement reconnaissable; quoiqu'il atteigne chez les Vertébrés supérieurs une remarquable complexité, l'embryologie et l'anatomie comparée nous prouvent que l'oreille a comme point de départ une vésicule dont les éléments sensoriels sont représentés par des cellules auditives et qui contient un liquide dans lequel nagent des otolithes. Cette vésicule peut reposer directement sur les centres nerveux ou y être rattachée par un nerf acoustique. Les organes du goût, de l'odorat et même du tact sont beaucoup moins nettement différenciés dans la série animale que ceux de la vue et de l'ouïe, leurs caractères histologiques sont moins bien définis et leur structure anatomique ne permet souvent pas d'en déduire avec certitude les fonctions qu'ils sont appelés à remplir dans l'organisme. Nous en sommes réduits à formuler sur ces organes des sens des animaux inférieurs des conclusions hypothétiques reposant sur des analogies plus ou moins lointaines; tant que nous ne posséderons pas un critérium histologique suffisamment précis et constant, tant que l'expérience physiologique ne viendra pas contrôler les résultats obtenus par l'étude anatomique, il règnera toujours une certaine obscurité sur le rôle que jouent ces organes sensoriels chez les animaux inférieurs. N'est-ce pas en se basant sur des données principalement physiologiques que l'on est arrivé à localiser le sens de l'olfaction dans les antennes des Insectes et dans les tentacules des Gastéropodes? Le contrôle physiolo-

gique aura d'autant plus de valeur que l'animal a une organisation plus élevée, que ses différentes fonctions sont mieux spécialisées et que le cycle des actes qu'il accomplit nous est mieux connu. Chez les types inférieurs, les Coelentérés, par exemple, la méthode expérimentale a beaucoup moins de chance de succès, elle est aussi plus délicate à employer, car les organes des sens ne sont pas facilement isolables, ils reposent généralement sur les centres nerveux mêmes et leur section entraînerait aussi celle de ces derniers. Les troubles fonctionnels qui surviendraient à la suite de l'opération proviendraient beaucoup plus de la perte du système nerveux que de celle des organes sensitifs proprement dits. En outre, les différentes parties de l'organisme sont plus indépendantes les unes des autres que dans les animaux supérieurs, et la section des éléments sensoriels n'entraînerait pas des effets aussi précis, aussi facilement constatables que chez ceux-ci. Il nous reste donc, pour déterminer si tel ou tel organe est réellement de nature sensorielle, qu'à nous baser sur une connaissance aussi complète que possible de sa structure histologique, en attendant que les progrès de la science nous fournissent des moyens d'investigation plus rigoureux.

Les organes des sens des Coralliaires et, en particulier des Actinies, sont plus énigmatiques que ceux des Méduses et des Cténophores; aussi les divers travaux qui ont été consacrés à leur étude n'arrivent-ils pas à des conclusions bien concordantes. Quelques auteurs considèrent les corpuscules marginaux ou chromatophores des Actinies comme de nature sensorielle et veulent y voir soit des yeux, soit des organes du tact; d'autres se refusent à admettre cette inter-

prétation et ne voient dans ces corpuscules que de volumineuses capsules urticantes. Le premier qui ait nettement caractérisé les chromatophores des Actinies c'est H. Hollard, dans son important travail sur la *Monographie anatomique du genre Actinia*, paru dans les Annales des sciences naturelles, t. XV, 1851. Il dit entre autres que ces corpuscules, qu'il appelle bourses marginales, sont chez l'*Actinia equina* ordinairement colorés d'un bleu vif, qu'ils sont tantôt flasques, tantôt turgescents et tiennent par une sorte de pédoncule creux aux loges qui portent les tentacules des deux premiers rangs. Puis il ajoute : « Etudiés à l'aide d'un grossissement convenable, ces petits organes ne m'ont offert que les éléments anatomiques de la peau proprement dite... Le fait le plus caractéristique de l'organisation de ces bourses essentiellement cutanées, c'est le développement considérable de leurs capsules (nématocystes); nulle part cet élément anatomique n'offre chez les Actinies d'aussi grandes dimensions. On y aperçoit difficilement l'indice du fil intérieur, et cette fois c'est la capsule elle-même qui est la partie prédominante. On ne peut émettre que des conjectures sur les fonctions des bourses marginales. Leur position périphérique, leur vive coloration, le volume et la grande transparence de leurs capsules, leur existence chez une espèce éminemment littorale, exposée et très sensible aux variations de l'atmosphère lorsque la mer est basse, toutes ces circonstances n'indiqueraient-elles pas quelque relation physiologique entre ces petits organes dont il s'agit et l'action de la lumière ? »

Milne Edwards et Haime, dans l'*Histoire naturelle des Coralliaires,* donnent une nouvelle description des

chromatophores ou tubercules calicinaux, comme ils les appellent. Ils reconnaissent dans ces tubercules l'existence d'abondants nématocystes, présentant à leur intérieur un fil enroulé en spirale avec un filament central rectiligne plus ou moins distinct. A côté de ces nématocystes, qui sont plus développés que ceux des tentacules, ces auteurs ont décrit de grosses cellules transparentes et des granulations pigmentaires. Ces tubercules sont, d'après les observations de Haime, en relation numérique avec celui des tentacules. Milne Edwards, dans l'ouvrage cité, arrive à la conclusion que les données sur lesquelles on se base pour considérer les tubercules calicinaux comme un organe visuel, ne sont pas suffisamment convaincantes.

En 1860, Gosse, dans son *Actinologia Britannica,* admet que les chromatophores jouent un rôle important dans l'organisme des Actinies, mais la structure anatomique de ces corpuscules lui paraît se rapporter beaucoup plus à des organes protecteurs qu'à des organes des sens. Il s'appuie surtout dans cette manière de voir sur l'abondance de cellules urticantes que ces chromatophores renferment.

En 1871 parut le travail de Schneider et Rötteken *Ueber den Bau der Actinien und Corallen*, dont on trouve une traduction dans les Annals and Magaz. of Nat. hist., vol. VII, 1871. Ils arrivent à la conclusion que les bourses marginales de Hollard sont sans aucun doute des organes des sens et plus spécialement des yeux. D'après ces auteurs, ces bourses auraient la structure d'une véritable rétine et présenteraient les couches suivantes : « 1. Zu äusserst eine Cuticularschicht, welche durch zahlreiche Porenkanäle in

Stäbchen zerfällt; 2. eine Schicht stark lichtbrechender Kugeln, die man als Linsen betrachten kann; 3. Zapfen, bestehend aus hohlen, stark lichtbrechenden, quergestreiften, an den Enden abgerundeten Cylindern oder Prismen, die man früher wahrscheinlich mit Nesselkapseln verwechselt hat. Auf der äusseren Spitze jedes Zapfens sitzt im Allgemeinen eine Linse, mitunter auch zwei und drei, andere Linsen können in den Zwischenräumen stehen; 4. eine körnigfaserige Schicht, welche noch die Zwischenräume der Zapfen ausfüllt; 5. eine durch Carmin sich tief färbende Schicht, welche zahlreiche äusserst feine Fasern und spindelförmige Zellen, wahrscheinlich Nervenfasern und Nervenzellen enthält; 6. die Muskelschicht; 7. das Endothel. » Cette description histologique des corps marginaux des Actinies est due à Rötteken, dont les observations n'ont été faites que sur des exemplaires conservés à l'esprit de vin. Comme on le voit par cette citation, elle diffère complétement de la description donnée par Hollard, par Milne Edwards et Haime.

En 1872, dans son ouvrage intitulé *Corals and Corals Islands,* J. Dana parle comme suit des chromatophores des Actinies : « For, besides the general sense of feeling, some of them have a series of eyes placed like a necklace around the body, just outside of the tentacles. They have crystalline lenses, and a short optic nerve. Yet Actiniae are not known to have a proper nervous system in their optic nerves, where they exist, are apparently isolated, and not connected with a nervous ring such as exists in the higher radiate animals » (p. 39).

Quelque temps après Schneider et Rötteken, Dun-

can publia dans les Proceedings of the Royal Society, 1874, un article sur *The nervous system of Actinia*, dans lequel il donne une description peu claire de la structure histologique des chromatophores. Selon lui, on distingue dans un de ces corpuscules fraîchement examiné des tissus transparents et réfractant la lumière, formés par les bâtonnets, les lentilles et les cônes de Rötteken, et un tissu ne se laissant pas traverser par la lumière, consistant en petites granulations pigmentaires, en cellules arrondies granuleuses. A l'extérieur, Duncan décrit une couche de bâtonnets correspondant à la couche cuticulaire de Rötteken, se résolvant en nombreux bâtonnets par des canaux poreux. Au-dessous des bâtonnets se trouve un tissu granuleux dans lequel sont disséminées de petites cellules sphériques contenant des granulations. Ce tissu couvre en partie de grosses cellules réfractant la lumière, qui forment la troisième couche. Leur contenu est transparent, incolore, réfringent et leur membrane cellulaire est très mince. D'après Duncan, les éléments les plus remarquables du tissu réfractant la lumière sont les cônes de Rötteken. Ils sont divisibles en trois séries : *a)* des cellules allongées de forme cylindrique, arrondies à leurs extrémités : elles atteignent cinq à six fois la longueur des bâtonnets et leur membrane cellulaire est faiblement colorée ; *b)* des cellules de forme cylindrique comme les précédentes, mais dont la paroi cellulaire est légèrement striée : elles sont très abondantes ; *c)* enfin des cellules de même forme et de mêmes dimensions que les précédentes, mais renfermant un cnidocil bien développé. Entre les cônes de Rötteken s'étend généralement une fine couche de protoplasma granuleux, dans

lequel on distingue de petites cellules. La couche interne des chromatophores est formée par du protoplasma granuleux, renfermant des cellules petites et généralement sphériques. Ces dernières représentent, d'après Duncan, des éléments nerveux. Plus intérieurement encore, on remarque une couche de fibres musculaires sur laquelle repose le chromatophore. Ce savant paraît accepter l'opinion d'après laquelle ces corpuscules représenteraient des organes sensoriels et plus spécialement des organes visuels rudimentaires. Ils serviraient à réfracter et à concentrer les rayons lumineux et ce serait surtout par leur intermédiaire que les Actinies sont influencées par la lumière. Cependant Duncan reconnaît que ces organes n'ont pas une grande constance, que toutes les Actinies n'en sont pas pourvues et que, même dans des genres très voisins, certains types possèdent de ces chromatophores et d'autres n'en ont point.

La même année (1874) Huxley, dans ses *Éléments d'Anatomie comparée des Invertébrés,* traduits en français en 1877, dit que dans les Coralligènes on est en droit de soupçonner l'existence d'éléments nerveux et que des corps en forme de perles, vivement colorés, attachés au disque oral de certaines Actinies, renferment des sphérules et des cônes fortement réfringents et sont probablement des yeux rudimentaires (p. 83).

En 1875 parut dans les Nachrichten der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, un article de H. Ludwig, *Ueber das Rötteken'sche Auge der Actinien*, dans lequel il critique les résultats obtenus par Rötteken. Selon cet auteur : 1. la couche cuticulaire se résolvant en bâtonnets de Rötteken est formée par

des cils vibratiles dont les ondulations sont facilement visibles sur des Actinies vivantes ; 2. les corps lenticulaires de Rötteken sont identiques aux noyaux des cellules épithéliales situées entre celles qui donnent naissance aux capsules urticantes ; 3. les cônes ne sont que des nématocystes, comme cela avait été déjà indiqué par Hollard et Milne-Edwards ; 4. la couche granuleuse et fibrillaire est formée par les prolongements fusiformes ou filiformes de cellules épithéliales ; 5. la couche qui se colore si vivement par le carmin et qui, d'après Rötteken, devait renfermer des fibres et des cellules nerveuses, n'est pas autre chose que du tissu conjonctif. Pour Ludwig, les corpuscules marginaux des Actinies ne sont pas des organes des sens, ils représentent seulement des tentacules rudimentaires.

Aussitôt après l'article de Ludwig, parut, dans les Archives de Zoologie expérimentale de Lacaze-Duthiers, un travail de Korotneff sur les *Organes des sens des Actinies* (1876). Ce savant a étudié les corpuscules marginaux de l'*Actinia mesembryanthemum*. Pour lui, les corps cylindriques ou cônes de Rötteken sont simplement des nématocystes d'une taille allongée, renfermant un fil en spirale. Ce dernier est long, lisse et non barbelé. Chaque nématocyste est surmonté d'une soie palpifère ou cnidocil triangulaire, dont la base elliptique n'est autre chose que la lentille de Rötteken. A la base des nématocystes se trouve une couche de fibrilles et de cellules fusiformes ayant entre elles des rapports très étroits. Les fibrilles sont lisses, réfringentes, les cellules sont dépourvues de membrane cellulaire et formées par une petite masse de protoplasma renfermant un noyau.

Il existe une relation directe entre les fibrilles et les soies palpifères; elles passent entre les cellules urticantes et entrent en rapport avec la base élargie du cnidocil. Entre les nématocystes et les fibrilles sont contenues des cellules allongées, renfermant un protoplasma granuleux et qui ont beaucoup de ressemblance avec les glandes simples unicellulaires des autres Coelentérés. A la couche fibrillaire fait suite une couche se colorant en rouge foncé par le carmin; elle correspond aux éléments musculaires décrits par Rötteken, mais n'est, d'après Korotneff, que la membrane élastique ou *membrana propria* qui sépare l'ectoderme de l'entoderme. Les cnidocils, les nématocystes et la couche fibrillaire représenteraient ainsi l'ectoderme, tandis que l'entoderme serait représenté par une rangée de cellules ciliées, à noyaux elliptiques, qui fait suite à la membrane élastique. Elle correspond à l'endothel de Rötteken. Korotneff émet sur la fonction des corpuscules marginaux l'opinion suivante : « La présence d'une soie palpifère qui facilite la réception de l'impression, d'une cellule qui, d'après sa position, peut être comparée à une cellule nerveuse, et d'une fibrille qui unit ces deux formations, prouve que nous avons sous les yeux un organe des sens. En même temps l'analogie nous démontre que la disposition dont il est question ressemble à l'une de celles des organes de tact des autres animaux. » En résumé, Korotneff fait des chromatophores des organes des sens sui generis ressemblant surtout à des organes de tact. Cependant, ajoute-t-il, la fonction de ces formations n'est pas entièrement spécialisée, ce qui est prouvé par la présence des nématocystes et des cellules glanduleuses.

En 1879, les frères Hertwig publièrent un ouvrage sur les Actinies, dans lequel ils consacrent quelques pages à l'étude des corpuscules marginaux. Ils se sont adressés pour cela à l'*Anthea cereus*, chez laquelle les corpuscules se présentent sous forme de petites proéminences dont la cavité interne communique avec une des loges périgastriques. D'après ces savants, les cellules entodermiques ont à leur base des fibres musculaires distinctes constituant une lamelle musculaire dont Korotneff a eu tort de contester la présence. La membrane élastique conjonctive déjà indiquée par Ludwig forme le mésoderme. Au sommet du corpuscule marginal l'ectoderme s'épaissit et se modifie. Les nématocystes deviennent abondants, ils sont perpendiculaires à la surface du chromatophore et sont de deux espèces : les uns sont serrés les uns contre les autres, brillants et ne laissent pas voir de cnidocil ; les autres renferment un cnidocil enroulé en spirale. Les cellules contenant les nématocystes sont surmontées extérieurement d'un épaississement cuticulaire (corps en forme de lentille de Rötteken) portant des cils représentant les bâtonnets de Duncan et de Rötteken. Intérieurement, ces cellules paraissent se prolonger en un fin filament. Droit au-dessus de la lamelle protectrice du mésoderme, les Hertwig décrivent une mince couche nerveuse, reconnaissable sur les préparations traitées par l'acide osmique. Ce que Korotneff regardait comme des fibres et des cellules nerveuses ne représente, d'après les Hertwig, que des cellules épithéliales allongées en filaments. Pour les Hertwig, les corpuscules marginaux des Actinies ne sont pas, comme le croyait Ludwig, des tentacules rudimentaires. Ce sont morpho-

logiquement des organes sui generis et doivent être regardés non comme des organes des sens, mais comme des boutons urticants, à cause des abondants nématocystes qu'ils renferment.

Plus tard, en 1882, Richard Hertwig, dans son ouvrage intitulé : *Die Actinien der Challenger-Expedition,* consacre quelques lignes aux corpuscules marginaux, mais il se contente de confirmer les résultats auxquels son frère et lui étaient arrivés dans leur précédent mémoire.

Depuis lors, la question est restée à peu près stationnaire et l'on se trouve toujours ballotté entre l'opinion de Korotneff, qui considère les chromatophores comme des organes des sens sui generis, et celle des frères Hertwig qui ne voient dans ces corpuscules marginaux que des boutons urticants, des batteries de nématocystes. C'est ce qui m'a décidé à reprendre cette question et à vérifier les descriptions que les différents auteurs ont données de ces organes. J'ai choisi comme type d'étude l'*Actinia equina,* chez laquelle les corpuscules marginaux sont bien développés. J'ai examiné ces derniers soit à l'état frais, soit fixés par différents réactifs. C'est la méthode des coupes qui m'a donné ici de beaucoup les meilleurs résultats. Les liquides fixateurs employés sont l'acide osmique, soit en solution à 1 $^0/_0$, soit en solution plus diluée, l'acide picro-sulfurique, un liquide indiqué par Trois dans les Archives italiennes de biologie, tome VIII, fasc. 1, et dont la composition est la suivante : chlorure de sodium, 235 gr. ; sulfate aluminico-potassique, 55 gr. ; chlorure mercurique, 18 centigr. ; eau distillée bouillante, 5 litres. Quand le liquide est refroidi, on y ajoute 50 gr. d'alcool conte-

nant 30 % d'acide phénique. Je me suis aussi servi de sublimé corrosif en solution aqueuse concentrée et d'un mélange de 1 vol. d'acide azotique à 3 % et de 1 vol. de chlorure de platine à 1 %. Les colorations ont été faites principalement au carmin borax et au picro-carmin. J'ai essayé différentes méthodes d'inclusion et j'ai trouvé que l'inclusion par la paraffine était encore la plus commode et la meilleure, à la condition que les objets aient été préalablement bien fixés. On peut obtenir par ce procédé des coupes très fines et la structure histologique des corpuscules marginaux ne souffre pas de ce traitement.

I

Comme on le sait, les chromatophores des Actinies sont disposées en une rangée circulaire le long du bord interne du sommet de la paroi du corps. Elles représentent des diverticules de cette paroi et sont donc plus externes que les tentacules, lesquelles dépendent du disque bucal même. Ces corpuscules marginaux ont sur les individus vivants une belle coloration bleue mélangée de reflets rougeâtres. Ils sont de dimension inégale suivant la taille des individus et varient aussi dans un même spécimen. Sur des coupes on voit qu'ils ont la forme de petites vésicules rattachées à la paroi du corps par une portion plus rétrécie constituant une sorte de pédoncule. La cavité interne de ces vésicules communique avec les espaces ou loges comprises entre les cloisons rayonnantes. Sur l'animal vivant les corpuscules marginaux sont souvent distendus et peuvent devenir presque complétement

sphériques. Lorsqu'ils ont été traités par les réactifs, ils conservent rarement cette forme sphérique; d'ordinaire ils se ratatinent un peu et s'aplatissent. Pour obtenir ces corpuscules dans le meilleur état, on peut, lorsque l'Actinie est étalée, les sectionner à leur base avec des ciseaux fins et tranchants, puis les plonger dans le liquide fixateur; mais il est encore préférable de les fixer en même temps que l'individu tout entier. Afin que l'opération réussisse, il est nécessaire que l'animal soit bien étalé; on fait dissoudre dans l'eau de mer quelques cristaux d'hydrate de chloral et, au bout d'une demi-heure à une heure, l'Actinie est suffisamment insensibilisée pour qu'on puisse la fixer sans craindre qu'elle se contracte. J'ai aussi essayé de fixer directement des individus de petite taille et de taille moyenne sans les anesthésier par l'hydrate de chloral, mais il est rare qu'on obtienne de bonnes préparations par ce procédé. Avec le liquide de Trois mentionné plus haut, des exemplaires de taille moyenne se contractaient relativement peu et même certains d'entre eux se sont passablement étalés en mourant.

Si l'on détache un fragment de la paroi du corps à laquelle le corpuscule marginal est attaché et qu'on en fasse des coupes, on remarque sur ces dernières d'autres petits diverticules de cette paroi qui peuvent se relier au chromatophore, mais qui s'en distinguent facilement par leur structure histologique (v. fig. 4, *d*). Sur l'animal vivant, ils n'ont du reste pas la même coloration. Leur paroi est beaucoup moins épaisse que celle du corpuscule marginal proprement dit et leur structure plus simple. On y rencontre des cellules glandulaires en assez grande abondance. A l'ex-

térieur, ces petits divercules sont limités par une membrane cuticulaire portant de fins cils et à l'intérieur, par la couche conjonctive représentant le mésoderme. Les cellules épithéliales sont allongées en forme de fibres, elles sont dirigées perpendiculairement à la surface du repli de la peau qui les constitue et présentent quelques cellules urticantes, surtout dans le voisinage des corpuscules marginaux. Ces petits diverticules, dont je viens de parler, ne peuvent pas être confondus avec les chromatophores; ils sont tout à fait accessoires et n'ont, au point de vue morphologique, aucune importance.

Les corpuscules marginaux ne présentent pas sur toute leur surface la même structure histologique. Sur des coupes transversales, on remarque facilement que plus on se rapproche de la base du corpuscule, c'est-à-dire de son point de fixation contre la paroi du corps, plus la structure histologique se simplifie et rappelle celle des couches limitant la cavité gastro-vasculaire. On distingue un ectoderme dont les cellules sont allongées, à protoplasma granuleux et sans membrane cellulaire distincte. Elles sont limitées extérieurement par une mince lame cuticulaire, de laquelle partent de fins et courts prolongements en forme de cils, qui sont moins abondants et surtout moins nettement caractérisés que vers le sommet du corpuscule marginal. Entre les cellules épithéliales se rencontrent de nombreuses glandes unicellulaires sphériques ou ovalaires, dont le contenu ne se teinte que légèrement et partiellement sous l'influence du carmin-borax. En étudiant ces cellules glandulaires à un grossissement de 500 diamètres, elles laissent apercevoir dans leur intérieur un réseau

à mailles polygonales irrégulières et dont les lignes séparatrices ont été faiblement colorées par le carmin. Entre ces glandes s'étend une masse protoplasmique granuleuse représentant les cellules épithéliales que je viens de mentionner, et plus dense que dans la couche sous-jacente aux éléments glandulaires. Ces derniers sont surtout périphériques. On peut voir les caractères généraux de cette portion basilaire des corpuscules marginaux dans la fig. 1, dessinée à la chambre claire avec un faible grossissement, 35 diamètres environ. Cette coupe représente le point où la portion basilaire du corpuscule commence à s'attacher à la paroi du corps, quelques coupes plus bas toute la circonférence du corpuscule fait corps avec cette dernière. La membrane conjonctive qui constitue le mésoderme prend, sous l'influence du carmin, une coloration assez intense; elle a une structure fibrillaire et renferme des noyaux encore plus vivement colorés. Extérieurement, mais reposant sur elle, se dessine une mince couche qui correspond très probablement à la couche nerveuse mieux accusée du sommet du corpuscule. A la face interne de la membrane conjonctive mésodermique s'étend l'entoderme, dont les cellules ne sont pas nettement marquées. Il est formé par un réseau protoplasmique granuleux, dans lequel on distingue des éléments pourvus de noyaux. Ces derniers sont de petite dimension, arrondis ou ovales, et paraissent être des cellules glandulaires. Les traînées fibrillaires, qui représentent les cellules entodermiques proprement dites, sont dirigées à peu près perpendiculairement par rapport à la lame conjonctive du mésoderme. Par leur extrémité externe, celle qui est tournée contre

le mésoderme, elles sont en relation avec de fines fibres musculaires, disposées dans le même sens qu'elles. Dans cette portion basilaire des corpuscules marginaux, les cellules urticantes font défaut. — C'est vers le sommet, c'est-à-dire vers la partie renflée du corpuscule marginal, que se trouvent les éléments histologiques qui, pour les uns, doivent représenter des cônes et des bâtonnets rétiniens, pour les autres, des cellules urticantes. Dans cette partie renflée, la couche ectodermique a pris un développement considérable, et quoique, à proprement parler, elle ne renferme pas de nouveaux éléments, ces derniers revêtent cependant quelques caractères spéciaux qui les distinguent des éléments correspondants accumulés dans les tentacules ou dans d'autres régions du corps. L'ectoderme s'est fortement épaissi et s'est plus différencié que partout ailleurs, comme on peut s'en assurer dans la fig. 4, où la coupe passe à la fois par un corpuscule marginal et par un de ces replis de la peau que j'ai décrits plus haut. L'épaisseur de la couche ectodermique n'est pas uniforme sur toute la surface de la partie renflée du chromatophore. Si on examine à la loupe un de ces organes en plongeant dans la cavité centrale de ce dernier par l'orifice qui la fait communiquer avec une des loges intercloisonnées, on voit qu'en certains points la transparence est beaucoup plus marquée qu'en d'autres, et ces variations d'épaisseur, révélées par la plus ou moins grande transparence de la paroi du corpuscule marginal, se vérifient aisément sur les séries de coupes. Ce n'est pas au sommet du chromatophore que l'ectoderme atteint son épaisseur maxima, mais bien plutôt sur les parties latérales de celui-ci. Si

maintenant on examine à la loupe la surface d'un de ces organes, on voit que, même sur des corpuscules distendus, cette surface n'est pas très régulière; elle montre de petites bosselures et de faibles dépressions qui sont loin d'être constantes dans leur forme et leur disposition d'un corpuscule à l'autre. Elles sont plus accentuées sur des corpuscules de grande dimension. Elles ne sont pas dues uniquement à l'influence des liquides fixateurs, car on les observe aussi sur l'Actinie vivante. A côté de ces irrégularités de la surface des chromatophores visibles à la loupe, il en existe d'autres ayant des caractères mieux définis et qui intéressent la moitié ou les deux tiers environ de la couche ectodermique. On constate ces sortes de replis dans la fig. 3. par exemple. Là, ils sont serrés les uns contre les autres, ils sont séparés par des coupures nettement tranchées; les couches cellulaires restent intactes et se continuent sans interruption de l'un à l'autre. On ne peut les considérer comme des formations artificielles. La fig. 3 représente une coupe transversale d'un corpuscule marginal; la fig. 5 en représente, au contraire, une coupe longitudinale. Elles ont toutes deux été dessinées à la chambre claire. Dans la fig. 5 nous voyons un autre de ces petits replis bien caractérisé. Ils n'intéressent que l'ectoderme. Les éléments de cette région suivent avec beaucoup de régularité la courbure du repli, ce n'est pas seulement la couche externe, mais aussi la couche épithéliale interne qui suit le mouvement et se moule sur celui-ci. On rencontre de ces replis sur la plupart des corpuscules marginaux, mais ils n'occupent pas partout la même position. Ils peuvent, comme dans la fig. 5, se trouver

sur la partie médiane de l'organe ou être rejetés sur les parties latérales du chromatophore.

La couche ectodermique et principalement la partie externe de cette dernière, qui est formée par les cellules urticantes, se détache assez facilement de la lame de soutien mésodermique du corpuscule. En grattant légèrement avec un scalpel la surface d'un de ces organes, l'ectoderme se détache sans trop de difficulté, soit en totalité, soit en partie, sur une certaine étendue. Même sur des coupes, comme cela est indiqué dans les fig. 3 et 6, par exemple, la ligne de démarcation entre l'ectoderme et le mésoderme est non seulement bien tranchée, mais encore il existe entre ces deux couches une séparation nettement marquée. Dans la grande majorité des coupes, une séparation aussi caractérisée que celle représentée dans la fig. 6 n'est pas visible; elle n'a aucune importance en soi et confirme simplement que les deux couches ectodermique et entodermique ne font pas corps entre elles et qu'elles se séparent facilement l'une de l'autre.

Dans certaines séries de coupes menées près de la portion basilaire ou pédoncule du corpuscule marginal, on remarque, comme cela est représenté dans la fig. 2, une séparation prononcée entre l'ectoderme et le mésoderme; mais cette séparation n'est pas générale, elle est localisée en un point du corpuscule. La coupe dessinée dans la fig. 2 est oblique, elle passe par la région du chromatophore dans laquelle le revêtement des cellules urticantes commence à se montrer. Dans la partie où la couche ectodermique est la plus mince, on distingue des glandes unicellulaires; mais les cnidoblastes font défaut, on voit

l'ectoderme s'épaissir de plus en plus sur le pourtour de la coupe et au point où il atteint son maximum d'épaisseur et où il renferme déjà des cellules urticantes, il s'écarte brusquement de la lame de soutien mésodermique en formant une sorte de chambre. Celle-ci communique inférieurement avec la cavité interne du corpuscule marginal, supérieurement elle va toujours en s'amincissant et finit par disparaître, les deux couches s'accolant l'une à l'autre.

Pour terminer la description générale de ces organes, il me reste encore à signaler une particularité que l'on rencontre dans quelques chromatophores. Nous venons de voir qu'il pouvait exister, par l'écartement de l'ectoderme, des espèces de loges communiquant avec la cavité centrale du corpuscule. Cette dernière peut aussi être en partie remplie par un diverticule piriforme se rattachant à la paroi interne de la lame mésodermique et formant comme un petit sac flottant dans la cavité centrale. Il est essentiellement constitué par du tissu conjonctif. On voit un de ces diverticules dans la fig. 6, qui représente une coupe transversale de la région moyenne d'un chromatophore.

II

Histologie des corpuscules marginaux.

En lisant les travaux qui ont été analysés dans la première partie de ce travail, on remarque des divergences assez frappantes dans la description et l'interprétation des éléments histologiques constituant ces organes. Selon Hollard, les fibres musculaires y

font défaut et il n'existe qu'une seule espèce de cellules urticantes. Pour Haime et Milne Edwards, les cnidoblastes sont de deux espèces : les uns à filament interne bien visible, les autres à filament interne difficilement visible. Pour Rötteken, ce que les auteurs précédents ont pris pour des cellules urticantes sont des cônes ou éléments rétiniens ; il existe en outre une couche nerveuse et une couche musculaire. Duncan accepte d'une manière générale les vues de Rötteken et signale aussi la présence d'une couche musculaire. Ludwig affirme que les cônes de Rötteken ne sont que de simples cnidoblastes et que ses cellules et ses fibres nerveuses ne sont pas autre chose que du tissu conjonctif. Korotneff reconnaît lui aussi, dans les cônes, des cellules urticantes, mais il les fait surmonter d'une soie palpifère triangulaire à base elliptique ; les fibres et les cellules sous-jacentes aux nématocystes sont pour lui de nature nerveuse, mais il nie la présence de fibres musculaires dans la paroi du corpuscule marginal. Enfin, pour les Hertwig, les cônes rétiniens sont bien des cnidoblastes, les fibres et les cellules nerveuses de Korotneff ne sont que des éléments épithéliaux. Il existe un tissu nerveux représenté par une fine bande nerveuse située près de la lame mésodermique. Selon ces auteurs, la paroi des chromatophores possède au-dessous du mésoderme la couche musculaire signalée par Rötteken et niée par Hollard et Korotneff. Comme on le voit, les descriptions histologiques données par tous ces savants ne sont pas très concordantes ; cependant si elles diffèrent sur plusieurs points de détail assez importants, les plus récentes d'entre elles s'accordent à reconnaître que la description de Rötteken ne cor-

respond pas à la réalité et que les éléments rétiniens découverts par lui dans les corpuscules marginaux sont sans aucun doute de simples cellules urticantes ou des cils. Le point essentiel à élucider est celui-ci: la structure histologique des organes marginaux des Actinies correspond-elle uniquement au rôle de batteries urticantes que voudraient leur faire jouer les frères Hertwig, ou bien permet-elle à ces organes de remplir, à côté de leur rôle défensif et offensif, une fonction sensorielle quelconque, soit visuelle, soit tactile ?

En allant de l'extérieur à l'intérieur, la paroi du corpuscule marginal comprend les couches suivantes:

1° Une membrane cuticulaire dépendant des cellules épithéliales et supportant des cils	Ectoderme
2° Une couche à cellules urticantes .	
3° Une couche de cellules épithéliales.	
4° Une couche nerveuse.	
5° Une fine rangée de fibres musculaires	
6° Une couche conjonctive représentant le	Mésoderme
7° Une rangée de fibres musculaires	Entoderme
8° Une couche de cellules endothéliales	
9° Une membrane cuticulaire interne présentant un revêtement ciliaire . .	

Comme on le voit par cette énumération, la structure histologique des chromatophores est passablement complexe, surtout pour ce qui concerne l'ecto-

derme. Pour l'étudier, l'examen de ces organes à l'état frais ne suffit pas, il est indispensable de recourir à la méthode des coupes. La plupart des séries de coupes qui constituent la base de ce travail ont été faites au $^1/_{100}$ de millimètre; d'autres ont été faites au $^1/_{200}$ et même au $^1/_{400}$ de millimètre. Les coupes de ces dernières séries sont difficiles à obtenir entières, mais elles fournissent des indications très précieuses et permettent de distinguer les éléments constitutifs avec plus de netteté. Les macérations et les corrosions sont aussi très utiles. J'ai employé comme liquide corrosif de l'hypochlorite de soude en solution concentrée. Ce réactif rend de bons services pour isoler les cellules urticantes et en favoriser l'étude. Il faut commencer par isoler le corpuscule marginal et par le débarrasser le plus possible des tissus auxquels il est rattaché, puis on le place sur une lame de verre et on verse dessus quelques gouttes d'hypochlorite de soude. Au bout de quelques minutes, presque tous les éléments sont suffisamment corrodés et la couche à cellules urticantes reste seule à peu près intacte. On recouvre alors le corpuscule d'un couvre-objet et on exerce sur la lamelle de verre une légère pression de manière à étaler la préparation et à séparer les cnidoblastes qui sont encore tassés les uns contre les autres. On peut traiter par ce procédé des chromatophores qui ont été préalablement fixés par différents réactifs (sublimé corrosif, acide picro-sulfurique, acide azotique et chlorure de platine, etc.) et qui ont passé par les alcools à 70°, 80°, 90°. Sur des coupes, l'action de l'hypochlorite de soude concentré est trop intense, il faut avoir recours à des solutions diluées et faire l'opération sous le microscope même.

1° *Couche cuticulaire dépendant des cellules épithéliales et supportant des cils vibratiles.* (Voir fig. 7 et 8, *c. ex.*) Cette couche est mince et s'étend comme une fine lame sur toute la surface du chromatophore. Sous l'influence de l'acide osmique, elle prend une coloration brun-noirâtre et se colore en rouge foncé par le carmin-borax. Sous l'influence du picro-carmin, elle prend une teinte rosée. Contre elle vient s'appuyer l'extrémité externe des cellules épithéliales, dont les prolongements entourent les cnidoblastes et se reconnaissent facilement à la coloration rougeâtre qu'ils prennent par le carmin-borax. Comme les cellules urticantes ont la forme d'une ellipse très allongée, les prolongements épithéliaux qui les enveloppent s'étalent un peu à leur extrémité externe et prennent l'apparence d'un cône dont la base repose sur la membrane cuticulaire et dont le sommet aminci, filiforme, s'intercale entre les cnidoblastes. Dans son travail sur les organes des sens des Actinies, Korotneff décrit au-dessus de chaque nématocyste une soie palpifère triangulaire avec une base elliptique; la base et le milieu de cette soie sont bien prononcés, le dernier est proprement un poil, tandis que la substance environnante est le protoplasme cellulaire transformé. Dans les fig. 3, 4, 8 et 10, Korotneff nous montre la forme de ces soies palpifères et les rapports qu'elles présentent, soit avec les nématocystes, soit avec les fibrilles intercalées entre ces derniers éléments. Sur mes séries de coupes des corpuscules marginaux de l'*Actinia equina*, je n'ai pas trouvé pour cette couche externe une structure comparable à celle indiquée par Korotneff. Il est très possible que ce savant ait été induit en erreur par l'acide osmique

qu'il a employé comme liquide fixateur. En étudiant mes préparations traitées à l'aide de ce réactif, j'ai remarqué que le revêtement ciliaire du corpuscule marginal est moins bien conservé qu'avec l'acide picro-sulfurique, le liquide de Trois, le sublimé corrosif, etc. Les cils sont agglomérés les uns aux autres et leur individualité n'est plus si aisément reconnaissable. Avec des objectifs à immersion homogène de Zeiss et de Seibert et sur des coupes colorées au carmin-borax, on voit que les cils forment une série continue ; ils sont très fins, serrés les uns contre les autres, et chaque cil ne correspond pas, soit à un cnidoblaste, soit à un prolongement fibrillaire des cellules épithéliales. Il en correspond toujours plusieurs à chacun de ces éléments. Ce que Korotneff appelle la base elliptique du cil palpifère n'est très probablement que des portions de la membrane cuticulaire sur laquelle ces cils reposent. Cette cuticule ne s'étend pas comme une lame rigide et partout d'égale épaisseur sur la couche à cellules urticantes sous-jacentes. Elle se moule sur ces éléments et peut même être traversée par certains d'entre eux, les cnidoblastes, par exemple. Au point où l'extrémité externe légèrement élargie du prolongement fibrillaire des cellules épithéliales s'appuie contre la cuticule, cette dernière se renfle, devient un peu convexe, et comme elle est fortement colorée par le carmin-borax, elle prend l'apparence d'un noyau cellulaire. Cette apparence est encore renforcée par le fait que les cnidoblastes traversent la mince couche cuticulaire et font saillie à l'extérieur. Sur des coupes, la cuticule paraîtra ainsi brisée en autant de segments qu'il existe de nématocystes.

2° *Couche à cellules urticantes.* (Voir fig. 7, 8, 5 *c. u.*) C'est la plus importante de toutes celles des corpuscules marginaux par le nombre et la disposition de ses éléments. Elle représente la couche à cônes de Rötteken. Duncan y décrit trois espèces d'éléments capables de réfracter la lumière. Pour Hollard et Korotneff les cellules qui constituent cette couche ne sont que des nématocystes, et ces derniers sont semblables les uns aux autres. Pour Haime et les frères Hertwig les cellules urticantes sont de deux espèces, les unes brillantes, réfléchissant la lumière et ne laissant pas voir de cnidocil à leur intérieur, les autres renfermant un cnidocil enroulé en spirale. Dans les fig. 12 et 13 de la planche II de leur Mémoire sur les Actinies, figures qui sont passablement schématisées, du moins si on les compare aux coupes des chromatophores de l'*Actinia equina*, les frères Hertwig représentent les deux sortes de cnidoblastes et indiquent la manière dont ils sont groupés dans cette couche. Comme la description de ces savants ne concorde pas tout à fait avec mes préparations des corpuscules marginaux de l'*Actinia equina,* je signalerai au fur et à mesure les petites divergences que j'ai constatées. — Sur des coupes faiblement grossies, la couche à cellules urticantes offre l'aspect représenté dans les figures 5, 4 et 6. On dirait une série de petits bâtonnets brillants, réfléchissant la lumière et serrés les uns contre les autres. Ils occupent toute la circonférence de la partie renflée du corpuscule marginal et sont disposés en général perpendiculairement à la surface de ce dernier. Cependant, ces corpuscules étant plutôt piriformes que sphériques, les cellules urticantes ne sont

pas toujours perpendiculaires, surtout sur les parties latérales de ces organes; elles peuvent devenir assez fortement obliques et prendre une position presque tangentielle par rapport à la surface du chromatophore. Aussi dans plusieurs coupes, comme l'indique la fig. 2, par exemple, les cnidoblastes sont sectionnés transversalement. Ces éléments n'ont pas tous la même longueur, les plus petits se rencontrent près du pédoncule du corpuscule marginal, les plus grands dans la région où le revêtement ectodermique atteint son épaisseur maxima.

En étudiant à un fort grossissement, 500 à 1000 diamètres, des coupes fines de ces organes marginaux, on reconnaît aisément que la couche à cellules urticantes est formée par deux catégories d'éléments principaux : 1° des nématocystes dont le filament interne est facilement visible; 2° des nématocystes qui laissent difficilement apercevoir leur filament interne. (Voir fig. 7 et 8 *c. u.*) Ces deux espèces de formations se rencontrent en abondance dans cette couche. Elles alternent les unes avec les autres, mais cette alternance ne paraît pas très régulière. En moyenne, vers le sommet et les parties latérales du chromatophore, on compte, pour deux ou trois cnidoblastes sans filament interne bien visible, un et rarement deux nématocystes. En somme, les premiers, dont les parois sont plus épaisses, sont les éléments les plus nombreux de cette couche. Sur les coupes colorées au picro-carmin ou au carmin-borax, on distingue beaucoup mieux ces deux catégories de cellules urticantes que sur celles qui ont été traitées par l'acide osmique. Avec le picro-carmin, les cnidoblastes à parois épaisses prennent une coloration jaune, tandis que

les autres, à filament urticant bien visible, sont légèrement teintés en rose. Avec le carmin-borax, les premiers éléments restent incolores, tandis que les seconds sont colorés en rouge pâle. On peut très bien étudier les caractères des nématocystes à filament visible sur les coupes, mais il est bon de contrôler les résultats obtenus en isolant ces éléments par l'hypochlorite de soude : ils sont entourés par une mince enveloppe et leur filament urticant atteint une grande longueur. Il n'est pas pelotonné sur lui-même, mais enroulé en une spirale assez allongée, dont les tours de spire sont relativement serrés les uns contre les autres. Le nématocyste dans son ensemble est de forme ovalaire, il est un peu renflé à sa région médiane et est disposé perpendiculairement à la surface du corpuscule marginal. Par son extrémité externe il aboutit à la cuticule, qui se renfle et se soulève au point de contact. Il paraît traverser cette couche et venir faire saillie dans le revêtement ciliaire. L'extrémité interne du nématocyste est plus allongée que l'externe, et ses tours de spire deviennent plus étroits. En examinant ces nématocystes à un fort grossissement, on croit voir dans la spirale décrite par le fil urticant un filament rectiligne interne, déjà indiqué par Haime et Milne Edwards. En réalité, il n'existe point de filament central dans ces nématocystes : c'est une simple apparence due à des réfractions lumineuses, comme on peut s'en assurer sur des éléments urticants isolés, soit dans des coupes très minces, $^1/_{400}$ de millimètre, soit par corrosion avec l'hypochlorite de soude. Si nous comparons les nématocystes des corpuscules marginaux avec ceux des tentacules, on constate que les premiers ont une taille

plus considérable que les seconds; il y a, en outre, quelques petites différences dans la spirale formée par l'enroulement du fil urticant.

La seconde catégorie d'éléments urticants, que les frères Hertwig décrivent comme des capsules urticantes sans filament spiralé interne, ont une structure plus difficile à déterminer. (Voir fig. 8 *c. u.*) Ils sont allongés, à peu près cylindriques et se terminent par des extrémités arrondies. Ils ne se colorent pas au carmin-borax, deviennent bruns par l'acide osmique et jaunâtres par le picro-carmin. Ils sont brillants, réfléchissent la lumière assez vivement, ce qui rend leur observation au microscope très délicate, surtout quand ils sont isolés.

En étudiant des fragments de corpuscule marginal, corrodés par l'hypochlorite de soude, quelques-unes de ces cellules urticantes modifiées sont complétement dissociées et laissent voir leur structure. L'extrémité externe de ces éléments, celle qui est tournée contre la couche cuticulaire, n'a pas, comme le représentent les frères Hertwig, les mêmes caractères que l'extrémité interne. Elle est surmontée d'une pointe conique, qui traverse la cuticule et vient faire saillie à l'extérieur. (Voir fig. 8.) On peut parfaitement s'assurer de ce fait sur des coupes très fines, et sur quelques préparations on peut fort bien distinguer la pointe conique du cnidoblaste dépassant la membrane cuticulaire et entourée par les cils vibratiles. Elle est assez difficile à observer; il importe, pour en constater l'existence, d'employer de forts grossissements et d'étudier de bonnes préparations. Sur des coupes transversales de ces cellules urticantes modifiées on remarque que leur paroi est

épaisse et se détache sur le fond brillant et incolore de la coupe comme un cercle noirâtre. Il n'existe pas de fibres musculaires entourant le cnidoblaste, comme c'est le cas chez beaucoup de Coelentérés. L'intérieur de ces éléments ne laisse que difficilement voir, sur ces coupes transversales du moins, un filament enroulé en spirale; mais avec des immersions et suivant la manière dont on met au point, on reconnaît une ligne courbe qui se détache sur la section plus claire du nématocyste et qui représente une portion du filament urticant. Sur des cnidoblastes entiers et isolés, traités par l'hypochlorite de soude, on distingue un protoplasma finement granuleux et, dans certains cas, ces organes urticants présentent des stries transversales disposées un peu obliquement par rapport à l'axe longitudinal de l'élément (Voir fig. 8), et figurant une spire allongée. Ces cnidoblastes renferment donc aussi un filament urticant, malgré l'opinion contraire soutenue par les frères Hertwig. En étudiant des corpuscules marginaux d'individus vivants, on le constate facilement. Souvent il est complétement déroulé et atteint jusqu'à quatre à cinq fois la longueur du nématocyste lui-même. Ce filament est simple et ne présente pas de barbelures. L'extrémité interne de ces éléments urticants est arrondie et on remarque à leur base un noyau appartenant aux cellules épithéliales qui leur ont donné naissance ou cnidoblastes. Ces derniers paraissent envoyer un prolongement qui s'intercale entre les éléments de la couche sous-jacente.

A côté des nématocystes, cette couche présente en outre des prolongements des cellules épithéliales et des éléments glandulaires. Les premiers sont très

allongés en forme de filaments et se glissent entre les cnidoblastes jusqu'à la cuticule. Dans les fig. 4 et 10 de son travail sur les *Organes des sens des Actinies,* Korotneff représente des fibrilles qui aboutissent aux soies palpifères externes et sur le trajet desquelles se trouvent de petites cellules que cet auteur qualifie de nerveuses. Sur mes coupes, je n'ai jamais observé une disposition semblable. Comme je viens de le dire, les fibrilles de Korotneff ne sont que les prolongements en forme de filaments des cellules épithéliales; pendant leur trajet, ils n'entrent pas en relation avec des éléments cellulaires. Quant aux cellules glandulaires, elles sont ovalaires, allongées et assez volumineuses. Elles sont beaucoup moins abondantes au sommet des corpuscules marginaux que sur les parties latérales de ces derniers et viennent déboucher à l'extérieur par une extrémité un peu effilée.

En résumé, les éléments qui constituent la seconde couche des chromatophores sont : des nématocystes à filament urticant très visible; des nématocystes à parois épaisses et à filament interne moins visible. Entre ces éléments s'étendent des prolongements des cellules épithéliales sous-jacentes, ayant la forme de fibrilles, et des éléments glandulaires.

3° *Une couche de cellules épithéliales.* (Voir fig. 7 et 10, *c. ep.*) Celle-ci est essentiellement formée par des bandes généralement un peu fusiformes, qui suivent la direction des cnidoblastes, c'est-à-dire qu'elles sont à peu près perpendiculaires à la surface du corpuscule marginal. Elles ne sont jamais rectilignes, mais décrivent une courbe comparable à une sinusoïde peu marquée. La concavité de ces bandes épithéliales est toujours tournée dans le même sens,

de sorte que, vues à un grossissement faible, leur convexité paraît se mouler exactement sur la concavité des bandes précédentes, ce qui donne à l'ensemble de cette couche une disposition d'une régularité presque mathématique. A un grossissement plus fort cette régularité devient moins marquée. D'ordinaire la partie périphérique de cette couche est plus dense, plus serrée que la partie interne. Le protoplasma de ces cellules épithéliales allongées, fibrillaires, est parsemé de nombreuses granulations qui sont vivement colorées par le carmin-borax. Ces éléments ne paraissent pas être entourés par une membrane cellulaire proprement dite, on distingue seulement une fine couche protoplasmique enveloppant la masse interne granuleuse. On rencontre dans ces bandes épithéliales des corpuscules plus fortement colorés et qui représentent le noyau des cellules primitives. Il existe, en outre, de petites cellules assez rares, disséminées entre les bandes épithéliales et qui représentent des cellules ectodermiques non modifiées. Enfin, en certains points, ces éléments ont donné naissance à de véritables cellules glandulaires, celles-ci sont plus abondantes dans les parties latérales qu'au sommet même du corpuscule marginal. L'extrémité interne des cellules épithéliales s'amincit et se prolonge généralement en un filament comme l'extrémité externe, mais il est moins long.

4° *Une couche nerveuse.* (Voir fig. 7, 9, 10.) Nous avons vu que Korotneff considérait comme nerveux une partie des éléments appartenant à la couche épithéliale. Les frères Hertwig décrivirent les premiers le véritable tissu nerveux des corpuscules marginaux des Actinies. Dans les fig. 12 et 13 de la planche II

de leur Mémoire, ils ont représenté ce tissu comme une bandelette à structure fibrillaire, longeant le bord externe de la lame mésodermique. On peut se servir, pour étudier cette couche nerveuse, soit de coupes traitées par l'acide osmique, soit de coupes traitées par les réactifs indiqués dans la première partie de ce travail et colorés au carmin. Cette bandelette nerveuse se dessine alors en plus clair sur le fond rougeâtre de la préparation. On la distingue déjà à un grossissement de 250 à 300 diamètres. Elle est parallèle à la surface du corpuscule marginal et coupe donc transversalement les cellules épithéliales. Elle s'appuie presque sur le mésoderme, dont elle est séparée par une mince couche de fibres musculaires. Elle a une structure fibrillaire. Ces fibrilles paraissent être finement granuleuses. Sur son trajet, cette bande nerveuse présente de petites cellules ganglionnaires, desquelles partent de fins prolongements. (Voir fig, 10, *n. c. g.)* Ces derniers se mettent en relation avec ceux qui dépendent des cellules épithéliales. La couche nerveuse n'est pas partout également développée, elle l'est davantage vers le sommet et sur les parties latérales du chromatophore qu'à sa portion basilaire. Elle résulte d'une différenciation de la portion interne des éléments épithéliaux.

5° *Une couche musculaire.* (Voir fig. 7, 9, 10, *m. e. m.)* Entre la bandelette nerveuse et le mésoderme, on remarque, sur des coupes transversales, une série de petites fibres qui s'appliquent contre la lame mésodermique et qui sont identiques aux fibres musculaires répandues dans les autres parties du corps de l'Actinie. Elles sont assez fortement colorées par le

carmin-borax et sont disposées de la même manière que celles qui constituent la couche musculaire intra-mésodermique, indiquée par Rötteken et les frères Hertwig. Ces fibres dérivent de la couche à cellules épithéliales et elles sont perpendiculaires à l'axe longitudinal du chromatophore.

6° *Couche conjonctive.* Elle a déjà été suffisamment décrite pour qu'il soit nécessaire de m'y arrêter. Elle peut atteindre une assez grande épaisseur. Elle présente une structure fibrillaire dont les fibrilles sont irrégulières, plus ou moins serrées les unes contre les autres et constituent un réseau à mailles inégales. Cette couche est vivement colorée par le carmin-borax; cependant cette coloration n'est pas uniforme sur toute l'épaisseur du mésoderme. On y rencontre des noyaux cellulaires disséminés dans sa masse. (Voir fig. 7, 9, 6, 5 etc., *l. m.)*

7° *Une rangée de fibres musculaires.* Son existence a été niée par Hollard et Korotneff, affirmée par Rötteken et les Hertwig. On reconnaît facilement cette couche musculaire sur des préparations traitées par d'autres réactifs que l'acide osmique et colorées par le carmin. Elle dépend des cellules entodermiques et elle s'appuie contre le bord interne du mésoderme. Ces fibres sont généralement serrées les unes contre les autres, comme celles de la couche extra-mésodermique signalée plus haut; elles sont perpendiculaires à l'axe longitudinal du corpuscule marginal. (Voir fig. 9, *m. i. m.*)

8° *Cellules endothéliales.* Elles sont moins différenciées et surtout moins allongées que les cellules épithéliales. Elles ne sont pas disposées avec une

régularité aussi grande que ne l'indiquent Korotneff et les Hertwig. Une partie d'entre elles ont donné naissance à des éléments glandulaires moins développés que ceux de la couche épithéliale. Les autres ont conservé leurs caractères cellulaires. Les formations glandulaires viennent aboutir d'un côté à la membrane cuticulaire interne, de l'autre contre la couche musculaire sus-jacente. — Ces cellules endothéliales ne donnent pas naissance à des nématocystes. (Voir fig. 9, *en.*)

9° Intérieurement, la paroi du corpuscule marginal est limitée par une membrane cuticulaire qui, comme la cuticule externe correspondante, est fortement colorée par le carmin. Elle présente aussi un revêtement ciliaire, mais moins développé que celui de la membrane cuticulaire externe. Comme il n'existe point de cnidoblastes dans la couche entodermique, la cuticule interne est plus uniforme, plus lisse que l'externe. (Voir fig. 9, *c. int.*)

CONCLUSIONS

III

Quelles sont maintenant les conclusions que nous pouvons tirer de l'étude histologique des corpuscules marginaux ? Doit-on les considérer comme des organes des sens, ou ne représentent-ils que des boutons urticants, comparables aux aconties de certaines Actinies ? Nous avons vu que les chromatophores ont une structure histologique assez complexe, que la couche ectodermique est très développée, très différenciée,

et qu'à côté des deux sortes de nématocystes décrits plus haut, elle présente des cellules glandulaires, des éléments nerveux, des cellules épithéliales et probablement enfin une rangée de fines fibres musculaires. Les cellules épithéliales sont en relation d'un côté par leur extrémité externe avec la membrane cuticulaire, de l'autre par leur extrémité interne avec la couche nerveuse qui est relativement bien développée et montre dans son épaisseur de petites cellules ganglionnaires. Il est incontestable, d'après ce que nous venons de voir, que le caractère essentiel des corpuscules marginaux consiste dans la présence d'un nombre considérable de cnidoblastes. Ils représentent donc avant tout de véritables batteries urticantes. L'idée de Rötteken et de Duncan, d'après laquelle les chromatophores représenteraient des organes visuels proprement dits doit être complétement abandonnée. Il est certain que nous ne sommes point ici en présence d'un organe des sens bien déterminé et que l'on ne peut comparer les chromatophores des Actinies aux corps marginaux des Méduses, corps dont les fonctions visuelles et auditives sont parfaitement caractérisées. Mais doit-on pour cela leur refuser tout rôle sensoriel? cela me paraît fort discutable. D'après leur structure histologique, tout ébranlement se produisant dans le milieu ambiant doit se faire sentir sur le revêtement ciliaire de la cuticule et se transmettre par les cellules épithéliales jusqu'aux éléments de la couche nerveuse. Nous avons donc dans ces corpuscules marginaux toutes les conditions voulues pour remplir des fonctions tactiles. A ce sujet, il est intéressant de comparer la structure des chromatophores à celle de la portion terminale des tentacules.

Dans l'*Actinia equina*, où les corpuscules marginaux sont abondants et bien développés, les tentacules sont relativement courts et leur couche à nématocystes peu épaisse. Dans l'*Anthea cereus*, où les chromatophores sont moins volumineux, les tentacules sont longs et la couche à nématocystes de leur portion terminale présente les mêmes deux espèces d'éléments urticants que l'*Actinia equina*. La structure histologique de l'extrémité tentaculaire de l'*Anthea cereus* diffère très peu de celle des chromatophores de l'*Actinia equina*, et comme dans la première espèce on ne peut refuser aux tentacules des fonctions sensorielles générales, on est en droit, vu la similitude de structure, de doter les corpuscules marginaux de fonctions semblables. Ce rôle sensoriel est sans aucun doute secondaire et subordonné à celui d'organes offensifs que jouent principalement les chromatophores des Actinies.

EXPLICATION DES FIGURES

p. ep. = prolongements fibrillaires des cellules épithéliales.
c. ep. = couche à cellules épithéliales.
c. n. = couche à nématocystes.
c. ex. = cuticule externe avec revêtement ciliaire.
c. in. = cuticule interne avec revêtement ciliaire.
c. u. = capsules urticantes.
co. m. = corpuscule marginal.
c. g. = cellules nerveuses ganglionnaires.
n. = couche nerveuse.
en. = entoderme.
d. = diverticule tégumentaire.
g. = cellules glandulaires.
l. m. = lame mésodermique.
m. e. m. = couche musculaire extra-mésodermique.
m. i. m. = couche musculaire intra-mésodermique.

Fig. 1. Coupe transversale, vue à un faible grossissement, de la portion basilaire d'un corpuscule marginal.

Fig. 2. Autre coupe du même corpuscule, prise un peu plus haut que la précédente, et montrant la couche ectodermique qui commence à s'épaissir et à se différencier.

Fig. 3. Coupe transversale d'un corpuscule montrant des replis de l'ectoderme.

Fig. 4. Coupe longitudinale d'un corpuscule marginal et d'un diverticule tégumentaire.

Fig. 5. Coupe longitudinale montrant la structure histologique générale d'un corpuscule et un repli ectodermique médian.

Fig. 6. Coupe transversale faisant voir la séparation qui existe très souvent entre l'ectoderme et le mésoderme. On remarque de plus dans cette figure une sorte de sac mésodermique se rattachant à la lame de soutien et flottant dans la cavité du chromatophore.

Fig. 7. Portion d'un corpuscule marginal indiquant la structure histologique de cet organe. La couche à capsules urticantes a été dessinée à un grossissement plus fort que le reste, pour bien faire saisir les rapports qui unissent ses éléments.

Fig. 8. Forme générale des capsules urticantes. Une de celles-ci, isolée par l'hypochlorite de soude, laissant voir un protoplasme interne granuleux et une striation transversale représentant un filament spiralé.

Fig. 9. Coupe montrant la structure de la partie interne d'un corpuscule marginal, depuis les cellules épithéliales jusqu'à l'entoderme.

Fig. 10. Coupe indiquant, à un fort grossissement, les rapports existant entre les cellules épithéliales et la couche nerveuse. Dans cette dernière, qui est un peu schématisée, on remarque les cellules ganglionnaires auxquelles les prolongements épithéliaux internes viennent aboutir.

Fig. 1.

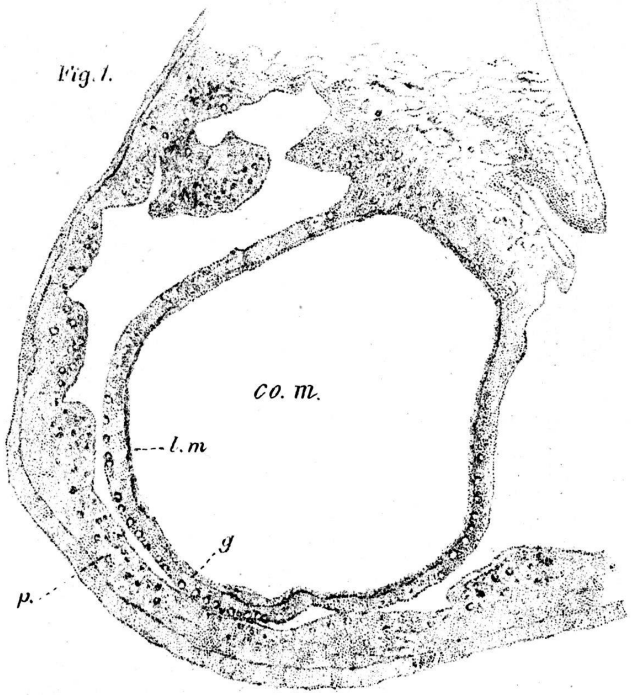


Fig. 6.

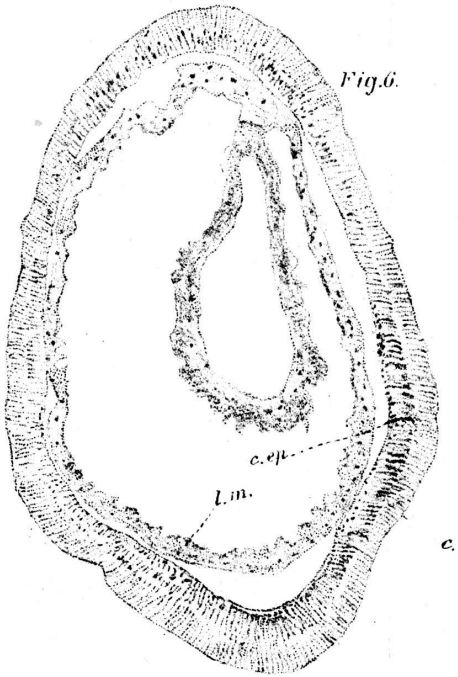
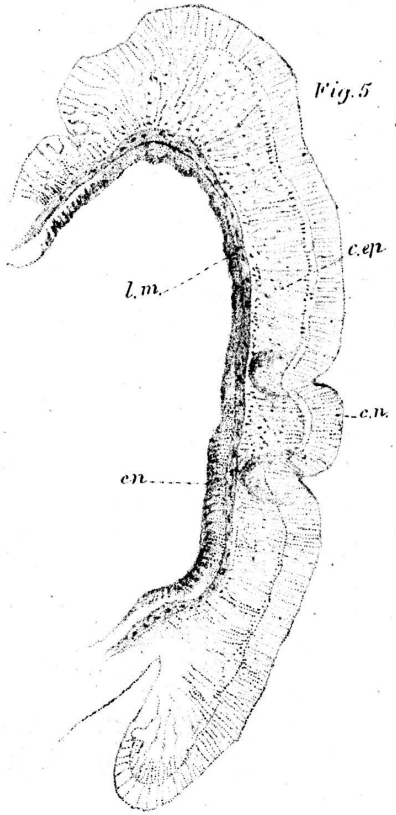


Fig. 5



c. n

Fig. 7.

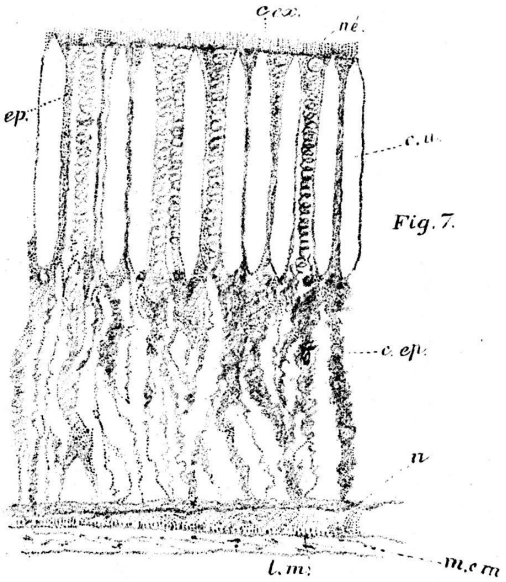


Fig. 4.

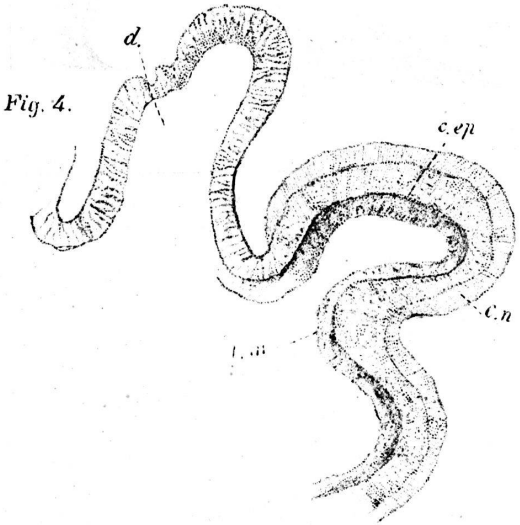


Fig. 2.

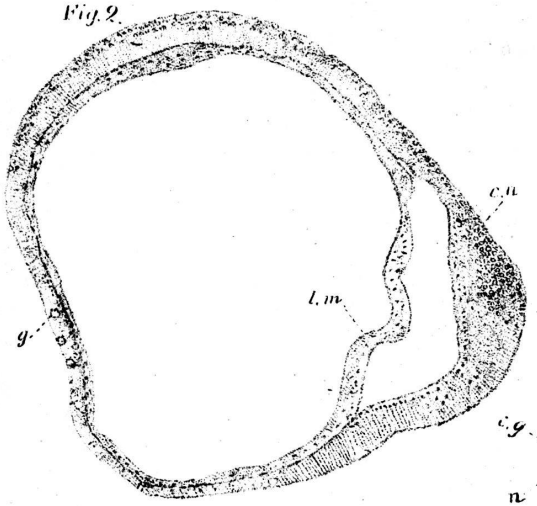
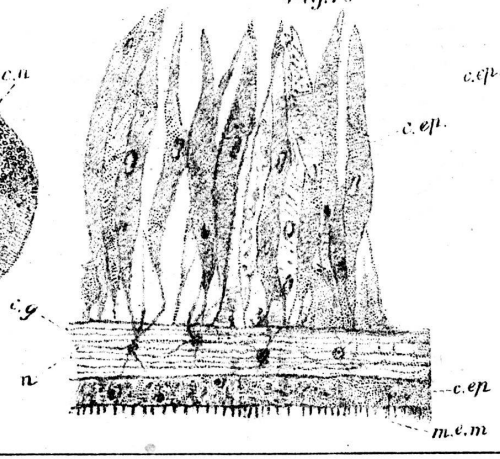


Fig. 10



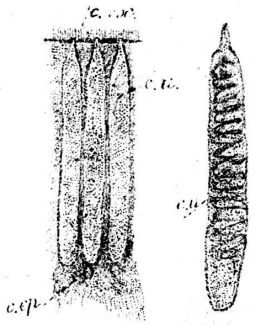


Fig. 8.

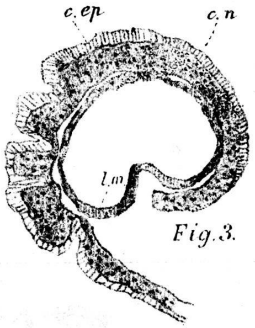
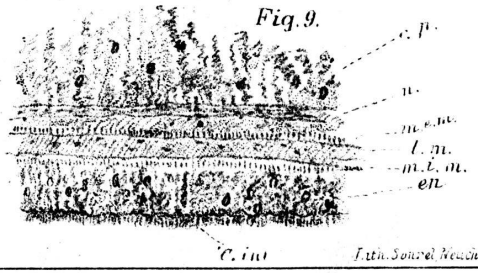


Fig. 3.

Fig. 9.



B. del.

Lith. Sonrel Neuchâtel.