

**Des phaneres chez les vertebres et de leurs tissus producteurs / par Ed. Retterer.**

**Contributors**

Retterer, Edouard, 1851-1934.  
Augustus Long Health Sciences Library

**Publication/Creation**

[Paris] : G. Masson, 1887.

**Persistent URL**

<https://wellcomecollection.org/works/df5xfkcs>

**License and attribution**

This material has been provided by This material has been provided by the Augustus C. Long Health Sciences Library at Columbia University and Columbia University Libraries/Information Services, through the Medical Heritage Library. The original may be consulted at the the Augustus C. Long Health Sciences Library at Columbia University and Columbia University. where the originals may be consulted.

This work has been identified as being free of known restrictions under copyright law, including all related and neighbouring rights and is being made available under the Creative Commons, Public Domain Mark.

You can copy, modify, distribute and perform the work, even for commercial purposes, without asking permission.

**wellcome  
collection**

Wellcome Collection  
183 Euston Road  
London NW1 2BE UK  
T +44 (0)20 7611 8722  
E [library@wellcomecollection.org](mailto:library@wellcomecollection.org)  
<https://wellcomecollection.org>

COLUMBIA LIBRARIES OFFSITE  
HEALTH SCIENCES STANDARD



HX00066265

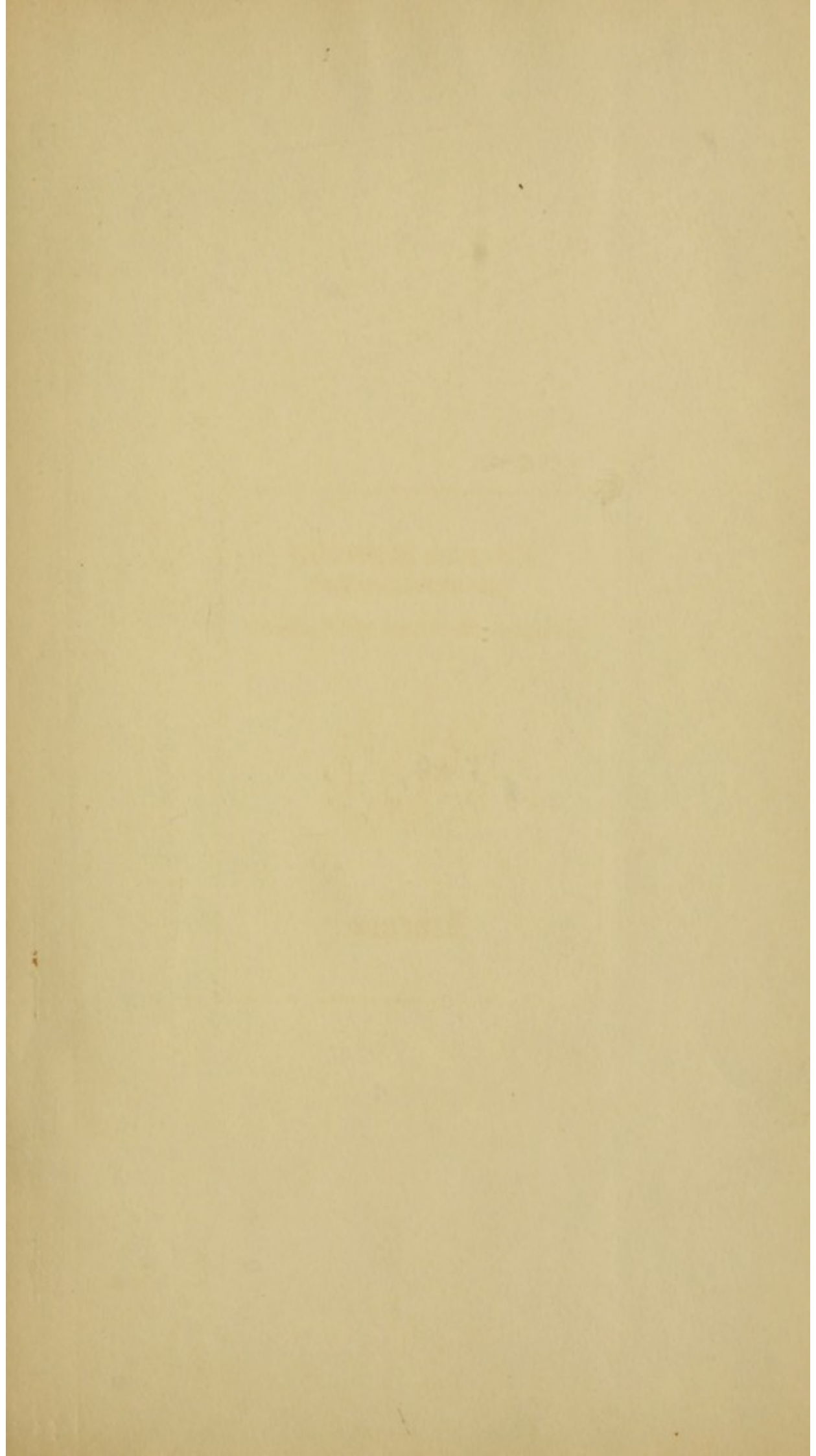
**RECAP**

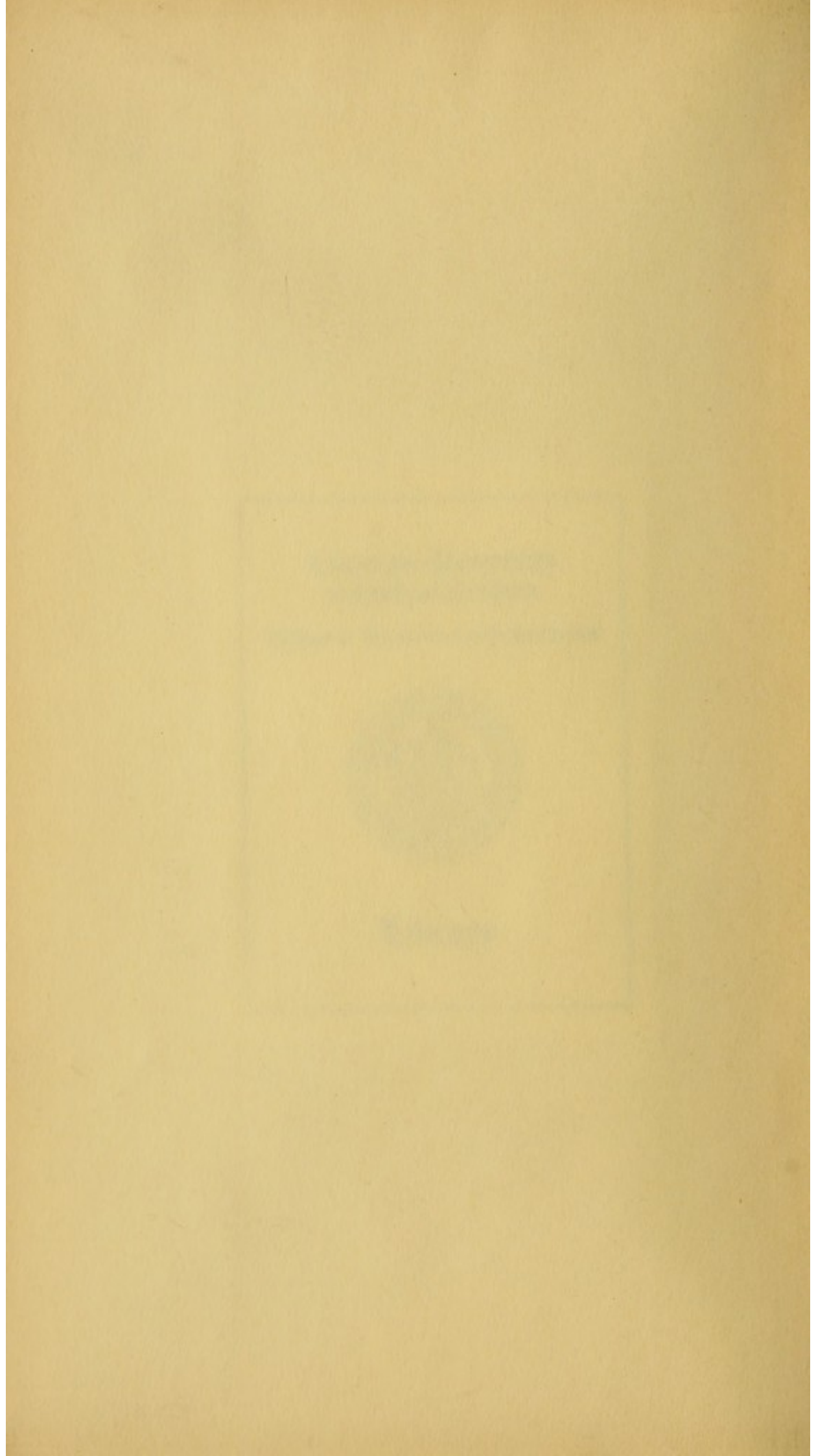
*Reprints*

**Columbia University**  
**in the City of New York**  
**College of Physicians and Surgeons**

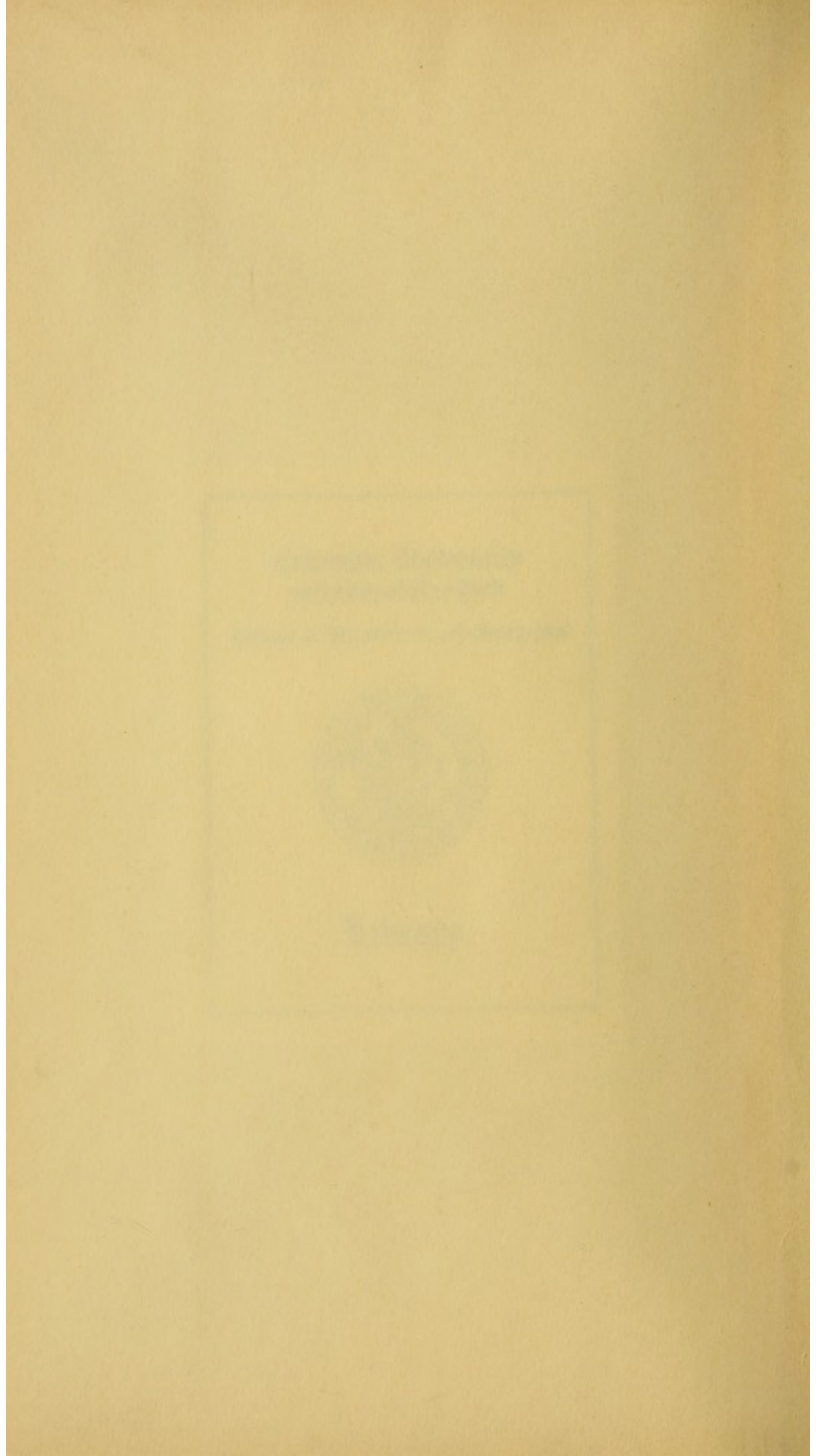


**Library**





E. Retterer



E. Retter





BIBLIOTHÈQUE  
DE L'ÉCOLE DES HAUTES ÉTUDES

SECTION DES SCIENCES NATURELLES

TOME XXXIII

ARTICLE N° 3

---

DES PHANÈRES

CHEZ LES VERTÉBRÉS

ET DE LEURS TISSUS PRODUCTEURS

PAR

**Ed. RETTERER**

---

LABORATOIRE D'HISTOLOGIE, DIRIGÉ PAR M. MATHIAS DUVAL

PARIS

**G. MASSON, ÉDITEUR**

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de Médecine

1887

80  
88

DE L'ÉCOLE NATIONALE DES HAUTES ÉTUDES

737  
1887

# DES PHANÉRES

CHEZ LES VERTÉBRÉS

ET DE LEURS TISSUS PRODUCTEURS

PAR M. RATTIER

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

1887

# DES PHANÈRES

CHEZ LES VERTÉBRÉS

ET DE LEURS TISSUS PRODUCTEURS

Par M. Ed. RETTERER.

## I

### HISTORIQUE ET DÉFINITION DU SUJET

Les anciens anatomistes, en décrivant la peau des Vertébrés, se contentaient généralement de dire que les poils étaient propres aux Mammifères comme les plumes aux Oiseaux, les écailles aux Reptiles et aux Poissons. Ils insistaient peu sur les ressemblances de développement et de structure intime de ces organes accessoires des téguments.

Cependant les exceptions qui survenaient dans un groupe naturel les frappaient davantage.

Le revêtement cutané lisse et sans poils des Cétacés, par exemple, rappelait à Buffon et à Meckel la nudité de beaucoup de Reptiles, de Poissons, d'Invertébrés. Les piquants de plusieurs Mammifères, particulièrement des Porcs-épics, figuraient des indices imparfaits de plumes. L'endurcissement partiel de ce système, sous la condition de boucliers, chez les Tatous, d'écailles, chez les Pangolins (Manis) était, d'une part, à leurs yeux, une analogie avec les Reptiles, les Poissons, les Crustacés et les Insectes; la ressemblance des plumes des Autruches avec le poil était, d'autre part, un point de rapprochement avec les Mammifères.

Meckel était encore à considérer les écailles des Poissons comme des dépendances de l'épiderme. A un autre point de

vue, on avait signalé le développement plus considérable chez les mâles, de certaines productions inhérentes au système cutané ; il suffit de citer les poils, les cornes et les dents, qui acquièrent, dans certaines régions des animaux mâles, des dimensions plus fortes que sur les femelles de la même espèce. Ajoutons enfin que Meckel (*Ann. comp.*, t. IX, p. 611, traduct. franç., 1838) insiste sur l'exagération de développement que présentent les poils de toute la peau chez le Cheval hongre ; l'accroissement en longueur et la diminution en épaisseur des cornes du Bœuf, du Bouc coupé ; la faiblesse des défenses du Sanglier coupé, etc.

En France, il parut au commencement de ce siècle plusieurs travaux très importants sur ces questions : l'*Histoire naturelle des Poissons*, par G. Cuvier ; la *Structure et le Développement des plumes*, par Fréd. Cuvier ; *De la structure et de la génération des plumes*, par Dutrochet, etc. Dans ses *Leçons d'anatomie comparée*, Cuvier réunit dans un même chapitre l'étude de ces diverses parties annexées à la peau, ainsi que celle des cornes, des ongles, des écailles, aussi bien des Mammifères et des Oiseaux que des Reptiles et des Poissons.

Duvernoy ajoute, dans une note de l'*Anatomie comparée* de Cuvier (2<sup>e</sup> édit., t. III, p. 666, 1845), « qu'il pénètre (dans la base de l'aiguillon de la Raie bouclée) des vaisseaux qui y vivifient un noyau pulpeux très semblable à celui d'une dent. Rien n'indique mieux la véritable nature des écailles... La composition chimique des Écailles a la plus grande ressemblance avec celle des os et des dents. »

Bichat venait de fonder, à la fin du siècle dernier, une science nouvelle, en montrant que les muscles, les nerfs, les cartilages, les *parties similaires*, en un mot, de l'organisme se présentaient dans les divers appareils, sous la même forme, avec les mêmes propriétés et les mêmes caractères généraux. Au point de vue restreint où nous nous plaçons (puisque nous ne nous occuperons que de certaines productions de l'appareil tégumentaire des Vertébrés), de Blainville a inauguré un peu plus tard une ère nouvelle en anatomie comparée, en

cherchant à rattacher, de par le siège et les usages, une série d'organes qui, malgré leur forme et leur constitution variables, sont des formations *analogues*. Bien qu'ignorant leur développement, de Blainville a eu la gloire de mettre en lumière et d'établir sur une base solide les analogies qui existent entre les diverses formations apparentes qui se développent sur la peau des Ostéozoaires. « De Blainville, dit M. H. Milne-Edwards (*Rapport sur les progrès des sciences zoologiques*, p. 126, 1867), se plaçant à des points de vue nouveaux habilement choisis, saisissait souvent entre les choses des relations que ses devanciers n'avaient pas aperçues. »

Il ne se borne plus à faire une énumération et une description purement anatomique de ces productions ; il met en relief leurs similitudes et leurs dissemblances en cherchant à en pénétrer les causes prochaines ; il étudie à fond et compare entre eux les *poils*, les *piquants*, les *cornes*, les *écailles*, les *ongles*, les *griffes*, les *sabots*, chez les Mammifères ; les *plumes*, les *ongles*, l'*éperon* et le *bec* chez les Oiseaux ; les *écailles* chez les Reptiles et les Poissons. Ces parties accessoires ou de perfectionnement de l'enveloppe extérieure des animaux sont désignées par l'auteur (*Organisation des animaux*, t. I, p. 36, 1822) sous le nom de *phanères*. Il les oppose à une autre catégorie d'organes qu'il appelle *cryptes*, qui sont plus ou moins profondément situés et qui sont des organes folliculaires dans lesquels la partie sécrétée est versée sous forme plus ou moins liquide et de nature très différente, à la surface de l'enveloppe de l'animal.

Un *phanère* (*φανερός*, *évident*, *manifeste*) est, selon de Blainville, également un organe folliculaire, mais dans lequel la partie produite ou excrétée est solide, calcaire ou cornée, de forme variable et reste constamment à la surface de l'animal, de manière à être toujours visible.

« Un *phanère*, continue de Blainville, considéré d'une manière générale, se compose de deux choses parfaitement distinctes (en le comparant au *crypte* dont nous n'avons pas à nous occuper ici) : 1° la partie essentielle, vivante, produc-

trice, interne ; 2° la partie accidentelle, morte, produite ou externe : l'une est le bulbe et l'autre la partie évidente du phanère ou le poil.

« Le bulbe d'un phanère toujours situé plus ou moins profondément, quelquefois même sous le derme, est composé : 1° d'une première enveloppe extérieure, fibreuse, qui lui donne sa forme, et qui est percée à ses deux extrémités ; par l'un de ses orifices toujours interne, arrivent les vaisseaux et les nerfs en proportion variable qui doivent animer ou sécréter ; 2° d'une seconde enveloppe vasculaire formée par les ramifications plus ou moins nombreuses, plus ou moins serrées des vaisseaux artériels et veineux qui sont entrés par l'orifice postérieur de la première enveloppe ; 3° d'une troisième partie quelquefois encore disposée en enveloppe ou en membrane et formée par le système nerveux qui a traversé les autres membranes pour pénétrer dans le bulbe.

« L'intérieur de ce bulbe est rempli par une matière plus ou moins pulpeuse, produite évidemment par le système vasculaire du bulbe, mais vivante et sensible, du moins tant qu'elle reçoit des vaisseaux et des nerfs et, par conséquent, en continuité avec le reste de l'organisation.

« C'est cette pulpe qui produit ou excrète de sa superficie la partie morte ou externe du phanère, celle qui lui a mérité ce nom, parce que dans le très grand nombre des cas elle est extérieure et visible.

« C'est par des modifications conséquentes avec sa fonction qu'un phanère peut produire un organe des sens plus perfectionné ; ou bien un organe offensif ou un instrument mécanique lorsqu'il deviendra ce que nous nommerons une dent, ou bien un organe simplement protecteur, défensif ou offensif, lorsqu'il formera un poil ou une plume ordinaire, une corne, etc. »

Nous avons tenu à reproduire le texte de l'anatomiste qui, le premier, a saisi les analogies de forme et de constitution, ainsi que la ressemblance fonctionnelle que présentent les poils, les plumes, les dents, etc. Un grand nombre des con-

ceptions de l'auteur des *Principes de l'anatomie comparée* se sont vérifiées et, comme nous tâcherons de le préciser plus loin, s'étendent non seulement aux Vertébrés les plus élevés, mais aux Reptiles et aux Poissons. Hâtons-nous d'ajouter toutefois que certaines assimilations de de Blainville n'ont pas été conservées dans la suite : c'est ainsi qu'il rangeait à tort les bulbes oculaire et auditif dans la même catégorie que les organes que nous avons cités plus haut.

Quelle est la nature du *bulbe*? De Blainville dit, dans sa *Physiologie générale et comparée*, t. I, p. 401, 1829, qu'il n'a pas pu connaître la composition chimique de cette substance, qu'il nomme *phanérine*, ni l'examiner assez complètement au microscope, pour pouvoir noter les particularités qu'elle pourrait présenter. C'est, selon lui, une matière demi-fluide, qu'on trouve dans les bulbes dentaire, pennaire et capillaire. « Elle offre partout essentiellement la même disposition : c'est toujours une matière pulpeuse posée dans les mailles d'un tissu cellulaire très fin et en rapport avec un système de filets nerveux et de vaisseaux sanguins très nombreux.

« Dans le bulbe des dents et dans celui des plumes, qui sont les seuls où l'on puisse rencontrer une assez grande quantité de phanérine pour l'observer, on trouve que cette substance est semi-transparente, incolore ou légèrement rosée, d'une consistance sub-gélatineuse, sensiblement plus grande que celle de la vitrine. »

Bien qu'à l'époque où vivait de Blainville, les procédés de recherches ne lui eussent pas permis de se rendre un compte exact de la constitution et du mode de genèse des divers produits phanéreux, ce puissant esprit n'en put pas moins rapprocher un grand nombre d'organes semblables, en se fondant sur la composition de leur substance. Il se base, par exemple, sur la présence de la matière cornée (*cératine* ou *cornéine*, *op. cit.*, t. III, p. 290), pour faire rentrer dans le même groupe d'organes les *parties productrices* de l'épiderme, les *poils*, les *ongles* chez les Mammifères; les *plumes*, l'*enveloppe des mâchoires*, les *ergots* chez les Oiseaux; les *écailles cornées*



chez les Reptiles, etc. En décrivant plus loin la partie inorganique du phanère dentaire ou *odontéine*, il établit les analogies entre les dents et certaines productions implantées sur la peau, telles que les aiguillons qu'on trouve sur le dos de la Raie. Sans connaître le développement des dents et la participation de l'ectoderme à ce processus, il place les dents sur le même rang que les produits cornés : « C'est qu'on a remarqué des cas pathologiques dans lesquels ces organes et les cheveux tombaient simultanément. »

Ces conceptions de de Blainville sont remarquables à divers points de vue. Mais c'est bien plus tard que l'école anatomique a pu apporter des preuves en leur faveur.

Ch. Robin, le premier, il y a une trentaine d'années, a inauguré la période des recherches anatomiques précises, et il a prouvé l'exactitude des déductions de de Blainville.

Il a soumis à l'examen microscopique les bulbes dentaires, pileux, etc., et il a vu que la phanérine de de Blainville était réellement composée d'éléments anatomiques réunis par une forte proportion de substance amorphe. Les caractères de ces éléments lui ont semblé être ceux du tissu lamineux jeune, mais les parties accessoires imprègnent un cachet tellement spécial aux tissus constituant le bulbe (1) des dents et des poils, qu'il a cru devoir imposer le nom de *tissu phanérophore* ou *phanérogène* (φορός, qui porte; γεννᾶν, engendrer) à cette variété de tissu conjonctif (*Programme du cours d'histologie*, 1864).

« Ce tissu est composé d'une substance amorphe finement granuleuse, parsemée d'un très grand nombre de petits noyaux ovoïdes régulièrement espacés, qui forme la partie fondamentale des bulbes pileux, plumeux et dentaires. Les vaisseaux et les nerfs ne s'y développent que lorsqu'ils acquièrent un assez grand volume. Dans celui des dents, il se produit chez l'adulte

(1) Les anciens anatomistes ont confondu sous le nom de *bulbe* toute l'extrémité profonde des poils, des plumes, etc. Aujourd'hui on réserve la dénomination de *bulbe* à la portion ectodermique ou bouton du poil, et on désigne la portion mésodermique et vasculaire par l'expression *papille*.

des concrétions calcaires, arrondies, mamelonnées. Ce tissu devient le point de départ de tumeurs, observées surtout à la mâchoire inférieure, prises ordinairement pour des tumeurs fibreuses. On en distingue deux variétés principales, selon qu'elles ne renferment pas ou presque pas de concrétions calcaires, mamelonnées ou qu'elles en contiennent assez pour prendre une teinte jaunâtre opaque et un état finement grenu. Elles distendent et amincissent les maxillaires avant de faire saillie hors des loges alvéolaires. C'est surtout chez les jeunes sujets qu'on les observe. » (Ch. Robin, *loc. cit.*)

Voici la classification des organes phanérophores que propose Ch. Robin :

*Système phanérophore ou phanérogène* : 1° follicules et bulbes dentaires, des aiguillons des Sélaciens, etc. ; 2° follicules et bulbes pileux et plumeux ; 3° matrice des piquants ; 4° organes premiers analogues des Articulés et des Annélides.

Ces dernières années, il a ajouté le tissu qui constitue les papilles du derme dont la composition se rapproche, sous tant de rapports, des tissus précédents. Toutes les saillies des choriions dermo-papillaires rentrent, par suite, dans le système phanérophore.

Pouchet et Tourneux (*Histolog.*, p. 498) décrivent de la façon suivante le tissu phanérophore sur un embryon de veau de 35 centimètres de long. « Il se compose principalement de corps fibro-plastiques et de matière amorphe. Celle-ci est relativement abondante. Des cellules sont séparées par une distance égale à deux ou trois fois environ le grand diamètre de leur noyau. Cette substance amorphe est très granuleuse, ce qui la distingue de celle du tissu lamineux normal. Les cellules ont également un aspect particulier. Elles sont de forme très irrégulière, présentant de larges prolongements ou des gibbosités d'où l'on peut voir partir un nombre considérable de prolongements très fins et très courts, formant sur certaines parties de la cellule comme un chevelu. Le corps cellulaire est finement granuleux. Le noyau est volu-

mineux, granuleux; il est de plus irrégulier, souvent incurvé, lobé, etc. Il présente deux ou trois granulations foncées. »

Ce court exposé historique nous indique que le tissu phanérophore se présente dans certains organes pendant la plus grande partie de l'existence comme du tissu conjonctif jeune. Mais il n'en est pas toujours ainsi surtout si l'on considère la série des Vertébrés et un grand nombre de formations de la peau qui, à plusieurs titres, rentrent dans le groupe des phanères. Ceux-ci présentent, en effet, autant de variétés qu'il y a de conditions extérieures diverses dans lesquelles se trouvent placés les êtres organisés. Les auteurs que nous venons de citer n'ont envisagé que le tissu producteur d'une partie des phanères, dans lesquels celui-ci reste à l'état de tissu incomplètement développé. Nous verrons par la suite que le tissu phanérophore débute partout sous la forme d'éléments arrondis ou de tissu embryoplastique, mais qu'il est susceptible d'évoluer dans des sens bien différents, selon le phanère que l'on considère.

Les anatomistes, d'une part, ont suivi la voie de de Blainville et ont dirigé leurs investigations vers les portions apparentes et produites des phanères; les embryologistes et les histologistes, d'autre part, se sont contentés de signaler les analogies de composition intime d'un certain nombre de papilles. Mais l'étude comparative des tissus producteurs des phanères et des diverses phases qu'ils parcourent a peu occupé les uns et les autres. Cependant, comme les papilles en représentent l'élément vital par excellence, ils méritent à bien des égards de fixer notre attention.

L'embryologie a suffisamment démontré que l'ectoderme des divers Vertébrés commence par apparaître sous une ou plusieurs couches cellulaires absolument identiques. Mais, selon les conditions d'existence dans lesquelles évoluent ces êtres, la membrane tégumentaire, semblable à l'origine, subit une série de modifications variables selon les circonstances extérieures. Le point de départ est le même, mais les formations épidermiques diffèrent de nature et de configuration.

Néanmoins nous pouvons, avec de Blainville, les regarder comme des organes homologues. Pour ne citer qu'un exemple, les poils et les plumes ont une origine, une évolution et une composition identiques dans toutes leurs parties. Remarquons, en outre, que ces phénomènes sont en relation intime avec une peau plus ou moins mince, élastique et mobile sur les parties sous-jacentes. On leur trouve annexée une série d'autres formations (glandes sébacées, sudoripares) que de Blainville décrivait sous le nom de *crypte*, parce qu'elles restent cachées dans l'intérieur des téguments.

N'y a-t-il pas d'exceptions dans les Vertébrés supérieurs? Nous savons que certains Mammifères, tels que les Cétacés, quoique respirant l'air en nature, sont confinés, de par leur organisation, dans le milieu aquatique. Aussi verrons-nous des changements notables survenir non seulement dans les phanères tégumentaires, qui disparaissent sur la presque totalité de leur corps, mais dans la composition chimique et structurale des couches épidermiques.

Si des téguments secs et recouverts d'une couche subcornée, comme nous l'observons dans les Mammifères aériens, nous passons au revêtement plus mou, et plus ou moins humecté de mucus, de la cavité buccale, nous assistons à une modification singulière des phanères. Sans insister, pour le moment, sur les papilles cornées et les fanons, nous retrouverons dans les dents les parties homologues du poil ou de la plume avec des variations notables dans le volume, dans la consistance et dans l'évolution du tissu phanérophore d'un côté, du tissu ectodermique de l'autre. Ce dernier ne s'accumule plus en longues trainées, mais, par contre, il produit un revêtement d'une dureté remarquable. Le tissu phanérophore ne reste pas en entier à l'état de tissu conjonctif richement pourvu de vaisseaux; ses éléments superficiels parcourent des stades analogues à ceux du tissu conjonctif quand il est destiné à servir de substance ou de soutien. Au lieu d'ostéoblastes et de substance osseuse, il élabore des odontoblastes et une substance fondamentale, la dentine ou l'ivoire, que les propriétés

physiques et chimiques rapprochent tellement de la substance osseuse.

Si nous insistons sur les dents, sur les ressemblances et les dissemblances que ces phanères présentent avec les poils, c'est pour faire ressortir les conditions de milieu si opposées dans lesquelles se trouve la muqueuse buccale quand on la compare à la peau. Cependant nous savons que l'une et l'autre sont tapissées d'un revêtement ectodermique de même origine et d'un chorion de texture semblable. Il est plus que probable que sous l'influence de ce changement de milieu, les involutions ectodermiques, d'un côté, et les modifications corrélatives des couches choriales, de l'autre, concourent à une évolution différente du tissu phanérophore et de la partie produite.

En admettant la variabilité des phanères selon les conditions de milieu des tissus, nous serons amené à faire certains rapprochements entre des organes qui, au premier abord, semblent bien éloignés l'un de l'autre. Comme nous le verrons, de Blainville n'a pas osé faire rentrer les écailles des poissons, par exemple, dans le groupe des phanères. En effet, ces deux produits cutanés paraissent être, à première vue, tout ce qu'il y a de plus disparate en ce qui concerne leur développement et leur structure. Mais, si nous tenons compte du milieu aquatique dans lequel se trouve exposée leur enveloppe, et si nous comparons les phases de développement et la texture ultime des dents des Mammifères d'une part, et des écailles de beaucoup de Poissons d'autre part, nous trouverons une telle similitude entre ces produits que nous pouvons hardiment mettre les édifications dermiques des Poissons à côté des phanères.

L'embryologie nous enseigne également que tous les Vertébrés sont pourvus, dans certains stades de leur existence embryonnaire ou fœtale, d'un revêtement constitué par une enveloppe dermique lisse, composée de tissu conjonctif embryonnaire et d'un ectoderme ne présentant que quelques assises d'éléments analogues à ceux du corps muqueux de

Malpighi. En poursuivant, chez les divers Vertébrés, les phases évolutives de ces deux membranes, aussi bien sur la surface du corps que dans la cavité buccale, nous verrons les édifications cutanées varier non seulement selon le groupe animal, mais encore selon la région du corps. Les causes prochaines qui amèneront ces variations seront toujours en relation intime avec les conditions extérieures, qui coexistent chez les uns avec la présence de poils, chez les autres avec l'apparition de plumes ou de scutelles, chez d'autres encore avec celle d'écaillés cornées ou de productions analogues à des dents.

La méthode naturelle consisterait donc à décrire l'enveloppe tégumentaire, *ab ovo*, de noter pas à pas les changements qui se succèdent, depuis l'origine des feuilletts blastodermiques jusqu'à la constitution des productions diverses qu'on observe chez les divers Vertébrés. Mais nous nous exposerions ainsi à des longueurs et à des répétitions incessantes. En rapprochant certains groupes d'animaux, voisins par l'organisation ou exposés à des influences à peu près identiques, nous aurons l'avantage de mieux saisir les grands traits qui unissent les divers phanères. Nous avons déjà fait remarquer que l'ectoderme de l'embryon est constitué par des cellules molles, identiques aux cellules profondes du corps de Malpighi chez l'adulte ; tant qu'il se trouve dans les eaux de l'amnios, la couche superficielle épidermique n'est pas semblable comme caractères physiques et chimiques à celle de l'enfant et de l'adulte ; ce sont des cellules plus souples, non kératinisées encore, c'est ce qu'on a décrit sous le nom d'*epitrichium*. Nous retrouvons cet état de l'ectoderme chez nombre d'animaux inférieurs vivant dans l'eau (Poissons et certains Amphibiens). Dans ces conditions, il n'y a pas de couche cornée, mais on constate, au contraire, à la surface de l'épiderme une formation *cuticulaire*, amorphe selon les uns, formée d'éléments cellulaires selon les autres (*membrane sculptée*) : elle sert à garantir l'animal contre l'influence du milieu ambiant.

D'autres Amphibiens, vivant soit dans l'eau, soit dans l'air,

nous offrent un épiderme dont l'état d'organisation est déjà plus parfait au point de vue de la résistance à l'évaporation. C'est ainsi que nous savons, d'après Pfitzner (*Die Epidermis der Amphibien Morph.*, Jahrb. 1880), que l'épiderme chez la Salamandre se compose d'un *corps muqueux* à plusieurs assises cellulaires et d'une *couche cornée* dont les éléments constituent une rangée unique. Ces éléments résultent de la kératinisation des cellules profondes. Ils n'ont que des attributs mécaniques, comme la couche cornée de l'épiderme des Vertébrés supérieurs. D'après Leydig, le *Pleurodeles Waltlii* est pourvu également d'une assise cornée unique. La Grenouille est dans le même cas.

Ces faits nous permettent de penser que la couche cornée épidermique apparaît aussi bien chez les embryons de Mammifères, d'Oiseaux, de Reptiles que chez les Amphibiens nus dès que l'animal est exposé à l'évaporation dans un milieu sec. La couche cornée est donc le premier terme des organes protecteurs ou défensifs du système tégumentaire. Son étude rentre, par conséquent, dans la catégorie des productions diverses qui sont sous la dépendance de la peau. Nous insisterons seulement sur l'appareil papillaire, à cause des similitudes de textures des papilles de la peau avec l'organe nourricier des autres phanères. Déjà de Blainville a fait à ce sujet les observations les plus judicieuses, quand il a parlé du rôle de l'enveloppe tégumentaire.

Chez les Ostéozoaires (*Vertébrés*), dit de Blainville (*op. cit.*, p. 50), la peau est restée bornée à ses deux usages principaux : celui de garantir l'animal de l'action nuisible des corps extérieurs et celui de les apercevoir. Elle peut être à la fois un organe des sens et un organe défensif, ce qui rentre réellement dans la même catégorie. Mais, en général, ces deux dispositions sont en rapport inverse. Lorsque l'une est très prononcée, l'autre l'est peu et *vice versa*. On conçoit, en effet, comment la nature a dû quelquefois sacrifier la sensibilité à la sûreté, lorsque l'animal, par ses organes locomoteurs, ne pouvait se soustraire à quelque poursuite ennemie ?

Nous sommes donc obligé de considérer le tissu phanéro-  
phore à l'état de sa plus grande simplicité, tel qu'on le trouve  
dans la peau de l'homme et des Mammifères. Cet examen  
nous montrera qu'il peut exister sans kératinisation véritable  
chez certains Mammifères aquatiques. A un degré plus élevé,  
nous verrons le tissu phanérogène constituer des organes proé-  
minents et les assises épidermiques sus-jacentes constituer  
des instruments mécaniques. Sous ce rapport, les *papilles  
cornées*, les *fanons*, etc., des Mammifères d'un côté, le *bec  
corné* et le *gésier* des oiseaux se trouvent être des phanères  
homologues, puisque, comme nous le verrons, ils offrent une  
parité de nature, de développement et de rapports, d'un groupe  
animal à l'autre.

Par des modifications différentes de l'ectoderme et du mé-  
soderme, la peau produit des phanères plus perfectionnés au  
point de vue de la sensibilité et de la protection ou de la dé-  
fense. Ce groupe comprendra les *ongles*, les *griffes*, les *sabots*,  
les *cornes*, l'*éperon* de certains Oiseaux, etc. Les *écailles*  
des Oiseaux et des Reptiles forment une catégorie analogue.  
Ensuite l'enveloppe tégumentaire peut devenir, à la suite de  
processus plus compliqués, tels que la pénétration de l'ecto-  
derme dans le mésoderme, le point de départ d'organes pro-  
fonds, venant faire saillie au dehors.

C'est principalement à la kératinisation des éléments  
ectodermiques que les phanères que nous venons de citer  
doivent la propriété de s'opposer à l'influence de certains  
agents atmosphériques (évaporation), et de protéger l'être  
contre les injures mécaniques. Ici le tissu mésodermique,  
phanérogène, a essentiellement un rôle nutritif, offensif ou  
défensif.

Mais il existe d'autres phanères, très répandus chez les  
Mammifères, les Reptiles, les Amphibiens et les Poissons : ce  
sont les dents ; ils apparaissent dans un milieu habituellement  
humide, la cavité buccale, et ont un développement analogue  
à celui des poils et des plumes. Mais, fait important à noter,  
nous voyons, outre l'ectoderme, le mésoderme participer à



la constitution du phanère, dont l'attribut est principalement mécanique.

Enfin nous remarquons également que certains Vertébrés inférieurs, qui restent confinés dans le milieu aquatique, ont l'enveloppe tégumentaire plus ou moins garnie de productions dont l'évolution et la composition rappellent en tous points celles des dents. Chez eux l'ectoderme et le mésoderme sont encore en jeu dans la formation de ces phanères. Enfin chez la plupart des autres Poissons il n'y a plus que le mésoderme qui prenne part à la production des organes tégumentaires (écailles) qui les protègent contre les injures extérieures.

Nous continuerons donc, avec de Blainville, à comprendre dans une dénomination générale les organes protecteurs de l'enveloppe extérieure ou de chorions dermo-papillaires des animaux. Nous désignerons, sous le nom de *phanères*, tous les organes de perfectionnement, *offensifs* ou *défensifs*, dans lesquels la partie produite solide, calcaire, cornée ou osseuse vient faire saillie à la surface, soit de téguments, soit de certaines portions de l'appareil digestif.

Nous commencerons cette étude par l'examen du tissu phanérophore à l'état de plus grande simplicité, et nous la poursuivrons chez les Vertébrés seulement, de manière à mettre en évidence les modifications de ce tissu, au fur et à mesure que les phanères deviennent plus compliqués dans leur évolution et leur constitution. Enfin nous insisterons sur un autre ordre de faits que les études embryologiques ont parfaitement établis aujourd'hui, nous voulons parler de la parité d'origine et de développement qui lie étroitement entre eux les divers organes phanéreux et qui permet en même temps de mieux saisir leurs analogies et leurs dissemblances.

## II

TISSU PHANÉROPHORE DES MEMBRANES TÉGUMENTAIRES  
ET CHORIO-PAPILLAIRES

La surface dermique de la peau constitue une couche spéciale, la *couche papillaire* formée d'un tissu à caractères particuliers se rapprochant de celui qui compose les papilles des poils, des plumes, des dents. C'est le tissu *phanérophore* des papilles ; il est essentiellement constitué par des cellules conjonctives arrondies possédant un faible corps cellulaire. Il est traversé par des fibres conjonctives très fines, mais la masse principale résulte de la présence d'éléments cellulaires (embryoplastiques et fibroplastiques). On peut considérer chaque papille comme un prolongement du derme, mais dans laquelle le tissu lamineux a acquis une évolution moindre que dans les couches profondes de la peau.

Les papilles sont abondamment pourvues de vaisseaux sanguins : « Les coupes verticales de peau de la face palmaire permettent de reconnaître (après injection préalable) dans chaque papille une veine centrale qui, avant d'atteindre le sommet, se termine par un cul-de-sac arrondi ou légèrement conique. Cette veine est quelquefois accompagnée d'un seul capillaire qui la longe ou qui décrit autour d'elle des tours de spire plus ou moins nombreux et qui vient se jeter dans un cul-de-sac terminal après avoir formé une anse dont la convexité atteint le sommet de la papille. (Ranvier, *Technique*, p. 880.)

Les papilles de la peau restent [constituées pendant toute l'existence par un tissu conjonctif plus lâche, continuant à renfermer de nombreuses cellules embryoplastiques et fibroplastiques. Cependant les divers éléments du derme et le réseau élastique, en particulier, s'étendent jusqu'à l'intérieur de la papille sous forme de fibrilles de plus en plus déliées à mesure qu'elles s'approchent du sommet de l'organe.

L'évolution de la peau chez l'homme et les Mammifères nous rend suffisamment compte de ce fait; elle nous montre, en effet, que les saillies du derme se développent aux dépens des couches superficielles de cette membrane et se présentent pendant toute l'existence sous forme d'un tissu conjonctif plus jeune que les couches profondes.

Wilson (*Beitrag zur Entwicklung der Haut des Menschen*, in *Embryol. Institut Wien*, 1880) a examiné des embryons humains de divers âges, dans le but d'observer le développement des papilles de la peau. Les embryons de 3 à 4 centimètres de long ont le derme composé de tissu lamineux embryonnaire. Sa face externe est complètement lisse. Sur un embryon de 9 centimètres, la peau des doigts présente déjà une série de saillies papilliformes. Les couches profondes du derme sont constituées par du tissu conjonctif à l'état de corps fibro-plastiques, d'où partent de nombreuses fibres lamineuses. Ici les vaisseaux sont déjà abondants. La portion superficielle du derme, y compris les papilles, n'est formée que d'éléments embryoplastiques sans traces de capillaires.

Ces observations nous permettent de nous faire une idée non seulement de l'évolution des papilles, mais encore du mode suivant lequel se fait l'augmentation en épaisseur du derme. Celui-ci commence à offrir le passage des éléments embryoplastiques à l'état de corps fibro-plastiques et ensuite de faisceaux de tissu conjonctif, dans ses assises profondes. A cette époque, les parties superficielles ne sont constituées encore que par du tissu conjonctif embryonnaire. C'est donc aux dépens de celui-ci que se fait l'épaississement du derme, ainsi que la production des papilles. Le revêtement épidermique n'intervient donc en rien dans l'apparition des inégalités du derme; il faut en rechercher la cause prochaine dans la croissance du tissu conjonctif de la peau.

Le fait qui nous montrera de la façon la plus évidente que les papilles ont partout la même constitution, qu'il y ait production ou non de tissu corné, c'est l'examen de la peau des Cétacés. On sait que ces Mammifères ont la plus grande partie

du revêtement cutané absolument dépourvue de poils. On n'en aperçoit que quelques-uns au bout du museau. Ce que l'épiderme de ces animaux présente de plus remarquable, c'est son épaisseur considérable (3 à 4 millimètres) et le peu de couches cellulaires superficielles à propriétés subcornées. Toutes les assises cellulaires offrent, en effet, des réactions analogues à celles du corps muqueux de Malpighi chez l'homme et les Mammifères aériens. Les papilles et les espaces interpapillaires sont filiformes et ont une longueur moyenne de 1 millimètre et une épaisseur de 0<sup>mm</sup>,06.

En l'absence de véritable couche cornée et de phanères, quelle est la constitution de ces papilles? En commençant par le derme, on voit que celui-ci est constitué par une trame essentiellement fibreuse et élastique. Les faisceaux conjonctifs ont un diamètre de 0<sup>mm</sup>,015 à 0<sup>mm</sup>,02 de diamètre et déterminent en s'entre-croisant un réseau à larges mailles remplies par du tissu adipeux. Le réticulum élastique accompagne non seulement les travées conjonctives, mais se continue au travers des amas graisseux. C'est seulement à une distance de 0<sup>mm</sup>,06 des espaces interpapillaires, que le derme se montre dépourvu de cellules adipeuses et forme à ce niveau une lame continue, reliée aux couches profondes par des tractus fibreux perpendiculaires et par des fibres élastiques d'une extrême richesse. Toutes ces parties ainsi constituées par du tissu connectif complètement développé, à aspect fibreux, pauvre en éléments cellulaires, se prolongent à partir de ce niveau en conservant la même texture, dans les longues papilles dont nous avons donné les dimensions plus haut. La seule différence essentielle consiste dans une vascularité plus grande des papilles et dans l'abondance de plus en plus notable de cellules embryoplastiques et surtout fibro-plastiques, au fur et à mesure qu'on s'approche du sommet de la papille. En d'autres termes, la base et la portion inférieure de la papille présentent du tissu conjonctif arrivé au même degré d'évolution que le derme, offrant la même richesse de fibres élastiques, tandis que la portion superficielle et le sommet de la papille montrent du

tissu lamineux à un stade de développement de plus en plus jeune. Ceci confirme en tous points les résultats auxquels nous sommes arrivé chez les Mammifères dont les téguments sont abondamment pourvus de poils, à savoir que le tissu phanérophore n'est pas un tissu spécial, mais que tout phanère doit son évolution et sa configuration au mode particulier selon lequel l'ectoderme et le mésoderme se sont arrangés et disposés l'un vis-à-vis de l'autre. La forme de l'involution ectodermique commande la configuration et l'évolution ultérieure du tissu phanérophore. Mais, en tout cas, celui-ci n'est qu'une portion modifiée des assises superficielles du derme. L'examen de la peau du Dauphin et du Marsouin *adultes* dépourvue de phanère nous a montré que les papilles de la peau sont constituées par le même tissu phanérophore que chez les autres Mammifères. Si nous comparons la peau d'un *fœtus de Dauphin à terme* à ce que nous venons de décrire, nous verrons que la loi d'évolution est partout la même. Le derme a déjà une épaisseur de plusieurs millimètres et une partie superficielle épaisse de 1 millimètre environ n'est pas encore envahie par la graisse. Cependant les travées fibreuses et le réseau élastique sont pleinement développés. L'épiderme a déjà une épaisseur de 0<sup>mm</sup>,5 en moyenne, et les papilles, ainsi que les espaces interpapillaires, sont hauts de 0<sup>mm</sup>,250. La base seule des papilles est occupée par du tissu conjonctif à aspect fasciculé, tandis que le corps papillaire ainsi que le sommet ne sont constitués que par des éléments embryoplastiques et fibro-plastiques. Ceux qui occupent l'axe de l'organe montrent un corps cellulaire à courts prolongements, mais ceux qui forment la portion périphérique se présentent sous forme d'éléments arrondis, pourvus d'un noyau de 0<sup>mm</sup>,005 à 0<sup>mm</sup>,006 et d'un corps cellulaire de 0<sup>mm</sup>,001 à peine. Sur les coupes colorées au picrocarmine, les noyaux teints énergiquement en rouge forment des amas analogues à ceux d'un bourgeon charnu.

Sur les autres Cétacés, les phénomènes sont plus nets encore : c'est ainsi que chez le *Balænoptera Sibbaldii*, l'épiderme est épais de 5 millimètres. Leydig et Max Weber y décrivent une

couche cornée très mince. Les éléments qui la forment ne fixent plus les matières colorantes.

Les poils ne se développent dans les Cétacés que sur la peau du maxillaire supérieur et sur la lèvre inférieure. Max Weber en figure un : il provenait de la lèvre inférieure d'un fœtus de *Balænoptera rostrata*, qui atteint 95 centimètres de long. Il présentait la conformation d'un poil tactile : la papille était peu développée, et le follicule pileux laissait distinguer deux couches entre lesquelles on observait un sinus sanguin dont les espaces étaient gorgés de sang.

Le derme de ces Cétacés adultes (*Balænoptera Sibbaldii*) est épais de 12 centimètres dans la région du maxillaire supérieur, mais il l'est moins sur les autres parties du corps. Les papilles sont énormes et renferment des vaisseaux sanguins prodigieusement longs.

D'autres Mammifères vivant habituellement dans l'eau offrent des particularités identiques, caractérisées par la rareté des poils et l'épaisseur de la peau. Max Weber (*Studien über Säugethiere*, Iéna, 1886) fait remarquer que l'épiderme de l'Hippopotame est épais de 1<sup>mm</sup>,5 à 2 millimètres. Les poils sont peu nombreux. En raison de ces deux faits, les papilles sont énormément développées, comme c'est le cas chez les Cétacés. Elles sont d'une longueur de 2<sup>mm</sup>,22 et renferment des pelotons vasculaires. Le rôle des papilles, selon l'auteur, consisterait à développer une plus grande surface pour les vaisseaux, qui arrivent ainsi à nourrir plus facilement l'épiderme.

Outre les papilles ordinaires, nous trouvons chez les Mammifères certaines portions de la peau et certaines muqueuses pourvues de productions dont la partie dermique n'est qu'une modification spéciale du derme et du chorion. Nous signalerons, en premier lieu, les papilles cornées qui garnissent la langue des Ruminants, de plusieurs Carnivores, etc., celles qui arment la partie libre du pénis du chat.

H. Milne Edwards (*Physiol. et Anat. comparées*, t. VI, p. 101) a, le premier, distingué dans l'armure buccale des

Vertébrés, les *dents* proprement dites et les *odontoïdes*. Ces dernières sont des papilles dermiques revêtues d'un étui saillant et possédant la consistance de la corne. Il divise les odontoïdes en *odontoïdes papillaires*, en *fanons* et en *thécorhynque*. Les odontoïdes papillaires se rencontrent chez le Lion, le Chat, certaines Chauves-souris et le Porc-épic. Le thécorhynque (θήκη, étui; ῥύγχος, bec) est l'espèce d'étui corné qui garnit les mandibules des Oiseaux, de l'Ornithorhynque et de la plupart des Chéloniens. Nous reparlerons plus loin de cette dernière formation.

Ce sont des *édifications papillaires*, que J. Renaut (*Annales de dermatol. et de syphilographie*, 2<sup>e</sup> série, 1880) décrit chez les divers animaux et l'homme. « L'odontoïde ne diffère du poil que parce que cette première production se montre à la surface de la peau, tandis que la seconde prend son origine à un certain point de la profondeur du derme... Ces odontoïdes sont pour ainsi dire des poils cornés exposés. La bouche des Ruminants et des Félins en est garnie de telle façon qu'elles deviennent de véritables annexes de la mastication chez les animaux. Les papilles dentiformes qui garnissent la bouche des Cyclostomes, celles des Salamandres sont constituées de la même façon. Il en est de même des dents de certains Sauriens qui, pour être implantées sur les maxillaires, ne sont cependant au fond que des productions odontoïdales uniquement formées par l'ectoderme corné, disposées librement à la surface des papilles saillantes à l'extérieur.

« L'homme ne possède pas normalement de productions odontoïdales vraies, mais, dans certains cas morbides, son tégument devient le siège de productions tout à fait analogues à ces dernières. Dans la dermite végétante désignée par mon maître, M. Hardy, sous le nom de lichen hypertrophique (eczéma papilliforme de Bazin), on voit les papilles adventices de la peau de la jambe, par exemple, se coiffer de longs étuis cornés tout à fait analogues à ceux qui surmontent les odontoïdes vraies, et que M. Baretta a reproduites dans l'un des plus beaux moulages du musée de l'hôpital Saint-Louis. J'ai con-

staté dès 1869, l'identité de structure qui existe entre ces papilles cornées et les odontoïdes de la langue et des parois buccales du Chat et des autres Félins. Sans le secours des considérations générales d'anatomie comparée, l'homologie de pareilles productions avec les formes normales ne saurait être établie. » (Renaut, *op. cit.*, p. 479 et 480.)

On voit, par ce qui précède, que les odontoïdes ne sont autre chose que des papilles énormes coiffées d'un revêtement épidermique dont les éléments présentent peu à peu de la consistance et les caractères de la substance cornée. On retrouve ces productions dans les régions les plus diverses. C'est ce que nous montrera l'exemple suivant.

Le pénis chez les Chats est terminé par un gland conique d'une longueur de 5 millimètres à 1 centimètre, dont l'axe renferme un os comme on le voit chez beaucoup de Carnassiers. La masse du gland est constituée par du tissu fibreux riche en fibres élastiques. Le tout est revêtu d'un épiderme épais de 0<sup>mm</sup>,100 à 0<sup>mm</sup>,120 et rappelant celui des muqueuses buccale et œsophagienne. La portion superficielle du derme est hérissée d'une multitude de papilles longues de 0<sup>mm</sup>,030 en moyenne. Le corps papillaire est composé d'un tissu conjonctif à éléments fibro-plastiques et parcouru par un réseau élastique des plus fins et des plus élégants. Mais ce qu'on voit de distance en distance de plus remarquable sur le pénis, c'est la présence d'une série d'*odontoïdes*, qui ne sont autre chose que certaines de ces papilles énormément développées. Elles ont la forme d'épines coniques, à sommet pointu et dirigé vers la base du gland. Leur hauteur est en moyenne de 0<sup>mm</sup>,360, leur base implantée sur le derme est large de 0<sup>mm</sup>,240, et leur sommet n'a qu'un diamètre de 0<sup>mm</sup>,02 à 0<sup>mm</sup>,03. Leur centre est occupé par une papille énorme, coiffée d'un corps muqueux de 0<sup>mm</sup>,01 à 0<sup>mm</sup>,02. Ce dernier est revêtu lui-même d'une couche cornée rappelant par sa consistance et ses réactions la substance unguéale. Elle atteint une épaisseur de 0<sup>mm</sup>,03 et les éléments laissent aisément reconnaître un noyau comme la couche cornée de l'ongle ou des cornes des Ruminants.



La papille de cette formation cornée est très intéressante au point de vue qui nous occupe; en effet, nous voyons se développer ici de la substance cornée, alors que l'organe est soustrait naturellement aux influences du milieu extérieur, à la dessiccation principalement. La constitution du tissu phanérophore de ces odontoïdes est en rapport, en effet, avec celle de la portion ectodermique. La papille se montre composée d'un tissu ferme, résultant de la présence de cellules fibroplastiques étoilées et fusiformes, dont les prolongements s'anastomosent et se continuent à la base avec le tissu fibreux du gland. Les fibres élastiques pénètrent également en abondance dans le corps papillaire. Les cellules conjonctives de ce dernier possèdent un noyau de  $0^{\text{mm}},005$  à  $0^{\text{mm}},006$ , et un corps cellulaire de  $0^{\text{mm}},002$  à  $0^{\text{mm}},003$ . Celui-ci émet de tous côtés des prolongements, qui, en s'entre-croisant et en s'anastomosant avec leurs voisins, donnent à tout le corps papillaire un aspect fasciculé très prononcé.

Si nous comparons à ces épines cornées du pénis du chat les odontoïdes cornées de la bouche des Ruminants, des Carnassiers, nous constatons entre elles une complète analogie. Sur le Chat adulte, par exemple, la face dorsale de la langue est hérissée de véritables pointes dures, longues de 1 à 2 millimètres. La constitution est la même que celle des épines du pénis. Le centre contient une papille conique haute de 1 millimètre, revêtue de tous côtés d'une couche muqueuse de Malpighi de  $0^{\text{mm}},450$  et d'une couche cornée de  $0^{\text{mm}},150$  également. Cette dernière forme, à elle seule, la pointe terminale, longue de  $0^{\text{mm}},7$  à  $0^{\text{mm}},8$ . Comme dans la substance cornée unguéale, les noyaux y sont apparents et se colorent en rouge sous l'influence du picrocarmin, alors que le corps cellulaire prend la teinte jaune propre à la couche cornée unguéale. Le tissu phanérophore de la papille est constitué par du tissu conjonctif, dans lequel prédominent les éléments fibro-plastiques. Les fibres élastiques du chorion se continuent jusqu'au sommet du corps papillaire sous forme d'un réseau à mailles allongées et serrées.

Les papilles coniques de la langue des Ruminants rentrent dans la même catégorie.

La muqueuse de la voûte palatine des Ruminants et des Carnivores présente des reliefs transversaux également garnis de productions cornées. Voici ce qu'on remarque, par exemple, sur la partie antérieure de la voûte palatine d'un jeune Chat âgé de deux mois ; la surface est hérissée d'une série de huit à douze crêtes plus ou moins transversales. Elles partent de chaque côté de l'arcade dentaire pour gagner obliquement la ligne médiane, où elles se réunissent à angle plus ou moins aigu à celles du côté opposé, de façon que la crête figure un arc à concavité postérieure. Chaque crête offre trois séries parallèles et transversales de petites papilles. Implantées sur la muqueuse palatine, elles ont la pointe obliquement dirigée en arrière. Quelle est la constitution de la muqueuse palatine ? Les coupes montrent que le chorion manque de glandes et est formé de faisceaux de tissu conjonctif dans la portion profonde, tandis que la portion superficielle, épaisse de  $0^{\text{mm}},240$ , est riche en éléments fibro-plastiques, dont les fibres déterminent en s'anastomosant un réseau fibreux très serré. La surface du chorion est ondulée dans l'intervalle des crêtes, sans qu'on puisse regarder ces irrégularités comme de véritables papilles. L'épithélium, à ce niveau, est formé d'un corps muqueux épais de  $0^{\text{mm}},240$  et d'une couche cornée de  $0^{\text{mm}},06$ . Nous n'avons pas à insister sur les détails de cet épithélium, sauf à noter les noyaux bien apparents dans la couche cornée. Si nous considérons maintenant les crêtes, nous voyons qu'elles résultent d'un simple plissement de la muqueuse ; celle-ci se présente sur une coupe verticale, comme une saillie haute de  $0^{\text{mm}},300$  environ, large de  $0^{\text{mm}},240$  à sa base et de  $0^{\text{mm}},120$  vers son sommet. L'épithélium qui la recouvre n'est que la continuation de celui qui se trouve dans leurs intervalles et offre la même composition.

Ces papilles cornées de la langue et de la voûte palatine servent chez les Ruminants et les Carnivores, dans une certaine mesure, à la préhension et à la mastication des aliments.

Ici ce sont des organes accessoires, mais chez certains Cétacés nous les voyons se transformer en organes exclusifs de la préhension et remplacer les dents. Nous voulons parler des *fanons* des Baleines.

Les fanons sont des lames cornées, fixées par l'un de leurs bords sur les portions latérales du maxillaire supérieur. Ils occupent ainsi la voûte palatine sans arriver jusqu'à la ligne médiane. On voit les fanons former ainsi deux masses, une de chaque côté du maxillaire, et descendre vers la mâchoire inférieure comme des dents de peigne.

Quelle est la constitution et l'origine de ces lames cornées?

Si l'on considère la voûte palatine servant d'insertion aux fanons, on remarque à leur base une substance grisâtre qui remplit tout l'espace se trouvant entre l'insertion de deux fanons voisins (*substance intermédiaire*, *gum* de Scoresby et des baleiniers, *substance subéroïde* de Delage).

Les lames cornées des fanons sont également composées de deux substances, l'une périphérique, l'autre interne (cette dernière formée de tubes cornés). Ce sont les extrémités libres de ces tubes cornés qui produisent les franges et le chevelu qu'on observe sur le bord interne de chaque lame du fanon. Les tubes cornés sont renfermés partout, sauf sur le bord interne, dans une masse cornée compacte. Celle-ci pénètre plus profondément que les tubes cornés dans la substance intermédiaire. Par suite, le fanon se trouve creusé à sa base, d'une cavité centrale remplie par du tissu conjonctif. Eschricht a comparé cette saillie de tissu conjonctif à une papille dentaire et l'a appelée *germe de fanon* (Bartenkeime). Ces saillies ont une forme aplatie, lamellaire (plaques conjonctives) et supportent à leur bord libre une série de *papilles filiformes*, dont chacune va gagner l'intérieur d'un tube corné. Elles sont tellement allongées, qu'Eschricht et Reinhardt estiment que, sur le Mégaptère, elles arrivent à mi-hauteur du fanon.

Chez le *Balænoptera Sibbaldii*, en particulier, les tubes cornés sont constitués par un tissu dont les éléments ressemblent en tous points à l'écorce des poils ordinaires et

figurent des cellules cornées, aplaties, disposées concentriquement, sans noyau apparent. Les granulations pigmentaires y sont très abondantes. Vers l'extrémité libre ou distale, la partie centrale des tubes est occupée par une substance médullaire.

Ces particularités de structure rapprochent les fanons de la corne du Rhinocéros, sauf cette différence que chez ce dernier ces tubes sont réunis jusqu'au bout par une substance compacte.

Chez les *Balænoptera Sibbaldii*, les papilles s'étendent dans le fanon au delà de la moitié de sa longueur. La hauteur des papilles varie de 14 à 15 centimètres sur le plus petit fanon. Elles sont formées de tissu conjonctif; à partir de la base, elles s'amincissent jusqu'à l'extrémité, dont le bord est pourvu de feuillets semblables aux crêtes unguéales chez l'homme. Ces papilles sont traversées par de gros vaisseaux qui se résolvent en un réseau capillaire vers la périphérie.

Tycho Tullberg (*Bau u. Entwicklung der Barten bei Balænoptera Sibbaldii*, in *Acta nova regiae societatis scientiarum Upseliensis*, 3<sup>e</sup> série, p. 41, 1883) pense que les papilles s'atrophient à leur sommet dès qu'elles ont atteint une hauteur déterminée. Nous reviendrons à la même question, que nous allons résoudre par la négative au sujet des poils et des plumes. C'est ainsi que Gegenbaur (*Anat. comparée*, p. 742) pense également que le sommet des papilles (prolongement de la matrice mésodermique) deviendrait par transformation la moelle centrale du tube corné. Mais il est infiniment probable qu'ici, comme dans les poils et les plumes, la moelle centrale est d'origine ectodermique, c'est-à-dire qu'elle résulte tout simplement de l'évolution des couches épidermiques qui recouvrent immédiatement le sommet des papilles.

Longtemps on a regardé les *fanons* comme une sécrétion de la muqueuse buccale, de la même façon qu'on considérait les ongles comme une exsudation de la peau. « Les fanons, dit Schuster (p. 363, t. VIII), dans la traduction française de Meckel (*Anat. comparée*, 1883) sont les lames cornées qui

servent de dents aux *baleines*; ils sont produits par les plis de la gencive qui sécrètent leur substance, et sur lesquels ils se moulent. Les crins qui composent les fanons sont sécrétés par une sorte de pulpe qui est logée dans la base du fanon. Les lames extérieures paraissent provenir de la substance moins colorée, plus molle, qui occupe la base du fanon. Des portions distinctes des côtés parallèles de la gencive ont pour fonction de sécréter cette dernière substance. »

Aujourd'hui on sait que les fanons sont des produits épidermiques analogues à la substance cornée des ongles et des formations identiques. Il est, en effet, aisé de se rendre compte de la constitution du chevelu (espèce de crins cornés qu'on trouve sur le bord interne du plateau du fanon) : les tubes cornés se forment comme dans la corne du sabot autour des filaments des papilles; mais ces papilles sont d'une longueur considérable, la substance intertubulaire ou intermédiaire ne peut suffire pour combler les intervalles, et c'est ainsi que les tubes cornés deviennent libres et constituent les prolongements cornés sous forme de poils. Tycho Tullberg admet une destruction progressive de la substance intertubulaire ou intermédiaire pour expliquer la mise en liberté des tubes cornés. Mais ceci n'est pas nécessaire. L'indépendance des tubes cornés à partir d'un certain niveau de leur longueur est pour moi une conséquence de l'énorme allongement des papilles, qui est la cause prochaine de l'évolution spéciale du tube corné. Celui-ci, d'abord englobé dans la couche intertubulaire commune, continue à persister alors que l'autre tombe déjà par desquamation. Un fait qui prouve combien cette explication est plus probable, c'est que le calibre des tubes cornés est d'autant plus grand que les papilles qui les supportent sont plus larges.

En résumé, la première ébauche des fanons consiste dans un épaissement (bourrelet) de la muqueuse palatine et dans un allongement de ses papilles. Peu à peu le tissu conjonctif se dispose en crête ou feuillets surmontés de papilles coniques. Celles-ci affectent une disposition transversale, se

confondent insensiblement par la base et produisent ainsi les plaques transversales. Sur les bords de ces dernières, les papilles s'allongent, s'aplatissent, et l'épithélium qui les coiffe prend alors la forme de tubes cornés.

Eschricht a montré que le nombre de fanons chez un *Balæna mysticetus* nouveau-né est égal à celui de l'adulte. Les plaques ou feuilletts conjonctifs supportant les papilles sont en moyenne au nombre de 240. Les fanons croissent pendant toute l'existence, mais, en dedans des anciens, il paraît s'en développer de nouveaux vers la ligne médiane.

*Développement des fanons.* — Les embryons de *Balaenoptera Sibbaldii*, longs de 1<sup>m</sup>,2, ne montrent aucune trace de fanon. Un autre, long de 3 mètres, présente des rudiments de fanon sous forme d'épaississements épithéliaux, qui se font sur le bord interne des bords du maxillaire supérieur.

Ces épaississements contiennent dans leur intérieur des plaques conjonctives, disposées en rangées verticales et transversales. Les coupes montrent que les modifications épithéliales de la muqueuse buccale sont les suivantes, au moment de la formation des fanons : sur la muqueuse ordinaire de la voûte palatine, on trouve déjà la couche superficielle de l'épithélium formée d'éléments cornés (*stratum corneum*), recouvrant une couche muqueuse (*rete mucosum*). Aux endroits où se montrent les rudiments des fanons, les deux couches précédentes s'épaississent de façon à laisser distinguer une couche intermédiaire entre les deux précédentes.

A cette époque, c'est une couche uniforme cornée qui recouvre toute la région des fanons.

Plus tard les papilles s'allongent et en même temps les cellules épithéliales se disposent autour d'elles et c'est ainsi que se forment les tubes cornés, réunis par la substance intermédiaire.

Sur un fœtus de 4<sup>m</sup>,55, les fanons commencent à prendre la forme d'élévations aplaties répétant la configuration des papilles conjonctives. Ce sont des plaques transversales, suivies vers la ligne médiane par des saillies coniques, qui peu à peu

se réunissent au bord interne des plaques pour ne faire qu'un tout unique.

Au fur et à mesure que les papilles s'allongent, l'épithélium se dispose autour d'elles sous forme de coiffes papillaires et constitue ainsi des tubes cornés très longs. En comparant cet état à la substance cornée des cornes qui garnissent la tête des Ruminants, on voit de nombreuses analogies. Ici les cellules qui entourent les papilles du derme sont disposées parallèlement à ces papilles, tandis que dans leur intervalle, elles ont une direction perpendiculaire à ces dernières, c'est-à-dire parallèle à la surface du derme. La transformation cornée est plus rapide entre les papilles; aussi se colorent-elles dans toute l'épaisseur en jaune par le picrocarmin, tandis que celles qui forment les coiffes papillaires fixent le carmin dans leur corps cellulaire et figurent des îlots rouges au milieu de la substance cornée jaune.

Si nous considérons, en effet, la corne des sabots des Ruminants et des Solipèdes surtout, nous lui trouvons un aspect fibreux, plus prononcé dans la muraille que dans les autres régions. Cet aspect est dû à l'exagération des coiffes papillaires, qui forment des tubes cornés très longs, dans lesquels les cellules sont groupées à plat autour de l'axe des papilles, tandis que, dans la corne intertubulaire, elles sont disposées perpendiculairement à la direction des tubes.

Après Tycho Tullberg, deux auteurs français, MM. Pouchet et Beauregard (Soc. de biolog., 18 juillet 1885), ont eu l'occasion d'examiner deux fœtus de baleine (*B. Sibaldu*), au point de vue du développement des fanons.

La muqueuse palatine de l'un des fœtus, long de 1<sup>m</sup>,80, était complètement lisse. Le derme ne présentait aucune saillie visible.

Sur un autre fœtus de 3<sup>m</sup>,60, la voûte palatine était recouverte d'un épithélium formant sur ses bords à droite et à gauche deux bourrelets arrondis, saillants, hauts de 12 à 15 millimètres, large de 3 centimètres à leur base, s'atté-

nuant un peu en arrière et beaucoup plus en avant, où ils convergent un peu en avant l'un de l'autre.

Chacun de ces bourrelets est l'origine de la rangée des fanons correspondants.

En effet, le derme montre à ce niveau des éminences ou papilles disposées en séries parallèles perpendiculairement à l'axe antéro-postérieur de la voûte palatine. Dans chacune de ces séries, les papilles externes sont très rapprochées et confondues par places. Les internes sont libres, en forme de mamelon, plus ou moins coniques.

A cette époque, le sommet de toutes ces papilles est recouvert d'une masse épithéliale commune constituant le bourrelet sus-indiqué. Pouchet et Beauregard ont bien montré que les éminences rapprochées à la région externe de la voûte palatine se confondent pour donner naissance à l'énorme papille flabelliforme disposée en lame sur laquelle s'implante le fanon.

Les éminences internes de la série restant distinctes donneront naissance aux petits fanons aplatis et très réduits qu'on trouve en dedans des grands fanons.

Enfin celles qui occupent le bord interne produisent des fanons cylindriques qu'on observe plus en dedans ou sur la ligne médiane à la jonction des deux rangées de fanons.

« Morphologiquement, disent ces auteurs (d'accord avec Tullberg), il n'y a rien de commun entre les fanons et les organes désignés sous le nom de poils que caractérise une invagination épithéliale dont on ne retrouve pas trace dans l'évolution embryologique des fanons. On peut, au contraire, comparer celle-ci à l'évolution des papilles flabelliformes qu'on trouve dans la cavité buccale des autres Mammifères. S'il fallait chercher les homologues des fanons dans la série animale, on les trouverait dans les papilles cornées de la langue de certains Mammifères et peut-être dans les lames saillantes de la voûte palatine qui, chez quelques-uns, rappellent vaguement par leur situation et même par la forme de



leurs bords dentelés les grandes papilles lamineuses flabelliformes d'où viennent les fanons. »

Tels sont les résultats auxquels l'analyse histologique et le développement ont conduit les observateurs modernes. Nous aimons à rappeler que le fait a été entrevu il y a longtemps par le génie de Cuvier : après avoir décrit les lames cornées de la *Baleine*, Cuvier (*Anat. comparée*, 2<sup>e</sup> édit., t. III, p. 751) ajoute : « On pourrait peut-être considérer ces organes, qui servent de filets à ces animaux pour retenir leur proie, comme une exagération des plis transversaux, dentelés et cornés, du palais du Bœuf. »

M. Milne Edwards a fait également une comparaison fort ingénieuse et très juste entre les fanons de la Baleine et le thécorhynque de certains animaux, tels que le Canard. « En effet, dit-il (*op. cit.*, p. 119), si l'on suppose que les lames transversales que nous avons vues descendre de la face interne du bec des Canards, grandissent excessivement et restent isolées entre elles dans presque toute leur longueur, on aura en miniature une représentation assez exacte de l'immense armure formée autour de la mâchoire supérieure de la Baleine par les appendices flexibles appelés *fanons*. »

### III

#### TISSU PHANÉROPHORE DU TATOU ET DU PANGOLIN

« Lorsqu'on parle d'un Quadrupède, dit Buffon (*Œuvres*, t. XIV, éd. Lacépède, p. 385), il semble que le nom seul emporte l'idée d'un animal couvert de poil; et de même lorsqu'il est question d'un Oiseau ou d'un Poisson, les plumes et les écailles s'offrent à l'imagination, et paraissent être des attributs inséparables de ces êtres... Les Tatous, au lieu de poil, sont couverts comme les Tortues, les Écrevisses et les autres Crustacés, d'une croûte ou d'un têt solide; les Pan-

golins sont armés d'écailles assez semblables à celles des Poissons; les Pores-épics portent des espèces de plumes piquantes et sans barbe, mais dont le tuyau est pareil à celui des plumes des Oiseaux : ainsi, dans la classe seule des Quadrupèdes et par le caractère même le plus constant et le plus apparent des animaux de cette classe, qui est d'être couverts de poil, la nature varie en se rapprochant de trois autres classes très différentes et nous rappelle les Oiseaux, les Poissons à écailles et les Crustacés...

« Dans toutes les espèces de Tatous, l'animal est revêtu d'un têt semblable, pour la substance à celle des os; ce têt couvre la tête, le cou, le dos, les flancs, la croupe et la queue jusqu'à l'extrémité; il est lui-même recouvert au dehors par un cuir mince, lisse, transparent; les seules parties sur lesquelles ce têt ne s'étend pas, sont la gorge, la poitrine et le ventre, qui présentent une peau blanche et grenue, semblable à celle d'une Poule plumée; et en regardant ces parties avec attention, on y voit de place en place des rudiments d'écailles qui sont de la même substance que le têt du dos.

« La peau de ces animaux, même dans les endroits où elle est la plus souple, tend donc à devenir osseuse; mais l'ossification ne se réalise en entier qu'où elle est la plus épaisse, c'est-à-dire sur les parties supérieures et extérieures du corps et des membres. Le têt qui recouvre toutes ces parties supérieures n'est pas d'une seule pièce, comme celui de la Tortue; il est partagé en plusieurs bandes sur le corps, lesquelles sont attachées les unes aux autres par autant de membranes qui permettent un peu de mouvement et de jeu dans cette armure.

« Dans la plupart des espèces, l'animal a deux boucliers osseux, l'un sur les épaules et l'autre sur la croupe; ces deux boucliers sont chacun d'une seule pièce, tandis que la cuirasse, qui est osseuse aussi et qui couvre le corps, est divisée transversalement et partagée en plus ou moins de bandes mobiles, séparées les unes des autres par une peau flexible. »

Buffon ajoute plus loin que le têt osseux est une enveloppe

indépendante de la charpente et des autres parties intérieures du corps de l'animal, dont les os et les autres parties constituantes sont composées et organisées comme celles de tous les autres Quadrupèdes.

Pouvons-nous ici encore invoquer les influences du milieu extérieur pour expliquer ces formations? Les rapports de ces êtres avec le monde extérieur sont-ils autres que ceux du reste des Mammifères? Peut-être trouvera-t-on dans les circonstances que nous allons mentionner quelques-unes des causes prochaines, qui ont modifié les téguments pour en faire des organes de protection suffisants pour la conservation de ces animaux. « Les Tatous sont, en général, dit Buffon (*op. cit.*, p. 416), des animaux innocents et qui ne font aucun mal... Ils marchent avec vivacité; mais ils ne peuvent, pour ainsi dire, ni sauter, ni courir, ni grimper sur les arbres, en sorte qu'ils ne peuvent guère échapper par la fuite à ceux qui les poursuivent; leurs seules ressources sont de se cacher dans leur terrier ou, s'ils en sont trop éloignés, de tâcher de s'en faire un avant que d'être atteint; il ne leur faut que quelques moments, car les Taupes ne creusent pas la terre plus vite que les Tatous... » Malgré la solidité de cette enveloppe, la sensibilité de la peau n'est pas émoussée : « Le Tatou (à neuf bandes), nous apprend Buffon, est fort sensible; il se plaignait et se mettait en boule dès que je pressais un peu ses écailles. »

On voit par là que la faiblesse de ces Mammifères, et l'impuissance de se soustraire par la fuite aux poursuites des ennemis est compensée par la résistance notable de leurs téguments. Il faudrait peut-être y joindre l'habitude de se cacher sous terre pour expliquer les modifications du tissu conjonctif de la peau et l'apparition des pièces osseuses dermiques.

Quoi qu'il en soit de ces interprétations, voici quelle est la texture des boucliers et de la cuirasse chez le Tatou à neuf bandes (*Dasyus novemcinctus*). Les boucliers se composent d'élévations ossifiées du derme, recouvertes par un épiderme fortement corné. Celui-ci prend l'aspect d'écailles cornées

vers les parties postérieures. Les bandes figurent d'énormes plis de la peau, dont la surface supporte également des écailles cornées. Entre ces dernières se trouvent intercalées des écailles de plus faible dimension. Le plus souvent chaque écaille cornée est renforcée par un centre osseux. Chez l'animal adulte, les plaques osseuses sont enveloppées de tous côtés par le tissu conjonctif du derme; elles sont renfermées par suite dans une poche dermique, comme c'est le cas chez l'Orvet et le Pseudopus.

D'autres prétendent, au contraire, que le derme s'est complètement ossifié jusqu'à la couche de Malpighi. Ces plaques osseuses présentent à leur face inférieure un à trois canaux nourriciers. L'épiderme lui-même se compose d'un épithélium pavimenteux à gros noyaux, tapissé par une couche cornée. Enfin on observe la présence de poils courts, clairs et privés de moelle dans l'intervalle des écailles, ainsi que sur le bord postérieur des pièces qui constituent les bandes.

Comment se développent ces formations tégumentaires?

Kerbert (*op. cit.*, p. 251) a eu l'occasion d'observer la texture de la peau sur deux embryons de *Dasypus novemcinctus*. Sur l'un d'eux, il n'y avait encore que huit bandes complètement développées. Les pièces principales formant les bandes ne figuraient à cette époque que de simples saillies ou papilles du derme. Le bouclier se trouvait au même stade d'évolution.

Ces papilles ont une configuration semblable à celles de la couleuvre ou bien à celles du poulet au onzième jour de l'incubation. Chaque bande représente un pli considérable de la peau. Son grand axe est dirigé vers l'extrémité postérieure du corps. L'épiderme se compose de plusieurs couches de cellules limitées superficiellement par une assise ne fixant pas les matières colorantes et comparées par Kerbert à l'épithélium des Reptiles et des Oiseaux. Ajoutons encore qu'aux bords de chaque écaille cornée on rencontre un ou deux poils, auxquels se trouvent annexées des glandes sébacées.

Le derme présente déjà une texture fasciculée avec un riche réseau élastique. C'est dans ces saillies du derme qu'ap-

paraissent les pièces ou écussons osseux. L'ossification se fait dans le tissu conjonctif du derme, et, d'après la description et les dessins de l'auteur, on voit que les ostéoblastes ne sont autre chose que des cellules dérivant de celles du tissu lamineux. L'auteur insiste sur les prolongements ramifiés qu'ils émettent de tous côtés, ce qui confirme les particularités que nous avons annoncées sur le même sujet chez les divers Mammifères (voy. Retterer, art. PÉRIOSTE du *Dict. des sciences médic.*, et Société de biol., 1886).

Ces faits établissent que la peau se modifie dans toutes ses parties constituantes, mésodermiques et épidermiques, pour donner naissance à ces singuliers organes protecteurs. Nous verrons plus loin que chez beaucoup de Reptiles l'enveloppe tégumentaire subit des transformations pareilles, tandis que chez la plupart des Poissons ce n'est que le mésoderme qui participe à la formation des phanères. Il est fort probable que le développement des écailles du Pangolin est analogue, quoique nous n'ayons pu trouver aucun renseignement sur cette question. Ce sont « des plaques cornées en forme d'ongles dans lesquelles se continue le derme » (Gegenbaur). Les anciens, frappés de cette conformation, avaient désigné ce Mammifère sous le nom de *lézard écailleux*. De Blainville avait également vu les ressemblances que présentent les écailles du Pangolin avec les ongles, et voici comment il expliquait la nature des uns et des autres :

« En disposant maintenant les bulbes formateurs non plus en anneau, mais suivant une seule ligne peu courbée, ou qui se courbe de plus en plus de manière que les deux extrémités se rapprochent et même se touchent, alors les poils de ces bulbes en se soudant produiront des cônes très aplatis, dont l'emboîtement successif formera des ongles ou bien des espèces d'écailles, comme cela se voit sur toutes les parties du derme des Pangolins. Ces écailles, qui diffèrent beaucoup de ce qu'on nomme ainsi dans les Poissons, comme nous le verrons plus loin, sont en effet un peu creuses à la base, où elles sont remplies par un pincement du derme, et tran-

chantes à leur partie libre qui s'imbrique d'avant en arrière. » (De Blainville, *op. cit.*, p. 87.)

Quelles que soient les modifications de la peau aboutissant à la constitution de ces écailles, il n'en reste pas moins vrai que leur rôle protecteur est le même que chez les Tatous. « Les écailles qui revêtent et couvrent toutes les autres parties (sauf la face ventrale) du corps de ces deux animaux (Pangolin et Phatagin) ne sont pas collées en entier sur la peau; elles y sont seulement infixées et fortement adhérentes par leur partie inférieure; elles sont mobiles comme les piquants du Porc-épic, et elles se relèvent ou se rabaissent à la volonté de l'animal; elles se hérissent lorsqu'il est irrité, elles se hérissent encore plus lorsqu'il se met en boule comme le Hérisson. Ces écailles sont si grosses, si dures et si poignantes qu'elles rebutent tous les animaux de proie; c'est une cuirasse offensive qui blesse autant qu'elle résiste: les plus cruels et les plus affamés, tels que le Tigre, la Panthère, etc., ne font que de vains efforts pour dévorer ces animaux; ils les foulent, ils les roulent, mais en même temps, ils se font des blessures douloureuses dès qu'ils veulent les saisir; ils ne peuvent ni les violenter, ni les écraser, ni les étouffer en les surchargeant de leur poids... Le Pangolin et le Phatagin sont, de tous les animaux, sans en excepter même le Porc-épic, ceux dont l'armure est la plus forte et la plus offensive; en sorte qu'en contractant leurs corps et en présentant leurs armes, ils bravent la fureur de tous leurs ennemis. » (Buffon, *op. cit.*, p. 460.)

#### IV

TISSU PHANÉROPHORE DES ONGLES, DES GRIFFES, DES CORNES,  
DE L'ÉPERON, ETC.

De Blainville (*loc. cit.*, p. 87) considérait les ongles, les griffes et les sabots comme « des rangées de poils qui se soudent et s'imbriquent les unes les autres; une partie reste

adhérente à la peau et est fixe; l'autre se prolonge au delà, et tend toujours plus ou moins à se recourber en une sorte de crochet. Il se forme ainsi une espèce de large écaille quand les bulbes n'occupent que la partie antérieure de la phalange, ou un étui plus ou moins complet, s'ils occupent au contraire une plus ou moins grande portion de sa circonférence. C'est sur cette différence qu'est établie la distinction des ongles proprement dits, des griffes et des sabots, entre lesquels il faut cependant avouer qu'il existe des nuances presque insensibles. »

L'étude de ces formations, aux diverses phases de leur développement, nous fera voir combien le tissu phanérophore varie selon le groupe animal et le phanère qu'il supporte.

Pour l'ongle et les productions cornées des extrémités des Mammifères, il débute par un tissu cellulaire analogue à celui de la peau en général. Sur l'embryon humain, du deuxième au sixième mois de la vie intra-utérine, le derme sous-unguéal est constitué par un tissu lamineux embryonnaire essentiellement formé de cellules conjonctives jeunes, serrées les unes contre les autres et traversées par de nombreux vaisseaux sanguins. En suivant le développement sur des enfants de plus en plus âgés, on constate qu'à la naissance, le derme sous-unguéal offre déjà des faisceaux de tissu conjonctif entrecroisés en tous sens, depuis la phalange unguéale jusqu'à la limite de la couche de Malpighi. Tandis qu'à la pulpe des doigts et au repli unguéal, la surface dermique est limitée par une couche papillaire à éléments conjonctifs jeunes, le tissu mésodermique du lit de l'ongle a évolué beaucoup plus vite et constitue du tissu fibreux plus ferme et plus serré.

Une rapide esquisse de la formation des ongles chez l'homme, nous montrera dans quelles conditions une portion spéciale de la peau peut se modifier pour produire ces phanères. Sur des embryons humains très jeunes, la partie antérieure et supérieure de la troisième phalange présente une peau semblable au revêtement de tout le corps; la couche mésodermique est constituée par les mêmes cellules conjonc-

tives jeunes, et l'épiderme a les mêmes assises cellulaires que partout ailleurs.

Sur l'embryon de  $\frac{4}{5}$  centimètres, par exemple, les extrémités des doigts ne présentent aucune modification annonçant la production de l'ongle. (Le numérateur de la fraction indique la longueur du vertex au coccyx, et le dénominateur représente la longueur du vertex au talon.)

L'épiderme n'est formé partout que de la couche muqueuse de  $0^{\text{mm}},030$  à  $0^{\text{mm}},040$ , sans trace de couche cornée. C'est un peu plus tard, dans le courant du troisième mois, que paraissent les modifications évolutives aboutissant à la délimitation de la région unguéale. Sur le fœtus de  $\frac{7}{10}$  centimètres, la partie terminale des doigts montre les dispositions suivantes :

Il y a délimitation de la partie du derme qui produira l'ongle du reste du tissu dermique. On voit, au niveau de l'extrémité postérieure de la troisième phalange, une invagination de l'épiderme ou un pli qui atteint déjà une longueur de  $0^{\text{mm}},160$ . Près de l'extrémité du doigt, il existe également un sillon qui limite en avant le derme sous-unguéal. Sur les côtés, deux sillons semblables, profonds de  $0^{\text{mm}},100$ , constituent de véritables plis et rejoignent en avant et en arrière les plis précédents.

Nous appellerons la poussée épithéliale supérieure ou postérieure formant un pli, l'*involution supérieure ou postérieure*.

Renaut (*Cours d'anatomie générale, in Annales de dermatologie et de syphilographie, 1879-1880*) a très bien décrit les phénomènes qui marquent le début du développement de l'ongle chez l'homme; quand on voit le bourgeon ectodermique générateur de l'ongle se former, il est constitué par une invagination des couches de Malpighi qui pénètrent comme un coin dans l'épaisseur du tissu dermique. C'est un bourgeon planiforme, c'est une nappe et non une tige. L'ongle fœtal est compris dans un corps muqueux de Malpighi; il est pour ainsi dire *monté* comme la lame de verre d'un carreau dans la rainure qui le sertit. Le pli unguéal est formé par le creusement du bourgeon ectodermique unguiformateur à son



centre. Il en résulte que la production cornée repose sur un lit formé par l'ectoderme malpighien et est recouvert d'un manteau ectodermique. Le concours du lit et du manteau forme le *pli unguéal*; le point de jonction des deux mêmes parties à la région postérieure se fait sous un angle dièdre très aigu et constitue ce qu'on appelle la matrice de l'ongle.

On a proposé diverses théories pour expliquer la production de la couche cornée unguéale, d'une part, et la formation du derme unguéal d'autre part. Il nous semble que les rapports anatomiques de l'involution ectodermique et du derme sous-jacent rendent suffisamment compte de l'évolution spéciale de la peau à ce niveau.

La dernière phalange n'occupe pas en effet, sur l'embryon de  $\frac{4}{5}$  centimètres de long, alors qu'il n'existe aucune trace de l'ongle, l'axe central du bout des doigts; tandis qu'elle n'est éloignée de la face antérieure du doigt que de 0<sup>mm</sup>,150, elle est séparée de la face postérieure ou palmaire par une distance de 0<sup>mm</sup>,600. Au moment de la production des involutions épidermiques, ces rapports restent les mêmes; sur le fœtus de  $\frac{7}{10}$  centimètres, la distance antéro-dorsale est de 0<sup>mm</sup>,240 et la distance postéro-palmaire de 0<sup>mm</sup>,720. A cette époque nous observons les phénomènes de prolifération et d'extension de l'ectoderme à la face dorsale, ayant pour conséquence la formation des involutions et du sillon antérieur. Ces plis et ces sillons paraissent empêcher l'extension des tissus mésodermiques (derme et tissu sous-cutané) et y produisent un véritable tassement, tandis qu'à la face palmaire les mêmes tissus semblent pouvoir s'étendre librement. D'un côté, nous aurons une production ectodermique plus active; de l'autre côté, l'épiderme conservera l'évolution qui s'observe sur toute la surface cutanée.

Pour nous, le rôle essentiel dans la délimitation du lit de l'ongle appartient au développement plus considérable des couches épithéliales dans toute la région unguéale. Grâce à l'accroissement plus notable de cette portion épidermique, elle repousse sur les bords, aussi bien qu'en arrière, la partie

la plus extérieure du derme et détermine les sillons déjà bien marqués sur le fœtus de  $\frac{7}{10}$  centimètres. Sur le lit de l'ongle, l'épiderme atteint  $0^{\text{mm}},060$  d'épaisseur, tandis qu'en dehors des sillons latéraux il n'a que  $0^{\text{mm}},042$ , bien que la constitution soit la même partout.

Ajoutons encore que déjà sur le fœtus de  $\frac{7}{10}$  centimètres, le derme sous-unguéal ainsi limité commence à présenter, principalement le long des sillons latéraux, des papilles longues de  $0^{\text{mm}},012$ . Unna n'indique leur présence qu'à la fin de la période fœtale; certes, leur apparition, beaucoup plus précoce sur le lit de l'ongle que sur le reste de la peau, n'est pas sans influence sur le développement plus hâtif de la substance épidermique dans cette région.

« Jusqu'au niveau de l'angle de l'ongle, dit Renaut (in Arlong, *Poils et Ongles*, thèse d'agrégation, 1880, p. 98), le tissu fibreux du derme du lit unguéal, reposant sur la phalangette, n'est point séparé de l'os par du tissu connectif lâche. Les faisceaux fibreux épais qui le constituent ont en majorité une direction longitudinale. Les plis de Henle sont formés par l'épaississement de ce tissu fibreux, dont les faisceaux, à mesure que l'on remonte vers la face libre du pli, deviennent plus grêles en restant longitudinaux pour la plupart. Cependant on trouve, sur les coupes longitudinales et transversales du lit de l'ongle, des faisceaux fibreux qui croisent la direction des longitudinaux sous diverses incidences. Dans les espaces interfasciculaires existent de nombreuses fibres élastiques disposées en réseaux, dont les mailles enveloppent les faisceaux conjonctifs comme le feraient celles d'un filet.

« Au niveau des plis longitudinaux de Henle, les faisceaux fibreux se relèvent et montent, sous forme de fibres fines, verticalement dans l'épaisseur du pli, pour se terminer à sa surface par une série de petites dents qui constituent les festons de la surface du derme. Arrivées au contact du corps de Malpighi, ces fibres finissent par une extrémité effilée, mais ne se prolongent pas dans la substance unissante ou ciment inter-

épithélial. Si l'on fait macérer un doigt pendant un mois dans le liquide de Muller, l'ongle se détache facilement; le lit unguéal sillonné de crêtes est mis à nu; si l'on fait alors des préparations du lit unguéal, on reconnaît que le phanère, enlevé, a entraîné avec lui tout le corps de Malpighi. La limite du derme se montre alors finement denticulée, mais chaque petite dent répond à la terminaison du faisceau conjonctif atténué dans ses dimensions et ne donnant pas naissance à des filaments cassés comme le seraient ceux du ciment inter-épithélial, si ce dernier n'était que la continuation des fibrilles connectives élémentaires qui entrent dans la constitution des faisceaux fibreux. »

Sur l'enfant d'un an, la différence est tellement accentuée, qu'il est permis d'en conclure que le tissu phanérophore est en rapport avec la solidité et la dureté du phanère qu'il supporte. Nous verrons la même relation, chez les divers Vertébrés, exister entre le tissu mésodermique des divers phanères et la modification corrélative de l'ectoderme. Sur les Mammifères en particulier, le tissu phanérophore des extrémités suit partout la même loi d'évolution. Chez les animaux où la production cornée a une extension plus considérable que chez l'homme et le singe, elle prend le nom de *griffe* ou de *sabot*. La première forme s'observe chez les Carnassiers et les Rongeurs et leur sert à saisir, à fixer et à déchirer leur proie, ou bien à creuser ou à fouir la terre. A l'origine, la peau du bout des doigts est la même que celle qui recouvre tout le corps. Le derme unguiformateur n'acquiert ses caractères spéciaux que par un mode analogue à ce que nous avons vu chez l'homme.

Quelques exemples de la formation de ces organes chez les divers Mammifères démontreront mieux que toutes les considérations théoriques les faits que nous venons d'avancer.

Sur l'embryon de lapin long de 3<sup>cm</sup>,5, par exemple, l'extrémité digitale a la configuration suivante : elle offre deux portions bien distinctes; la portion supérieure est arrondie et comprend la première et la deuxième phalange; le diamètre antéro-postérieur de cette portion est de 1 millimètre; les tissus

dermiques et sous-dermiques atteignent  $0^{\text{mm}},35$  d'épaisseur en arrière des phalanges, et  $0^{\text{mm}},25$  en avant de ces dernières. Au niveau de l'articulation de la deuxième phalange avec la troisième, la face antérieure et la face postérieure éprouvent une inflexion brusque. Il en résulte une diminution notable d'épaisseur du tissu dermique et sous-dermique autour de la phalangette, qui est complètement formée. Les diamètres antéro-postérieurs tombent à  $0^{\text{mm}},15$ , à partir de la phalangette jusqu'à la surface du doigt et vont en diminuant vers le bout du doigt, qui est terminé en pointe.

Le revêtement épidermique n'est constitué à cette époque que par une couche muqueuse dont le diamètre est de  $0^{\text{mm}},024$  sur la portion supérieure du doigt et de  $0^{\text{mm}},040$  sur la portion terminée en pointe. On voit que la poussée épithéliale produisant l'involution se fera au niveau des inflexions, vers l'articulation de la deuxième avec la troisième phalange.

Ce stade primitif diffère du stade analogue de l'homme par les caractères que voici : sur l'embryon humain de  $\frac{1}{5}$  centimètres de long, la face antérieure ou dorsale des doigts se trouve à un niveau qui reste le même jusqu'à l'extrémité digitale, tandis qu'à l'extrémité de la face palmaire il existe déjà une saillie dermique qui dépasse le niveau palmaire de la deuxième et de la première phalange, de  $0^{\text{mm}},120$ . En d'autres termes, la forme de l'extrémité digitale est celle d'une baguette offrant la saillie de la pulpe sur la face palmaire chez l'embryon humain, tandis que chez l'embryon de lapin elle est conique, à pointe terminale.

Il est vraisemblable qu'il en est de même chez les Carnassiers, quoique nous n'ayons pas eu d'embryons assez jeunes à notre disposition pour vérifier le fait. Dès l'origine, avant toute apparition de l'ongle, il existe donc une différence marquée entre l'extrémité digitale chez l'homme d'un côté, les Carnassiers et les Rongeurs de l'autre, et il est à présumer que cette différence de forme est la cause prochaine des productions cornées variables chez les uns et chez les autres.

Nous considérerons enfin les Mammifères qui ne se servent

plus de leurs extrémités antérieures et postérieures que comme de colonnes de soutien. La dernière phalange de leurs membres est couverte d'une production cornée de forme variable, désignée sous le nom général de sabot. Chez le porc, il existe quatre doigts à squelette complet, entouré d'un sabot triangulaire. Chez les Ruminants (bœuf, mouton), les deux doigts du milieu possèdent seuls un sabot de forme triangulaire. On l'appelle *onglon*. Les doigts atrophiés sont munis également d'une production cornée de forme conique, dite l'*ergot*. Chez les Solipèdes, enfin, le doigt unique est pourvu d'un sabot semi-circulaire; mais outre ce dernier, il existe plusieurs plaques cornées sur les membres. Ce sont les ergots et les châtaignes.

Chez les *Solipèdes* et les *Fissipèdes* en général, ce qui correspond à l'ongle humain et à la matrice ou *lit* de celui-ci est la muraille d'une part, et de l'autre, les lamelles du *tissu feuilleté* ou *podophylleux*. Le *tissu velouté* de la face plantaire (sole) correspond de même à de longues papilles qui se sont développées sur le derme plantaire. Le derme de la fourchette et des barres est constitué comme le tissu podophylleux, puisque ces portions résultent d'une réflexion et d'un développement plus considérable des portions latérales du tissu feuilleté.

Ces feuilletés ne sont pas simples et lisses; ils sont hérissés latéralement d'une série de feuilletés secondaires disposés comme les barbes d'une plume sur le rachis. Il est à peine nécessaire d'insister sur l'homologie de ces feuilletés secondaires avec les papilles qui se trouvent sur le bord libre des crêtes du lit de l'ongle humain.

Nous avons à examiner maintenant de quelle façon se développe le derme qui enveloppe la troisième phalange, quelle est l'origine et la constitution du tissu phanérophone du sabot à ses divers stades d'évolution. Sur le fœtus d'âne de 8 centimètres, le tissu conjonctif qui entoure la troisième phalange est constitué dans la plus grande épaisseur par des éléments fibro-plastiques dont les nombreux prolongements s'entre-

croisent en tous sens. Ce tissu est d'une vascularité remarquable : c'est le début du *stratum vasculosum*, c'est-à-dire de la couche profonde du derme qui restera très vasculaire. Cependant la zone superficielle du derme, qui est lisse dans la région de la sole, de la muraille et de la fourchette, est constituée par des éléments embryoplastiques, c'est-à-dire des cellules conjonctives à gros noyau et à faible corps cellulaire sans prolongement protoplasmique.

Sur le fœtus de cheval de 13 centimètres, le *stratum vasculosum* est franchement fasciculé, ainsi que le derme au niveau de la troisième phalange, si ce n'est la couche superficielle qui est constituée par du tissu conjonctif au premier stade. Sur celui de 22 centimètres de long, le derme de la face antérieure de la troisième phalange s'est hérissé de crêtes longues de 0<sup>mm</sup>,036, qui constitueront, sur le bourrelet, les *papilles* ou *houppes villoses* et, plus bas, le tissu feuilleté ou *podophylleux*, qui s'étend du bord inférieur du bourrelet au bord plantaire de la troisième phalange.

A la face plantaire de la troisième phalange, les papilles ont une longueur de 0<sup>mm</sup>,180 au niveau de la sole (*tissu velouté*) et s'avancent de là sur la fourchette, tandis que sur le coussinet plantaire, le derme est lisse encore à cette époque.

En examinant le derme, on voit que ses couches profondes sont formées déjà de faisceaux conjonctifs qui se continuent avec les portions fibreuses de même constitution qui forment l'axe des feuillets. Les papilles ou feuillets secondaires ont une composition analogue, si ce n'est que le tissu connectif est plus riche en éléments fibro-plastiques et embryoplastiques. En d'autres termes, le tissu conjonctif atteint une évolution d'autant moins avancée qu'on s'approche davantage de la face superficielle du derme.

Chez le fœtus de 38 centimètres de long, les feuillets du tissu podophylleux ont une longueur de 0<sup>mm</sup>,360. Ils sont constitués par une masse de tissu conjonctif à l'état d'éléments embryoplastiques et fibro-plastiques. Le centre de chaque feuillet est occupé par des capillaires au voisinage desquels on aper-

çoit quelques fibrilles conjonctives qui se continuent avec les faisceaux connectifs réticulés du derme.

Sur le fœtus de 65 centimètres, l'axe principal des feuillets est composé de faisceaux conjonctifs complètement développés, mais les portions latérales divisées en feuillets secondaires présentent des éléments à l'état de corps embryoplastiques et fibro-plastiques.

Sur le cheval adulte, le derme et la couche sous-cutanée ou *stratum vasculosum* périphalangettien a une épaisseur peu notable quand on le compare au tissu corné enveloppant. Dans la région du bourrelet, le tissu dermique et sous-dermique a une épaisseur de 1 centimètre ; dans celle de la muraille, qui a 1 centimètre, il est épais de 5 millimètres ; à la sole, où la corne est épaisse de 1<sup>cm</sup>,5, il a 4 millimètres ; à la fourchette, où la couche cornée atteint 1<sup>cm</sup>,2, il a 2 à 3 centimètres ; enfin, au coussinet, où l'épiderme corné est épais de 3 centimètres, il a 3 centimètres également.

Chaque lame primaire podophyllienne qui se détache du derme phalangettien, a une hauteur de 3 à 4 millimètres et une épaisseur de 0<sup>mm</sup>,120 à 0<sup>mm</sup>,140. Elle est hérissée sur une coupe perpendiculaire, d'une double rangée de feuillets secondaires ou papilles hautes de 0<sup>mm</sup>,08 à 0<sup>mm</sup>,1 et épaisse de 0<sup>mm</sup>,016 à 0<sup>mm</sup>,02, qui pénètrent de la façon la plus élégante entre les prolongements correspondants du corps muqueux de la paroi.

Quelle est la constitution intime de ce tissu phanérophore unguéal à l'état adulte ? Le tissu dermique et sous-cutané est ferme et résistant ; il est composé d'une trame connective qui résulte de l'enchevêtrement de faisceaux fibreux de 0<sup>mm</sup>,01 d'épaisseur. Il est riche en vaisseaux sanguins et montre peu de fibres élastiques. De cette lame se détachent à angle droit des lamelles superficielles dans lesquelles les éléments cellulaires sont plus abondants ; ce sont des éléments fibro-plastiques et étoilés à nombreux prolongements protoplasmiques. Ces derniers déterminent, en s'entre-croisant, un réseau connectif très serré. Enfin, vers la base des papilles, les fibres diminuent

et leur corps est constitué, à cette époque, par une masse d'éléments embryoplastiques fixant énergiquement les réactifs colorants, ce qui n'est plus le cas pour les couches profondes fasciculées.

Nörner (*Ueber den feinern Bau des Pferdehufes*, in *Arch. f. mik. Anat.*, 28<sup>e</sup> vol., 1886) vient de faire paraître un travail qui confirme nos recherches précédentes sur le derme périungulé du cheval adulte. Les papilles du bourrelet périoplique (*Fleischsaum*) atteignent, selon cet auteur, chez le cheval adulte, une longueur de 1 à 2 millimètres; celles du bourrelet principal (*cutidure*, *Fleischkrone*) ont une longueur de 5 à 7 millimètres. Il prétend que les papilles manquent sur le tissu feuilleté ou podophylleux du derme sous-unguéal qui est en rapport avec la paroi. Mais les papilles existent aussi bien sur le tissu velouté de la sole (*Fleischsohle*) que sur celui de la fourchette (*Fleischstrahl*).

L'auteur trouve également que l'axe des feuillets du tissu podophylleux est occupé par un tissu fibreux très dense accompagné de nombreuses fibres élastiques. La base de ces feuillets se continue avec la couche conjonctive du *stratum vasculosum* renfermant également de nombreuses fibres élastiques et une quantité de vaisseaux sanguins. Ce dernier se continue par sa face interne avec le périoste. Les feuillets du tissu podophylleux sont, d'après l'auteur, des formations analogues aux papilles; mais il nous semble qu'il vaudrait mieux les comparer aux crêtes du derme sous-unguéal chez l'homme.

Chez les divers mammifères ungulés, malgré la forme variable du sabot, les membres sont terminés à l'origine par une peau semblable à celle du reste du corps. Le derme est lisse et constitué par les mêmes cellules conjonctives jeunes, et l'épiderme offre une couche de Malpighi sans trace de couche cornée. Plus tard le derme s'épaissit sur certains points, se hérissé de feuillets, de crêtes et de papilles; l'épiderme qui le revêt s'accroît en épaisseur, et en durcissant constitue le sabot. En même temps, le derme acquiert une texture fibreuse et



une résistance beaucoup plus considérable que sur le reste de la peau.

Le tissu phanérophore unguéal a une origine et une évolution analogues, malgré la différence de volume et de développement chez les divers Mammifères, qu'ils soient pourvus d'ongles, de griffes ou de sabots. Chez tous, il existe un stade où les extrémités digitales ont un revêtement dermique et épidermique uniforme et pareil à celui du corps entier. Cette phase dure d'une façon générale jusqu'au développement complet de la phalangette cartilagineuse. La fin de cette période est marquée par un double phénomène évolutif dont l'épiderme est le siège. D'un côté, sur l'enveloppe du corps et des membres se produit vers le derme une poussée de bourgeons épidermiques qui sont le point de départ des follicules pileux et des follicules sudoripares ; d'un autre côté et simultanément, en certains endroits spéciaux, sur des surfaces variables selon le groupe animal, l'ectoderme s'étend en surface et augmente en épaisseur.

Quelles sont les raisons anatomiques qui déterminent ces deux phénomènes ayant lieu en sens opposé, l'un se faisant de la surface vers l'intérieur, et, l'autre, de l'intérieur vers la surface ?

D'après nos observations, nous pouvons distinguer deux ordres de faits : aux endroits dépourvus de squelette (ergots et châtaignes des Solipèdes) la vascularité du derme et des tissus sous-dermiques est beaucoup plus considérable là où se produira un revêtement corné, que dans les régions avoisinantes qui seront pourvues d'un épiderme ordinaire muni de follicules pileux et sudoripares. Dans les régions, au contraire, où il existe un squelette et où il se produira des ongles ou des sabots, l'épiderme prend une extension extraordinaire en surface, qui, chez les uns, se traduit par une suite d'ondulations, d'où la production de reliefs et de creux (bourrelet et inflexions chez le cheval et les Ruminants), et chez les autres, par de véritables plis au-dessous desquels il y a une sorte de tassement du derme (ongles et griffes), comme il ressort de nos descrip-

tions (Retterer, *Développement du squelette des extrémités et des productions cornées chez les Mammifères*, Paris, 1885).

Tandis qu'au point de vue de l'histogénie, les tissus évoluent d'après la même loi chez les divers Mammifères, dès l'origine il y a des différences essentielles dans la délimitation des régions cornées ; dès l'origine on entrevoit la forme définitive que prendra la production cornée et l'usage que l'animal devra faire de ses membres. En d'autres termes, il y a appropriation des parties organiques à l'accomplissement d'actions déterminées comme cela existe pour le squelette.

Un fait assez curieux, c'est que les saillies du derme, limitées par des sillons ou des replis de la peau avoisinante, non seulement produisent une corne plus dense et plus dure, mais aussi que la croissance s'y opère principalement en surface. Dans ces conditions, le tissu corné pousserait en avant, tant qu'une usure quelconque ne viendrait pas l'arrêter ; tandis que partout où la substance cornée se produit, sans être pour ainsi dire enchâssée, elle suit les lois ordinaires du renouvellement épidermique, s'accroît en épaisseur dans de certaines limites, jusqu'à ce que les cellules superficielles tombent par desquamation (châtaignes et ergots de Solipèdes).

Le développement comparé, d'un côté, des tissus sous-cutanés et, de l'autre, du derme et de l'épiderme sont partout en raison inverse ; plus les premiers acquièrent d'épaisseur et d'étendue, moins sont considérables les dimensions et la consistance des seconds. Il y a là un véritable *balancement organique* portant sur les tissus non similaires. Il nous suffit de rappeler combien est grand le développement du tissu sous-cutané à la pulpe des doigts chez l'homme, dans le coussinet plantaire des Rongeurs et des Carnassiers revêtus d'un épiderme ordinaire, tandis que sur la face antérieure de la troisième phalange et sur tout son pourtour chez les Carnassiers, les Rongeurs, le Porc, les Ruminants et les Solipèdes, le tissu sous-cutané conserve une faible épaisseur, et le derme et l'épiderme arrivent à des proportions véritablement énormes.

Nous nous appuyerons sur les phénomènes morphologiques que nous venons de résumer pour établir les ressemblances et les dissemblances des diverses productions cornées chez les Mammifères. Il est évident, comme le prouvent le développement et les connexions, que la partie dorsale de la griffe des Carnassiers et des Rongeurs est l'homologue de l'ongle chez l'homme. Les différences consistent en ce que : 1° chez ces animaux le pli dorsal enveloppe les faces latérales de la troisième phalange ; 2° au lieu de la pulpe palmaire, le derme sous-unguéal développe également de la matière cornée.

Outre le repli dorsal, il y a chez ces animaux un repli plantaire (une espèce de coussinet plantaire chez le cochon d'Inde), dont l'épiderme a la constitution et l'évolution de l'épiderme en général.

Chez le porc et les Ruminants, le bord antérieur, la face externe et la face interne sont recouverts d'une couche cornée analogue à l'ongle de l'homme, à la portion dorsale de la griffe des Carnassiers et des Rongeurs. Le bourrelet correspond évidemment à la matrice unguéale de ces derniers, et la paroi, à la substance cornée du lit de l'ongle. La sole est l'analogue de la couche cornée plantaire des Carnassiers et des Rongeurs, mais elle prend une prédominance plus marquée, contourne en avant le bout de la phalange unguéale pour s'unir intimement à la portion terminale de la muraille.

A la place du repli sous-unguéal des Carnassiers et des Rongeurs et de la pelote plantaire du cochon d'Inde, il existe chez le porc et les Ruminants le renflement du coussinet plantaire, qui est tapissé également de substance cornée, se continuant, en bas, sous un angle d'autant moins marqué qu'on le considère à une période plus avancée, avec la corne de la sole, et sur les côtés avec la paroi.

Quant à l'espace coronaire du porc et des Ruminants, nous avons vu que le derme y est hérissé de papilles très allongées, que l'épiderme y présente une épaisseur plus considérable et un développement différent de celui de l'épiderme en général. Il y produit de la substance cornée, qui adhère à celle de la

paroi qu'elle recouvre d'un véritable manteau. Ces diverses considérations fondées sur le développement et la texture, ne nous permettent pas d'assimiler l'espace coronaire au repli sus-unguéal qui existe chez l'homme, les Carnassiers et les Rongeurs, et qui offre un épiderme ordinaire.

Chez les Solipèdes, enfin, la membrane kératogène qui enveloppe l'extrémité du sabot, et qui est subdivisée en *bourrelet*, en *tissu velouté* et en *tissu feuilleté*, ne fait que représenter le derme primitif embryonnaire énormément développé. C'est du tissu phanérophore qui figure chez l'adulte une trame fibreuse, épaisse, dense, se subdivisant à la périphérie en un nombre considérable de *feuilletés*, *papilles* ou *villosités*.

*Cornes.* — De Blainville a fort bien saisi les analogies qui existent entre les poils et les autres productions cornées, quoiqu'il se soit mépris sur la structure intime et le développement de ces dernières. Voici comment il explique la texture des *cornes pleines* : « Lorsque les bulbes serrés les uns contre les autres dans un espace circonscrit, produisent des poils qui s'agglutinent en une masse plus ou moins considérable et conique, parce que les poils poussent d'autant moins, ou sont d'autant plus courts qu'ils se rapprochent davantage de la circonférence, il en résulte ce qu'on nomme une corne pleine, comme on en voit une ou quelquefois deux sur le chanfrein du rhinocéros. Cette corne, dont la forme est cependant un peu variable, se réduit en effet par la macération en un très grand nombre de poils » (*op. cit.*, p. 86). A la place de poils soudés, il suffit de dire *couches épidermiques cornées*, pour mettre la description précédente au niveau de la science actuelle.

Les rares auteurs qui parlent de la *matrice*, *lit* ou *pulpe* des cornes épidermiques sur l'apophyse frontale ou *cornillon* des Ruminants, se bornent à dire avec Gurlt (*Archiv für Anat. und Physiologie*, Berlin, 1836, p. 270) qu'elle a une texture semblable à celle de la matrice des ongles, mais que la surface n'a ni des prolongements en forme de papilles, ni des feuilletés, mais seulement de petites rugosités.

Déjà pourtant Heusinger (*System der Histologie*, 1822, p. 174) avait dit que les cornes creuses ont la même structure que les ongles, et que l'apophyse osseuse qui les porte, est couverte d'un chorion tout à fait semblable à celui qui *sécrète* l'ongle. Seulement il n'indique rien de la structure de l'un ni de l'autre.

Cruveilhier signale les mêmes faits, mais croit aussi ce dernier chorion et celui du lit de l'ongle pourvus uniquement de grosses papilles disposées en séries (*Anatomie descriptive*, 2<sup>e</sup> édit., 1845). Seulement il ne mentionne pas les feuillets que portent la grande majorité d'entre elles.

Les analogies de constitution sont pourtant bien plus grandes. La *matrice, pulpe* ou *lit des cornes frontales* est en effet pourvue de feuillets surmontés des papilles. La direction des premiers est parallèle au grand axe du prolongement osseux frontal, inclinant pourtant un peu en spirale de dedans en dehors. La hauteur, l'épaisseur et l'écartement des feuillets varient avec le volume de l'animal. Mais on peut dire que sur le mouton, par exemple, ces dimensions sont à peine le double de ce qu'on voit sur le pouce de l'homme. Les papilles seules qui surmontent les feuillets sont plus grosses et plus longues. Quant aux feuillets secondaires unissant l'un à l'autre les principaux, ils sont tels que chez l'homme, et seulement dirigés ordinairement, soit plus, soit moins obliquement. Il en est de petits qui, partis d'un feuillet, s'atténuent et cessent d'exister sans en [atteindre un autre. En outre, on observe un plus grand nombre de variétés que sur le lit de l'ongle, quant aux différences d'épaisseur et d'écartement des feuillets, quant au nombre des feuillets secondaires qui surmontent leurs faces latérales ou le fond des sillons que les premiers limitent. Ces variétés sont plus ou moins nombreuses dans une même espèce animale d'un point à l'autre du *lit de la corne* frontale et tout naturellement aussi d'une espèce animale à l'autre.

Ces feuillets atteignent une épaisseur de 0<sup>mm</sup>,1 et même plus sur la partie moyenne de la longueur de l'axe osseux chez le mouton, et leur hauteur reste au-dessous de la moitié de

ce chiffre, l'atteint ou ne le dépasse guère. Leur bord libre est généralement de même épaisseur que le bord adhérent.

Au contraire, les papilles rapprochées qui surmontent le bord libre de ces lamelles atteignent sur le mouton une longueur de 0<sup>mm</sup>,3 et plus, allant au double vers la jonction de la corne à l'épiderme. Ce qu'elles offrent aussi de remarquable, c'est la manière dont elles sont inclinées dans la même direction de bas en haut, ou mieux suivant la direction du feuillet qui les porte.

Sans insister davantage sur ces particularités morphologiques, nous examinerons principalement la texture et l'évolution du *lit* ou *matrice* des cornes frontales et de ses feuillets. Cette matrice, qui s'étend de l'apophyse osseuse à la substance cornée, n'a qu'une épaisseur de 1 à 2 millimètres. Elle est constituée par un tissu fibreux dense, à faisceaux très serrés et pauvre en éléments cellulaires. Mais quand on approche des feuillets et des papilles qui les surmontent, on voit les cellules conjonctives augmenter de nombre et prendre d'abord la forme de corps fibro-plastiques, à nombreux prolongements anastomosés. A la périphérie des papilles, près de la membrane basilaire, il existe enfin une couche de tissu cellulaire, formé d'éléments embryoplastiques et fibro-plastiques. La peau couverte de poils et recouvrant la base de l'apophyse frontale montre toutes les transitions entre les papilles ordinaires du derme et les feuillets de la matrice des cornes.

Les organes homologues de l'ongle et du sabot des Mammifères, etc., se retrouvent également dans les autres groupes des Vertébrés. Ces organes existent sur les Oiseaux et les Reptiles (Lézards, etc.). Sur ces animaux, la formation cornée s'étend également du côté ventral ou plantaire. Mais il est à remarquer que le revêtement corné est toujours plus notable et d'une consistance plus grande du côté dorsal. Chez les Oiseaux, l'ongle ressemble à une griffe en général, surtout chez les Rapaces, où il constitue les *serres*. Chez les tortues, il est à noter que le bout de l'ongle, ainsi que les côtés latéraux, se continuent avec l'épiderme avoisinant, qui a une

dureté analogue. Cependant, du côté dorsal on observe un repli unguéal, ce qui n'a plus lieu du côté ventral. Nous verrons que sur les Amphibiens, Leydig a décrit des épaissements épidermiques semblables sur l'extrémité des doigts. Sur les Oiseaux, les productions cornées qui garnissent le bout des doigts sont des organes de perfectionnement qui affectent la forme d'un étui enveloppant toute la partie terminale de la troisième phalange. Ici comme sur les Mammifères, la configuration de ces formations dépend de la forme de la phalange. Chez le coq, par exemple, elles rappellent la *griffe* des Carnassiers et des Rongeurs. La peau du doigt, en arrivant à la portion supérieure ou proximale de la troisième phalange, constitue un repli circulaire semblable à celui qu'on observe chez les Mammifères. Ce repli a une hauteur de 2 millimètres à la face antérieure du doigt; de là il s'étend sur les parties latérales, qu'il contourne, pour former, à la face plantaire, un repli sous-unguéal qui descend jusqu'à la moitié de la longueur de la phalange. Ajoutons que le derme du repli sous-unguéal figure un épaissement analogue au relief plantaire des Carnassiers.

La peau du repli péri-unguéal est composée d'un corps muqueux épais de 0<sup>mm</sup>,08, et d'une couche cornée de 0<sup>mm</sup>,120. Les saillies du derme et les plaques cornées qui les surmontent, produisent les écailles qui recouvrent le tégument jusqu'au bord libre du repli. A ce niveau, on remarque la présence de nombreuses papilles, hautes de 0<sup>mm</sup>,06 environ. Au fond du repli, le derme se continue directement avec le derme péri-unguéal, qui est composé d'un tissu fibreux, fasciculé, très dense.

Le développement de l'ongle des Oiseaux est le même que celui des Mammifères. Le doigt chez l'embryon est primitivement conique, à pointe terminale, et le revêtement dermique et épidermique est semblable à celui du corps en général. Puis, dans un stade plus avancé, on voit l'épiderme former au niveau de la portion supérieure, une inflexion qui se creuse de plus en plus et aboutit à la constitution du repli péri-un-

guéal. A cette époque, le derme présente de nombreuses cellules embryoplastiques et fibro-plastiques. A partir de ce moment, l'épiderme qui recouvre les replis produit une substance cornée plus dense et plus dure, devenant la substance cornée unguéale. A la naissance, on trouve l'ongle complètement achevé; le derme péri-unguéal présente de nombreux corps fibro-plastiques, dont les prolongements donnent un aspect fasciculé au tissu phanérophone. L'épiderme montre, comme chez les Mammifères, un corps muqueux dont les assises superficielles se distinguent par une grande abondance de granulations foncées. Il se forme ainsi une couche pigmentée épaisse, dont les éléments transforment leur corps cellulaire en une substance cornée très dure.

Chez les Oiseaux, il existe dans certains groupes (*Gallinacés*) un prolongement osseux et corné analogue aux cornes frontales des ruminants. C'est l'organe qu'on connaît sous le nom d'*éperon*. En examinant ses rapports et sa constitution, on remarque qu'il est supporté par une apophyse osseuse qui part de la portion postéro-interne de l'os canon (métatarsiens soudés) à 2 ou 3 centimètres au-dessus du pouce ou doigt interne. Cette apophyse osseuse, dite *mandrin* ou *cheville*, a la forme d'un cône à base large de 1<sup>cm</sup>,5 et à sommet pointu; sa hauteur est de 4 centimètres. Le mandrin est la continuation directe de la substance osseuse de l'os canon. Il est formé entièrement de tissu spongieux. La surface est entourée d'un manchon de tissu fibreux, épais de 0<sup>mm</sup>,4 à 0<sup>mm</sup>,5, qui fait office de périoste par ses couches internes et de derme par ses couches périphériques. La surface externe est entièrement lisse, sans trace de papilles ni de crêtes. Elle est recouverte par l'épiderme, qui l'enveloppe comme une coiffe. Cet épiderme se subdivise en un corps muqueux, épais seulement de 0<sup>mm</sup>,03 à 0<sup>mm</sup>,04, auquel fait suite une couche pigmentée semblable à l'aire pigmentée de la matrice unguéale des Mammifères. Cette couche pigmentée a une épaisseur de 0<sup>mm</sup>,035. Les cellules qui composent ces deux couches ont les mêmes caractères que les éléments analogues de la matrice unguéale.



Enfin, le tout est tapissé par une couche cornée épaisse de 1 millimètre à 1<sup>mm</sup>,5, constituée par des cellules à couches concentriques. Ces cellules ont un corps cellulaire kératinisé et contiennent un beau noyau se colorant en rouge au picrocarmin.

## V

TISSU PHANÉROPHORE DES ÉCAILLES, DU BEC ET DU GÉSIER  
DES OISEAUX

Aux productions cornées précédentes se rattachent, par leur évolution et leur constitution, une série d'organes qui offrent chez les Oiseaux et les Reptiles des analogies manifestes. L'épiderme s'étend en surface, forme des plis et des replis qui correspondent à des saillies semblables du derme dont le revêtement sus-jacent évolue de façon à donner lieu à des plaques cornées. Nous pouvons comprendre dans cette catégorie les productions cornées du bec des Oiseaux et des tortues, ainsi que les écailles des pattes des Oiseaux et de la peau des Reptiles. « Chez les Oiseaux, dit de Blainville (*op. cit.*, p. 104), l'épiderme est en général excessivement mince dans toutes les parties de la peau qui sont recouvertes d'une plus ou moins grande quantité de plumes; mais, au contraire, dans celles qui sont nues sous ce rapport, l'épiderme devient fort épais, et il se dépose par tubercules ou par plaques plus ou moins grandes, dont la forme et la combinaison caractérisent assez bien les groupes naturels. C'est à ces plaques d'épiderme déterminées dans leur forme et leur saillie par la disposition du derme, que l'on donne le nom d'*écailles*. »

Le contraste est frappant, en effet, entre l'épaisseur de la peau aux endroits où elle est couverte d'écailles ou de plumes. Elle est fine et présente une mince couche cornée dans les régions munies de plumes, tandis qu'elle devient épaisse et dense sur les parties tapissées d'écailles. Le développement

nous rend compte de ces différences d'évolution de la peau. Quand les plumes vont se développer, l'épiderme constitue un bourgeon qui coiffe une saillie de forme semblable du derme. Sur les pattes et sur le bec, l'ectoderme s'étend principalement en surface; au lieu d'une formation spéciale, acquérant son individualité propre, on voit le derme constituer des crêtes recouvertes par l'épiderme. Celui-ci les tapisse de tous côtés, ainsi que les intervalles. En l'absence d'invagination épithéliale, les éléments de l'épiderme ont une évolution de tous points analogue à ce que nous avons signalé à diverses reprises chez les Mammifères aux endroits pourvus de productions cornées. Chez les Oiseaux, les écailles et les lamelles cornées du bec ont le même développement et aboutissent à la formation de phanères semblables.

Le meilleur procédé pour reconnaître ces analogies consiste à suivre l'évolution des écailles et des lamelles cornées. C'est ainsi qu'on observe sur les embryons de poulet jusqu'au dixième jour un revêtement épidermique à deux assises cellulaires et un derme qui est lisse, mais le onzième jour apparaissent des saillies dermiques semblables à celles que nous constaterons sur les jeunes couleuvres. En même temps, l'épiderme s'épaissit notablement à leur niveau. L'évolution de cette formation se rapproche à certains égards de celle de la papille plumeuse; elle en diffère cependant par une hauteur moindre et surtout par une évolution différente du tissu phanérophore.

Voici l'état où se trouve la peau qui revêt les pattes d'un canard au terme de l'incubation. Celles-ci sont déjà recouvertes d'écailles qui, vues de face, figurent chacune un carré plus ou moins régulier. Le diamètre dans un sens comme dans l'autre est de  $0^{\text{mm}},6$  à  $0^{\text{mm}},8$  en moyenne. Elle est séparée des écailles voisines par un sillon à trajet plus ou moins sinueux. Sur une coupe perpendiculaire à la peau, on voit qu'au niveau des écailles le derme est épais de  $0^{\text{mm}},240$ . A un faible grossissement, on aperçoit des fibres de tissu conjonctif s'entrecroisant en tous sens. Un grossissement plus fort montre

qu'elles ne sont autre chose que les prolongements des corps fibro-plastiques, qui sont d'une extrême abondance dans le derme à cette époque. La surface du derme est lisse et se trouve recouverte d'un épiderme de  $0^{\text{mm}},060$ , dont  $0^{\text{mm}},025$  pour le corps muqueux et  $0^{\text{mm}},35$  pour la couche cornée. Comment se comportent derme et épiderme au niveau des sillons qui circonscrivent les écailles ? Ceux-ci sont profonds de  $0^{\text{mm}},240$  et larges de  $0^{\text{mm}},120$  en moyenne. Le derme qui correspond au fond du sillon, au lieu d'avoir une épaisseur de  $0^{\text{mm}},240$ , n'a qu'un diamètre de  $0^{\text{mm}},100$  à  $0^{\text{mm}},120$  et est nettement délimité du tissu conjonctif sous-cutané ; autrement dit, la face profonde du derme est lisse et ne porte nullement l'empreinte des sillons dont est creusée la face superficielle. Quant à l'épiderme, il est constitué sur toute l'étendue du sillon de la même façon qu'à la surface de l'écaille ; son corps muqueux et sa couche cornée ont une composition analogue.

Cette description montre que les écailles des Oiseaux ont de grandes ressemblances de développement et de constitution avec les productions cornées, telles que les ongles et les sabots ; dans l'un et l'autre cas, l'épiderme évolue en tissu corné par kératinisation rapide (voy. Retterer, *loc. cit.*, p. 200) ; il forme des plis qui circonscrivent certains champs du derme jouant le rôle de matrice unguéale. Enfin ce tissu phanérophore devient peu à peu du tissu conjonctif complètement développé, comme c'est le cas pour le lit de l'ongle.

Chez les Oiseaux, les mandibules, généralement allongées, sont entourées d'un bec corné ou *thécorhynque*. Celui-ci est particulièrement dur chez les Granivores, les Carnivores, etc. Les bords du bec sont dentés quelquefois ; mais le canard, par exemple, a le bec garni de lamelles transversales. Quelle est la constitution de ce revêtement ? Sont-ce des organes cornés comme les écailles, des odontoïdes semblables à celles que nous avons observées dans la cavité buccale de certains Mammifères ? Ou bien leur forme et leur structure rappellent-elles les dents ?

Nous commencerons encore par l'examen de l'état embryonnaire. Nous citerons sur ce sujet les observations d'Edward G. Gardiner (*Développement du bec*, in *Archiv f. mikrosk. Anat.*, 1884), qui a étudié l'évolution du bec chez un certain nombre d'Oiseaux. Le sixième ou septième jour de l'incubation, l'embryon de poulet montre un maxillaire supérieur dont l'extrémité antérieure est tapissée déjà d'une couche cornée formant une petite saillie opaque. Cette élévation est la première ébauche de ce qu'on a appelé la « dent de l'œuf » (*Eizahn*) chez les Oiseaux. A cette période, l'épiderme y est composé d'une couche profonde, muqueuse, et d'une couche subcornée superficielle, que l'auteur nomme *épitrichium*, comme l'a fait Kerbert. Celui-ci est constitué par des cellules qui ne s'aplatissent pas au fur et à mesure qu'elles s'éloignent du corps muqueux, mais deviennent ovales ou piriformes. Ces cellules semblent réunies par des parois cellulaires épaissies et contiennent une quantité de granulations très réfringentes. Certains auteurs prétendent y avoir constaté la présence de sels calcaires. Les granules et les composés minéraux seraient la cause de l'opacité de la dent de lait.

Au début, toutes ces cellules sont pourvues d'un noyau très apparent, mais bientôt celui-ci semble disparaître.

Au second stade, les cellules du corps muqueux subissent les modifications qui aboutissent à la formation d'une véritable couche cornée. C'est ainsi que se forme cet organe, qui d'après Yarrel (*Zool. Journ.*, 1826) servirait au poulet à briser la coquille.

Plus tard on observe, sur le bord des mâchoires du poulet, ainsi que des autres oiseaux, une série de saillies qui apparaissent de la même façon que les papilles dermiques chez les Mammifères. L'ectoderme qui les recouvre subit à leur niveau une kératinisation beaucoup plus notable que partout ailleurs. Il se produit ici un phénomène de tous points analogue à ce que nous avons signalé chez les Mammifères : plus les crêtes ou élévations dermiques augmentent de nombre et de

volume, plus l'épithélium qui les recouvre devient dur et épais.

A la place des papilles, on observe chez le canard une série de lamelles qui se constituent d'une façon semblable. L'examen du bec d'un jeune canard près de son éclosion montre les particularités suivantes :

Sur la face externe des mandibules, la peau est déjà garnie d'une couche cornée. De plus, on remarque que du bord libre des mandibules et du côté de la face interne partent des lamelles cornées transversales ayant déjà une longueur de 1 millimètre  $1/2$ . Les coupes montrent qu'à cette époque déjà les mandibules sont recouvertes d'un derme lisse atteignant un diamètre de  $0^{\text{mm}},420$  environ, sur la surface externe du maxillaire supérieur, et, tapissée par un épiderme dont le corps muqueux a un diamètre de  $0^{\text{mm}},06$ , et la couche cornée de  $0^{\text{mm}},024$ . Les cellules de cette dernière montrent de beaux noyaux jusqu'aux assises superficielles.

Si nous considérons maintenant une section longitudinale des lamelles du maxillaire supérieur, nous voyons qu'elles représentent une série de plis du chorion. Elles sont hautes de  $0^{\text{mm}},420$ , larges de  $0^{\text{mm}},240$  à la base et de  $0^{\text{mm}},140$  vers le sommet. Tandis que le chorion est constitué par des faisceaux du tissu conjonctif, les plis ne sont encore composés à cette époque que par une masse lamineuse, riche en éléments embryoplastiques et fibro-plastiques. L'épiderme recouvre les plis et les espaces qui existent entre eux; il en résulte une série de sillons profonds de  $0^{\text{mm}},360$  et larges de  $0^{\text{mm}},024$ . Cet épiderme a un corps muqueux de  $0^{\text{mm}},024$  et une couche cornée de  $0^{\text{mm}},06$ , dans laquelle les noyaux sont bien apparents et se colorent en rouge par le picrocarmine au milieu du corps cellulaire teint en jaune.

Nous pouvons conclure de ces observations que le développement et la constitution de ces productions sont ceux des *odontoïdes* chez les Mammifères. Mais ces saillies cornées existent-elles seules dans toute la classe des Oiseaux et ne trouverait-on pas dans le bec de certains d'entre eux des dents véritables?

Après avoir découvert les dents de lait chez les jeunes Baleines, Étienne Geoffroy Saint-Hilaire se mit à étendre, dès 1806, sa *théorie des analogues* à tout le règne animal. Quel fut l'étonnement du monde savant quand l'illustre anatomiste annonça le 11 juin 1821, devant l'Académie des sciences, qu'il avait découvert également un système dentaire chez les Oiseaux! « Les deux bords des demi-becs (sur deux fœtus de perroquet) étaient garnis de dentelures et plus loin tout le pourtour des mâchoires est garni de dents ou plutôt, pour rester, quant à l'expression, dans les limites de l'observation oculaire, tout ce pourtour est garni de corps blancs, ronds et plus larges à l'extrémité. C'est une régularité, notamment à la mâchoire supérieure, qui rappelle tout à fait le système dentaire des Mammifères. Les bulbes du fond de la bouche sont écartés, ceux de devant ou du milieu, contigus. »

La dissection lui montra une autre série de bulbes, retenus par un cordon de nerfs et de vaisseaux. « En cet état les bulbes nous parurent être tout à fait dans la condition des germes dentaires d'un fœtus humain qui ne serait parvenu qu'à deux ou trois mois de formation. »

En un mot, Geoffroy Saint-Hilaire admit que les Oiseaux ont, dans le jeune âge, une ébauche dentaire comme les Mammifères, avant de posséder un bec orné.

Plus tard, certains auteurs allèrent jusqu'à assimiler la substance dure qui entoure ce germe dentaire chez les Oiseaux à la véritable dentine ou ivoire.

Fraisse (*Ueber Zähne bei Vögeln*, Wurzburg, 1880) examina une jeune Perruche de dix jours et trouva que la mâchoire supérieure était munie de trois de ces prétendues dents, et la mâchoire inférieure de dix. En soumettant les deux maxillaires à une série de sections, il vit que le nombre de ces dents était beaucoup plus notable qu'il ne l'avait cru d'abord après un simple examen à l'œil nu. Examinées au microscope, les coupes montrent que la mâchoire supérieure, par exemple, est garnie d'une série de *papilles* riches en vaisseaux sanguins. Celle-ci est tapissée d'une substance qui ressemble, à

s'y méprendre, à de la dentine. En effet, elle paraît traversée par une série de lignes, à direction parallèle, ou bien elle présente une série de points pouvant figurer la section de canalicules. Enfin le tout est recouvert d'une coiffe cornée extérieure ou superficielle. Cette coiffe ressemble à la dentine d'une dent véritable, dont la pulpe serait représentée par la papille vasculaire. Mais, en y regardant de plus près, on reconnaît la constitution cellulaire de toutes les parties qui revêtent la papille.

Nous avons déjà vu combien le corps muqueux de Malpighi est peu développé comparativement à la couche cornée sur l'éperon du Coq. Eh bien, les papilles du bec sont immédiatement recouvertes par des cellules lisses, dont l'espace, qui longe primitivement le noyau, est occupé par de l'air. Sur un certain nombre de petites papilles, on peut suivre toutes les transitions entre les cellules nucléées du corps muqueux et les éléments cornés remplis d'air.

Fraisse a examiné principalement les *Perruches ondulées*, mais il a constaté les mêmes faits sur d'autres espèces de Perroquets.

Cuvier a donc pleinement raison quand il dit que les papilles des Perroquets se trouvent recouvertes plus tard de substance cornée.

Les conditions sont exactement les mêmes dans la mâchoire inférieure; mais ici les papilles sont plus serrées et se trouvent en relation intime avec l'os, qui en enveloppe le fond, de manière à *figurer une série de petits alvéoles*. Cela explique le terme employé par E. Blanchard.

Chez les Tortues, on rencontre des dents cornées identiques. Owen parle des *alvéoles* qu'il a vus dans les mâchoires des Trionyx.

Comment ces papilles se développent-elles? Sur des embryons de *Mélopsittacés*, on voit apparaître sur les bords des deux mâchoires des *crêtes dermiques*, séparées les unes des autres par des plis épidermiques. Elles représentent les lamelles bien connues du bec de Canard.

Sur le bord antérieur de la mâchoire inférieure il se forme une série de petites papilles, en relation les unes avec les autres et dirigées directement en avant. Les crêtes du maxillaire supérieur se raccourcissent également pour prendre la configuration d'une dent.

Toutes ces papilles reçoivent une quantité énorme de vaisseaux sanguins (fait qu'on peut rapprocher de l'influence vasculaire sur la kératinisation que j'ai signalée dans l'ergot et la châtaigne du Cheval); et peu après, l'épithélium évolue de telle sorte qu'il se transforme rapidement en une couche cornée, prise par beaucoup d'auteurs pour de la dentine.

Sur des Perroquets plus âgés et, surtout chez l'*Amazona* et le *Psittacus melanocephalus*, les papilles s'allongent notablement, mais restent très molles et flottent, après l'ablation de la coiffe cornée, dans les liquides à la manière d'une touffe filamenteuse.

On voit par ce qui précède que les Perroquets ont un bec corné analogue à celui des Oiseaux aquatiques, tels que l'Oie, le Canard et surtout le *Mergus*, avec cette différence que les dents cornées ne sont pas recouvertes chez ces derniers d'une seconde couche cornée lisse, mais sont terminées par une pointe acérée fonctionnant toute la vie comme de véritables dents cornées.

Les Oiseaux de marécage et les Grimpeurs sont les seuls qui soient munis de ces organes. En rapprochant ce fait des découvertes paléontologiques, on voit également que les Oiseaux grimpeurs, tels que l'*Archæopteryx*, étaient seuls armés de dents. L'Archéopteryx n'en possède, d'après Carl Vogt, que deux, visibles seulement à la loupe. Les *Odontornithes*, découverts en Amérique, ressemblent, en ce qui touche la conformation générale du squelette, beaucoup plus aux Oiseaux qu'aux Sauriens. Ils ont notamment (*Hesperornis*) des dents placées dans une longue gouttière vers l'extrémité postérieure de la mâchoire inférieure. Marsh suppose que la portion antérieure était dépourvue de dents et recouverte d'un manteau corné.



Chez l'*Ichthyornis*, les dents sont implantées dans de véritables alvéoles. Toutes ces dents seraient recouvertes d'une couche d'émail.

Nous voyons donc, en résumé, que les Oiseaux fossiles possédaient peut-être des dents émaillées, tandis que certains Oiseaux actuels n'ont que des *dents cornées*. Il y a même des savants qui estiment que les dents des Oiseaux fossiles ne seraient que les portions calcifiées de la couche superficielle de la papille.

Avant de quitter les Oiseaux, il est nécessaire que nous donnions quelques éclaircissements sur l'appareil servant au broiement des matières alimentaires, situé dans la partie moyenne du tube digestif. La puissance de cet appareil est représentée par la couche musculaire commune, mais sa résistance est due à un produit corné semblable à ceux qui recouvrent les téguments extérieurs.

Quelle est la constitution de ce revêtement singulier qui a pris naissance dans une portion du tube digestif intermédiaire entre deux muqueuses servant essentiellement à la sécrétion des sucs gastrique et intestinal? En effet, il commence vers la fin de la deuxième dilatation ou ventricule succenturié des Oiseaux et va s'épaississant au fur et à mesure qu'elle s'étend vers le troisième estomac ou gésier. C'est une substance homogène qui recouvre l'épithélium proprement dit, qui fonctionne comme plaque de broiement et dont l'action est puissamment renforcée par la présence de petits cailloux siliceux.

D'où provient cette couche cornée? Pendant longtemps on l'a regardée comme un produit épithélial. Leydig (*Arch. Anat. Phys.*, 1854, p. 33) a avancé le premier qu'elle ne serait que le résultat de la sécrétion des glandes gastriques. Celles-ci figureraient une série d'organes glandulaires dont l'épithélium se continue avec l'épithélium pavimenteux de la muqueuse. Ce serait ce revêtement épithélial qui sécréterait la matière homogène, dure, qui se concrèterait en une couche cornée atteignant une grande épaisseur sur les Oiseaux granivores, herbivores et insectivores.

M. Cazin (*Comptes rendus*, 14 décembre 1885) a tout récemment repris l'étude du développement de la couche cornée du gésier. Il considère également les plis et les replis de la muqueuse comme des glandes véritables. Cattane avait déjà regardé ces organes comme résultant de l'invagination d'un épithélium cylindrique simple, semblable à celui de l'intestin. Cazin a trouvé, au contraire, que l'épithélium qui leur donne naissance et qui est supporté alors par un chorion lisse est déjà stratifié au moment de leur formation. Les cellules profondes de cet épithélium sont allongées et montrent des prolongements effilés, qui prennent un grand développement et arrivent, vers le huitième jour, à perforer la couche superficielle transparente, à aspect homogène. Cazin estime, après Leydig, Wiedersheim et d'autres, que ces prolongements sont l'effet d'un *courant de sécrétion*, qui possède une consistance assez grande pour conserver en quelque sorte son individualité dans toute l'épaisseur de ce revêtement *provisoire* (couche homogène) du gésier.

C'est au douzième jour qu'on aperçoit la première ébauche des prétendues glandes. Elles se présentent d'abord sous forme de légères ondulations, qui correspondent à de très légers plis se manifestant à la surface du chorion. Ces plis s'accroissent, et, vers la fin du seizième jour, la surface du gésier se rapproche de celle de l'adulte. En même temps la sécrétion provisoire fait place à la véritable couche cornée, qui prendrait naissance à l'intérieur des glandes, sous forme de courants parcourus par de fines stries parallèles.

Cazin décrit, en outre, une disposition très intéressante au niveau du sommet des plis de la muqueuse : « A l'orifice des glandes, le revêtement (épithélial), formé de grosses cellules muqueuses, se continue sur le sommet des travées conjonctives formant la charpente de la couche glandulaire, et fait dans la couche cornée des saillies qui se traduisent sur les coupes perpendiculaires par des flocons très élégants ; sur ces coupes, on observe, en outre, au-dessus de chacun de ces flocons, une file verticale de figures en forme de croissant, situées à

des intervalles à peu près égaux. » Il pense que ces croissants sont produits par une sorte de desquamation du revêtement superficiel de la couche glandulaire. En d'autres termes, les éléments épithéliaux tapissant les plis de la muqueuse sécrèteraient en premier lieu la couche cornée amorphe et en second lieu seraient entraînés eux-mêmes après elle sous forme de traînées épithéliales.

Dans une seconde communication (*Comptes rendus*, 3 mai 1886) M. Cazin a précisé davantage la structure du gésier comparée à celle du ventricule succenturié. Celui-ci présente de petites glandes en tubes et ne serait recouvert que d'une simple couche de mucus mélangé de débris épithéliaux. Dans la portion intermédiaire entre le ventricule succenturié et le gésier, les glandes en tubes sont plus développées, mais la surface libre de la muqueuse offre le même revêtement muqueux. Dans le gésier, les glandes en tubes sont plus allongées et plus nombreuses. En même temps, la structure du revêtement interne devient plus compliquée. Ce revêtement (*couche cornée*) se montre formé à la fois par la sécrétion des glandes en tubes, qui s'élèvent sous forme de colonnettes, tantôt verticales, tantôt obliques par rapport à la surface de l'estomac, et par la sécrétion de l'épithélium superficiel de la muqueuse, qui unit les colonnettes entre elles et se présente comme une masse moins dense, se colorant moins fortement, résistant généralement moins bien à l'action de la potasse à 40 degrés et renfermant une quantité de noyaux et de débris cellulaires. L'épithélium muqueux superficiel de l'estomac ne serait, pour l'auteur, que la continuation, sous une répartition différente, de l'épithélium des glandes muqueuses de l'œsophage.

L'interprétation adoptée par M. Cazin pour expliquer la formation de la couche cornée serait donc la suivante : au lieu de mucus ordinaire, les éléments épithéliaux du gésier sécrèteraient une sorte de mucus susceptible de devenir concret et de se transformer en une couche cornée amorphe.

Le développement de la muqueuse stomacale et la formation de la plaque cornée me semblent être tout autres. Il en

est ici comme de toutes les substances cornées : prises d'abord pour des sécrétions, elles ne résultent réellement que de l'évolution spéciale des éléments épithéliaux qui, au lieu de se détruire par liquéfaction, ne font que subir des modifications structurales intimes. Nous sommes en présence d'un *produit*, et non d'une sécrétion. Ce fait nous paraît démontré par la texture cellulaire de la couche cornée, quoique les cellules se déforment au fur et à mesure qu'elles deviennent plus superficielles et s'approchent du moment de leur chute.

L'examen de la muqueuse du gésier aux divers âges et l'anatomie comparée nous aideront à comprendre le mécanisme de formation de la couche cornée.

Sur le poulet de onze jours, le chorion du gésier est lisse et le revêtement épithélial se compose d'une ou plusieurs couches d'éléments prismatiques, sans trace de couche cornée. Il est vrai que la zone superficielle épaisse de  $0^{\text{mm}},02$  se colore moins énergiquement que la couche profonde sous l'influence des réactifs, tels que le picrocarmin et l'hématoxyline. Sur le poulet de 8 millimètres de long, le chorion se subdivise en une couche profonde de  $0^{\text{mm}},07$ , d'où partent une série de plis ou villosités hautes de  $0^{\text{mm}},360$  et larges de  $0^{\text{mm}},010$  à  $0^{\text{mm}},015$ . Ces villosités sont tapissées sur toute leur superficie par une couche épithéliale de  $0^{\text{mm}},008$  d'épaisseur constituée par des cellules nucléées fixant énergiquement le picrocarmin. Il résulte de cette disposition que le revêtement épithélial qui revêt un espace intervillositaire simule une glande en tube. Le conduit excréteur de cette prétendue glande est remplie par une masse qui se confond au sommet des villosités avec les parties voisines. C'est ainsi que se produit une couche superficielle épaisse de  $0^{\text{mm}},150$ . Quelle est la constitution de cette dernière? Est-ce un produit de sécrétion comme le veulent Leydig et la plupart des auteurs qui l'ont suivi? Est-ce du mucus concret? L'examen histologique appliqué à cette couche sur l'embryon de poulet de 8 millimètres de long montre qu'elle est composée d'éléments cellulaires polyédriques plus ou moins aplatis, de  $0^{\text{mm}},006$  à  $0^{\text{mm}},007$ , dont le corps

cellulaire s'est épaissi dans ses portions périphériques et s'est soudé à celui des éléments voisins. Les cellules rappellent par leur disposition l'aspect d'une coupe de moelle de sureau. Les travées sont représentées par la fusion de la portion périphérique du corps cellulaire, se colorant en jaune rougeâtre au picrocarmin. Le contenu des éléments cellulaires paraît plus homogène, et le noyau n'est plus apparent dans la plupart d'entre eux.

En comparant cette phase embryonnaire d'un Oiseau granivore à ce qui existe à l'état adulte chez une Buse (*Buteo*) qui est carnivore, on voit que dans ce cas il y a encore une couche cornée, mais beaucoup plus mince. Les villosités ou plis de la muqueuse ont une hauteur de  $0^{\text{mm}},4$  en moyenne et une largeur de  $0^{\text{mm}},012$  à  $0^{\text{mm}},015$ . Elles sont constituées par un tissu conjonctif fasciculé. Les intervalles intervillositaires ont un diamètre de  $0^{\text{mm}},04$ , ils sont remplis par des éléments cellulaires arrondis de  $0^{\text{mm}},006$  à  $0^{\text{mm}},008$  se colorant en jaune orangé dans la portion profonde et sur la partie sus-jacente à la surface de la villosité. Mais, si l'on considère l'axe de la moitié superficielle de l'espace intervillositaire, on le voit rempli par une colonne homogène d'un diamètre de  $0^{\text{mm}},012$  et se continuant, vers la superficie, avec la couche cornée. D'où provient cette colonne de substance d'apparence homogène? Est-ce un produit ou une sécrétion? Sous l'influence du picrocarmin elle se teint énergiquement en rouge, mais à la superficie elle se confond avec la couche cornée colorée en jaune par le même réactif. Par la dissociation et les coupes fines, on reconnaît des éléments cellulaires nucléés dans cette colonne. On peut les suivre jusque dans la couche cornée qui présente un certain nombre de noyaux encore bien manifestes chez la Buse adulte. Nous assistons, par conséquent, ici à une modification des cellules épithéliales analogue à celle que nous avons signalée chez les Mammifères pendant un certain stade de la vie embryonnaire (voy. Retterer, *loc. cit.*, p. 150) : même dans les régions où, plus tard, la kératinisation se fait à l'état adulte sans l'intermédiaire du *stra-*

*tum granulosum*, il y a passage graduel des cellules du corps muqueux aux éléments se teignant d'abord en rouge, puis en jaune. Chez la Buse où la couche cornée est peu prononcée, on observe ces mêmes modifications pendant toute l'existence; en d'autres termes, les cellules épithéliales jeunes, qui tapissent la surface des villosités, subissent peu à peu un changement tel dans leur corps cellulaire ou protoplasma, que celui-ci fixe énergiquement les matières colorantes, comme le fait le *statum granulosum* de l'épiderme. Simultanément, le protoplasma des éléments devient plus consistant, se fusionne avec celui des éléments voisins, et il en résulte une substance homogène, amorphe au premier abord. Mais l'évolution du corps cellulaire n'est pas terminée à ce stade; comme dans l'épiderme, le protoplasma semble devenir de plus en plus ferme et, à la suite de cette modification, il ne s'imprègne plus des matières colorantes neutres. Sous l'influence du picrocarmin, il devient jaune comme la couche cornée de l'épiderme dont il partage les propriétés physiques et chimiques.

Chez les granivores adultes (po ule) les éléments épithéliaux élaborent directement la substance cornée sans passer par les modifications des cellules du *statum granulosum*. C'est un phénomène de tous points identique à celui qu'on observe dans la région unguéale des Mammifères adultes.

La disposition, si bien décrite par M. Cazin, des colonnettes provenant des espaces intervillositaires et reliées latéralement par une masse moins dense, trouve son explication toute naturelle dans notre interprétation. Les cellules qui coiffent le sommet des plis de la muqueuse subissent la kératinisation, comme celles qui existent dans les espaces intervillositaires. Mais examinées au même niveau, elles se trouvent être à un stade moins avancé, et par suite, leurs noyaux sont encore bien apparents et ressemblent davantage à un élément cellulaire.

Nous voyons, par conséquent, qu'à l'origine le résier est muni d'une muqueuse semblable à celle de l'intestin; mais plus tard il se produit ici un phénomène analogue à celui que nous avons signalé dans le vestibule rectal (voy. Retenir,

*Journal de l'anat. et de la physiol.*, 1884, p. 398) : le chorion se couvre de plis qui deviennent un tissu phanérophore ; les éléments épithéliaux qui les tapissent affectent bien à leur surface la disposition des glandes en tubes ; mais leur évolution est différente. Au lieu de résoudre leur substance en une masse fluide ou muqueuse, elles passent par toutes les modifications chimiques et physiques qui caractérisent la kératinisation. Elles deviennent un phanère qui a une texture, des propriétés et des usages semblables au revêtement corné du bec.

## VI

## TISSU PHANÉROPHORE DES ÉCAILLES DES REPTILES

Chez les Reptiles, dit de Blainville (*loc. cit.*, p. 126), « on peut regarder les écailles comme n'étant autre chose qu'une sorte de saillie ou de pincement du derme et de ses couches superficielles. Leur solidité n'est due qu'au grand développement de la partie épidermique. Si ces légères modifications de la peau sont circonscrites par des lignes ou espaces où l'épiderme est beaucoup plus mince, et si elles sont très peu élevées, il en résulte des *plaques écailleuses* ; si elles s'élèvent davantage sur le plan de la peau, mais verticalement, elles forment des *tubercules écailleux* ; enfin si ces saillies sont déprimées et s'appliquent obliquement sur la peau de manière à s'imbriquer les unes aux autres, ce sont les *écailles* proprement dites, surtout si la partie épidermique de ces écailles acquiert un très grand développement ; mais elles ont peu d'analogie avec les véritables écailles des poissons ».

En se fondant sur la constitution si différente qu'on remarque dans les productions variables portant dans la série des Vertébrés, le nom d'*écailles*, de Blainville arrive à diviser les écailles en trois genres (*loc. cit.* p. 126) :

1° *Écailles épidermiques*. a. Rنفlement ou pincement

de la peau (*plaques et tubercules squameux* qu'on voit sur les pattes des oiseaux et sur les tortues). — *b.* Lames obliques s'imbriquant comme les tuiles des toits (écailles des Reptiles).

2° *Écailles dermiques*, quand il se développe dans le derme une partie solide plus ou moins muqueuse ou osseuse qui s'imbrique : c'est la véritable écaille des poissons.

3° *Écailles piliques ou phanériques*. Exemple : écailles des Pangolins, qui sont de véritables ongles pour de Blainville.

Heusinger (*System der Histologie*, Eisenach, 1822) décrit déjà les écailles des Sauriens comme des saillies du derme sur lesquelles l'épiderme s'épaissit sous forme d'écailles cornées. Mais c'est surtout Leydig qui a définitivement établi que, chez les divers Reptiles, les écailles rentrent dans la catégorie des produits papillaires. Elles ne sont en somme autre chose que des élévations de la peau, de même que les poils et les plumes.

Quel est le rôle du derme dans le développement des écailles chez les Reptiles? Comment est constitué leur tissu phanérophore?

Il s'agit d'abord de voir la composition de la peau en général chez les Reptiles. L'épiderme, en particulier, est-il formé des mêmes couches que chez les Vertébrés supérieurs? Les uns, Leydig et Cartier, ont admis à la surface de la peau de ces animaux une membrane amorphe, une véritable cuticule, comme on l'a constaté sur beaucoup d'Invertébrés.

Cœnraad Kerbert (*Ueber die Haut der Reptilien u. anderer Wierbelth*, in *Arch. f. mic. Anat.*, 1876, p. 210) décrit cette couche superficielle de l'épiderme sous le nom d'*assise épitrichiale*. Il a montré qu'elle est constituée par des cellules polygonales de 0<sup>mm</sup>,018 à 0<sup>mm</sup>,02 pourvues çà et là d'un noyau. Il est facile de s'assurer que ce sont des cellules épidermiques arrivées au dernier stade de leur évolution et correspondant aux éléments les plus superficiels de la couche cornée des Mammifères. Au-dessous de l'épitrichium se trouve la *couche cornée* proprement dite, composée d'éléments nucléés, comme



c'est le cas de la partie homologue des Mammifères. Puis vient le réseau de Malpighi avec ses diverses rangées cellulaires.

Quant au derme, il est essentiellement constitué par un entre-croisement de faisceaux conjonctifs entre lesquels existent de nombreux faisceaux sanguins, des nerfs et des cellules pigmentées.

On sait, depuis Heusinger, que le derme s'ossifie fréquemment chez les Reptiles. Outre les Crocodiles et les Tortues qui sont pourvus d'écussons osseux, les Scincoïdes se distinguent parmi les Sauriens par la présence d'écailles osseuses dans la peau.

Sans nous occuper à présent de ces derniers organes, examinons comment se produisent les formations tégumentaires durcies qui sont connues chez les Reptiles sous le nom de tubercules, verrues, écailles, scutelles, etc. C. Kerbert (*loc. cit.*, p. 228) a suivi ce développement sur le *Tropidonotus natrix*. A l'époque où les fentes branchiales se ferment, l'embryon est pourvu d'une peau qui présente un épiderme à deux assises cellulaires et un derme lisse constitué par des cellules mésodermiques, avec quelques fibres conjonctives. Plus tard, par exemple sur les embryons de 67 millimètres, on voit paraître de petits tubercules sur les portions latérales du cou. Les coupes montrent, en effet, des saillies provenant de la prolifération des couches superficielles du derme. Ce sont les premières traces des papilles. Elles sont constituées par une accumulation de cellules conjonctives plus abondantes et plus serrées que dans les portions voisines. L'épiderme s'est légèrement épaissi à ce niveau, mais sans présenter de différences notables avec ce que nous avons constaté dans la période précédente.

Ce premier stade, en dernière analyse, rappelle en tous points le développement des plumes et des poils. C'est partout, en dernière analyse, une simple saillie dermique, et le bourgeon épidermique allant à sa rencontre serait une formation secondaire. Pour la plume, il en serait de même,

d'après Studer et d'autres. Les écailles, les plumes et les poils sont donc des produits *homologues*.

Plus tard, il y a divergence dans l'évolution. L'éminence pileuse s'entoure peu à peu des éléments du bourgeon épidermique et se trouve refoulée au fond des couches sous-cutanées. Pour les plumes et les écailles, il n'en est pas de même. Leurs papilles s'élèvent, au contraire, pour constituer des saillies coniques, libres. En ne considérant que l'écaille, on voit que son grand axe est d'abord perpendiculaire à la peau, mais bientôt après elle s'incline en arrière. En même temps, l'épiderme y subit les modifications qui permettent d'y distinguer un réseau de Malpighi, un *stratum granulosum* et une couche cornée terminée par l'*épitrichium*. La kératinisation des éléments profonds amène la constitution de l'écaille de l'adulte. Insistons encore sur ce fait que la papille est constituée partout par du tissu conjonctif plus lâche que le derme sous-jacent, qui présente des faisceaux connectifs plus denses, à direction principalement horizontale. Cependant ces derniers émettent au niveau de chaque écaille un faisceau oblique qui gagne la papille qu'elle traverse obliquement et arrive près du sommet libre.

Au moment de l'éclosion, le jeune Reptile est pourvu d'écailles semblables à celles de l'adulte. Les Crocodiliens actuels ont des écailles cornées et des écussons osseux, ces derniers résultant de l'ossification des corps papillaires, comme cela existe chez les Tatous. Les écailles cornées ont la texture et les fonctions des écailles cornées des Serpents et des Tortues. Entre les écailles et les écussons se trouve toujours une couche de Malpighi qui est l'assise de renouvellement des cellules cornées.

## VII

## TISSU PHANÉROPHORE TÉGUMENTAIRE CHEZ LES AMPHIBIENS

Les Reptiles nus ou amphibiens (*nudipellifères*) ont l'enveloppe cutanée dépourvue « de véritable épiderme, de tout appareil phanéreau » (de Blainville). Cependant cet auteur ajoute plus loin (*loc. cit.*, p. 142) que les Pipas ont la peau plus sèche que les Crapauds ; elle est couverte d'un très grand nombre de petits tubercules ou grains, comme crétacés.

Nous avons déjà eu l'occasion (p. 11) de décrire l'épiderme des Amphibiens, qui commence à montrer une assise cornée dès que l'animal vit alternativement dans l'eau et sur la terre ferme. Se forme-t-il dans certaines régions des organes ressemblant aux odontoïdes ? F. Leydig a signalé chez les Amphibiens diverses productions dermiques et épidermiques qui paraissent devoir y être rapportées. Chez la Grenouille, par exemple, les saillies de la paume de la patte présentent des cellules qui sont surmontées à leur extrémité libre d'une espèce de coiffe de nature homogène, laquelle ne serait qu'un produit cuticulaire.

On observe encore des saillies de la peau sur les extrémités des Amphibiens ; elles paraissent destinées à durcir la surface cutanée de ces régions pour l'adapter à l'action de creuser, de maintenir la femelle, etc. C'est ainsi que le *Bufo calamita* possède des extrémités digitales, recouvertes par un épiderme corné. Sur le *Bufo vulgaris*, on remarque, à l'époque de la reproduction, une verrue qui munit le pouce. C'est une papille dermique qui se revêt de saillies cornées.

Bibron et Duméril avaient déjà noté que chez le *Bombinator igneus*, « le dessus du corps est entièrement couvert de verrues..., et parfois hérissé de petites épines ». Les individus jeunes présentent surtout cette conformation. Une

section pratiquée sur la peau des Crapauds montre qu'outre diverses saillies cuticulaires, il existe de grosses épines constituant une sorte de peigne corné. Leydig a trouvé dans la peau du *Bufo vulgaris* des dépôts de *concrétions calcaires*. Sur d'autres Amphibiens, on assiste à un durcissement plus notable du derme. Chez les *Ceratophrys dorsata*, il existe dans la région dorsale une grande plaque osseuse cruciforme. Mais ce sont les callosités rugueuses consistant en saillies dermiques et recouvertes de substance cornée, qui sont les formations dures les plus fréquentes chez les Amphibiens. Les Tritons du Midi, le *Pleurodeles Waltli*, possèdent des épines analogues sur les flancs.

La plupart des Batraciens sont pourvus, sur le bord interne des pattes postérieures, d'un *tubercule*, que les uns ont regardé comme le rudiment d'un *sixième* doigt, et que les autres considèrent tout simplement comme un organe de copulation. Chez quelques-uns, cette production renferme un squelette cartilagineux ou osseux et est armée d'une pointe cornée.

## VIII

### TISSU PHANÉROPHORE DES POILS ET DES PLUMES

Chez les Vertébrés à *sang froid* (Poissons, Batraciens, Reptiles), la peau nue peut s'armer de pièces cornées ou osseuses, destinées à un usage analogue à celui des ongles et des cornes, qui ne se développent qu'en certains endroits spéciaux des téguments chez les Vertébrés à *sang chaud*. En effet, la peau des Oiseaux et des Mammifères se revêt d'organes particuliers, ayant pour but de protéger l'animal contre le milieu ambiant et principalement contre une déperdition fâcheuse de la chaleur de l'organisme. Les poils et les plumes étant mauvais conducteurs de la chaleur et emprisonnant une couche d'air, isolent, pour ainsi dire, l'animal de l'atmosphère

enveloppante, de manière à maintenir la température interne constante. Aussi voyons-nous les poils, par exemple, devenir plus rares chez les Mammifères vivant habituellement dans l'eau, et la peau se modifier d'une autre façon pour remplir son rôle protecteur.

Voilà pourquoi nous allons trouver, dans ces deux classes d'animaux, outre les papilles recouvertes d'un épiderme ordinaire, des papilles surmontées de ces productions spéciales. Nous avons à considérer principalement l'évolution de ce tissu phanérophone.

« Le poil, dit de Blainville (*loc. cit.*, p. 65), est composé d'un bulbe producteur et d'une partie cornée produite, que l'on désigne le plus communément sous le nom de poil proprement dit ou sous des dénominations particulières, d'après quelque consistance de forme, d'usage et de position de l'animal. »

Nous n'avons pas à faire ici la description détaillée du poil,

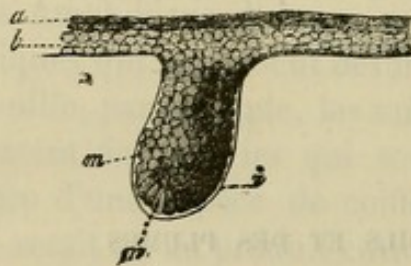


Fig. 1 (1).

qu'on trouve dans les livres d'histologie. Nous ne ferons que rappeler les parties essentielles qui entrent dans sa constitution et qui sont nécessaires pour comprendre cette étude comparative. Supposons une dépression des deux membranes (derme et épiderme), de façon que l'épi-

derme rentre en doigt de gant dans le derme. Nous aurons un sac dont la paroi dite folliculaire ou follicule du poil comprendra de dehors en dedans : 1° une membrane connective provenant du repli mésodermique et limitée par la membrane basilaire (fig. 1, *i*); 2° une enveloppe épithéliale, laquelle n'est que la continuation de l'épiderme qui s'est enfoncé dans le

(1) Germe pileux du front, pris sur un embryon humain de seize semaines,  $\frac{250}{1}$  (d'après Kölliker). — *a* = couche cornée de l'épiderme; *b* = couche muqueuse; *i* = membrane basilaire qui existe à la surface du derme; *m* = cellules basilaires.

derme (*gaine externe de la racine*). C'est du fond de cette formation que s'élèvera le poil : à cet effet, la couche mésodermique produira, à l'extrémité inférieure du follicule, une saillie homologue comme forme et structure aux papilles cutanées (fig. 2, *h*). Elle soulèvera, en s'en coiffant comme d'un bonnet, les assises ectodermiques du follicule. Il est aisé de comprendre que les éléments épithéliaux (*bulbe*), qui tapissent immédiatement la papille, se trouvent dans des conditions spéciales de bonne nutrition (la papille est très vasculaire), se

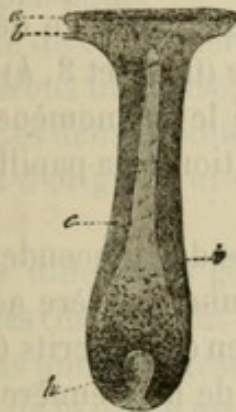


Fig. 2 (1).

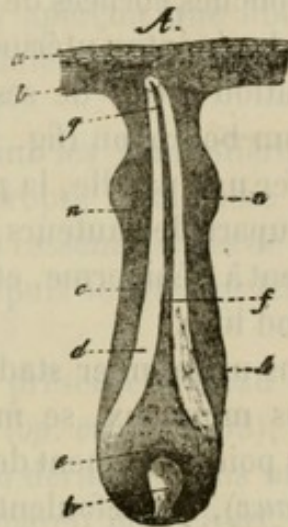


Fig. 3 (2).

kératinisent plus vivement que la couche cornée cutanée, et que, bridés de tous côtés par les gaines de la racine (fig. 3, *c* et *d*), ils ne peuvent pas s'étaler en surface, mais consti-

(1) Germe d'un poil de sourcil de 0<sup>mm</sup>,475 de longueur et grossi 50 fois; les cellules internes y forment un cône distinct. On n'y voit pas encore de poil, mais la papille y est dessinée (d'après Kölliker). — *a* = couche cornée de l'épiderme; *b* = couche muqueuse; *c* = gaine externe de la racine du follicule futur; *i* = membrane basilaire amorphe à la face externe de cette gaine; *h* = papille du poil.

(2) Germe pileux du sourcil, dont le poil, long de 0<sup>mm</sup>,630, vient de naitre et n'a pas encore percé au dehors. La gaine interne s'élève au-dessus de la pointe du poil, et deux épaisissements verruqueux (*nn*) de la gaine externe se montrent sur les côtés du goulot du follicule : ce sont les rudiments des glandes sébacées (d'après Kölliker). Mêmes lettres que plus haut. — *d* = gaine interne; *e* = base du poil; *f* et *g* = poil.

tuent, en restant intimement soudés, une tigelle cornée (*f* et *g*) qui n'est autre chose que le *poil*.

On voit que ce qui imprime un cachet particulier au poil, c'est la situation profonde de la partie productive ou papille et le glissement de la partie produite (poil proprement dit) dans un manchon ectodermique.

Malgré la complication de ces phénomènes, l'embryologie nous enseigne que les diverses parties constituant le poil prennent naissance comme nous l'avons vu faire aux papilles et aux couches cornées de l'épiderme. Vers la fin du troisième mois de la vie intra-utérine, l'épiderme devient le siège d'une prolifération active de ses éléments en certains points. Il en résulte un bourgeon (fig. 1) qui s'enfonce dans le derme et ira coiffer une papille, la *papille pileuse* (fig. 2 et 3, *h*).

La plupart des auteurs estiment que le phénomène initial appartient à l'épiderme, et que l'apparition de la papille se fait en second lieu.

« Dans un premier stade, les cellules de la seconde rangée du corps muqueux, se multipliant d'une manière active en certains points, forment des nodules bien circonscrits (*nodules épithéliaux*), qui refoulent les cellules de la première rangée du côté du derme. Vis-à-vis de chacun de ces bourgeons épithéliaux, on observe, dans le derme lui-même, un groupe de petites cellules connectives rondes (*nodule connectif*.) » (Ranvier, *Traité technique*, p. 894.)

D'autres observateurs, Reissner, Goëtte, soutiennent, par contre, que c'est le bourgeon mésodermique, s'élevant sous forme de saillie, qui provoque la multiplication des cellules ectodermiques. Quoi qu'il en soit, il ne résulte pas moins de ce développement que la paroi externe conjonctive du follicule, appelée quelquefois *adventice*, correspond à la couche superficielle du derme, comme la papille, qui est, répétons-le, l'homologue d'une papille ordinaire.

En suivant les faisceaux du derme, on constate qu'en approchant de l'*adventice* ils prennent une direction longitudinale, puis on voit les fibres connectives devenir de plus en

plus fines, et enfin sous la membrane vitrée ou basilaire (basement membrane) le tissu mésodermique a tous les caractères du tissu phanérophore (*éléments fibro-plastiques et embryoplastiques* très abondants).

Cette couche présente, dans les poils tactiles des divers Mammifères, des particularités de structure qui sont en rapport avec le rôle spécial qu'ils remplissent.

La papille du poil n'étant qu'une papille énorme offre une structure semblable à ce que nous avons vu (p. 15); le tissu lamineux est assez consistant, on y aperçoit une fibrillation assez confuse et de nombreuses cellules conjonctives à l'état embryoplastique.

A côté de ce phanère caractérisant les Mammifères, nous en décrirons un autre, la *plume*, propre à la classe des Oiseaux. Ces deux productions ont des ressemblances de composition et d'origine qui ont frappé depuis longtemps les anatomistes.

« Les différences générales que présente la peau dans la classe des Oiseaux, dit de Blainville (*op. cit.*, p. 103), consistent dans une plus grande finesse du derme et dans une sorte de luxe de la partie produite de l'appareil phanéreux, devenu non seulement un corps protecteur et cohibant de la chaleur qui s'exhale du corps de l'animal, mais encore un organe accessoire de l'appareil de la locomotion, d'où il s'en est suivi un bien moindre développement dans l'activité du sens du toucher. »

« La *plume* et les *poils*, dit Gegenbaur (*Anat. compar.*, trad. française, p. 550), occupent, tant par leur extension dans les deux divisions supérieures des Vertébrés que par les particularités qu'ils présentent, une place importante parmi les conformations épidermoïdales de la peau. On a l'habitude de considérer ces deux sortes de productions comme très voisines et offrant, soit dans leurs rapports avec la peau, soit dans leurs conditions, une grande analogie. »

L'auteur regarde la plume comme une formation assez différente du poil, par la raison que la *première ébauche de la*



plume est représentée par une saillie en forme de mamelon et non comme une dépression des téguments. Cependant nous rappelons le fait déjà signalé (p. 75), à savoir que certains auteurs attribuent la naissance du poil à un soulèvement qui débiterait sur la surface dermique.

Malgré les différences d'aspect et de conformation entre ces deux phanères, la plume se compose, comme le poil, d'une portion mésodermique (la *paroi conjonctive du follicule* et la *papille*) et d'une portion ectodermique (*tube corné, tige, barbes, barbules, crochets*).

Studer a étudié le développement des plumes dans une thèse inaugurale (Bern., 1873). Je n'ai pu me procurer ce travail où il s'agit surtout des plumes du Poulet et du Pigeon.

Le même auteur (*Beitrag zur Entwicklung der Feder*, in *Zeitsch. f. wissensch. Zoolog.*, 1878) a repris l'étude du premier duvet sur le Pingouin (*Aptenodytes Pennanti*, *Eudyptes papua*) provenant de la terre de Kerguelen aux environs d'*Accessible Bay*.

Le premier duvet apparut le vingtième jour de l'incubation.

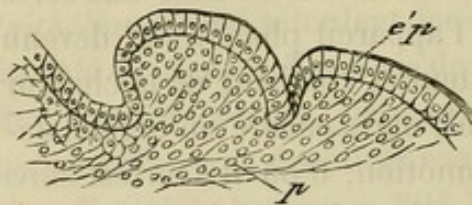


Fig. 4 (1).

La région de la tête, du cou et du ventre était recouverte d'éminences moins allongées que celles qui se trouvaient déjà sur le dos et sur les ailes.

Sur les coupes on voit que l'ectoderme se compose d'une couche cornée formée de cellules aplaties et d'une couche muqueuse représentée par une assise unique d'éléments prismatiques. Les éminences plumières sont de simples protubérances qui se sont développées aux dépens des couches superficielles du derme. Elles ont soulevé les deux couches ectodermiques. Les phénomènes

(1) Première ébauche de la plume d'un embryon de Pingouin de vingt jours, région ventrale (d'après Studer). — *p* = saillie mésodermique devenant l'ébauche de la papille plumeuse; — *ep* = épiderme.

consécutifs de l'évolution sont les mêmes que sur le Poulet. L'éminence s'allonge et s'amincit vers la pointe. En même temps sa base pénètre dans le derme, qui l'entoure à la manière d'une poche. C'est ainsi que se constitue le follicule de la plume. Les éléments du derme sont en continuité directe avec ceux du follicule et de la papille, laquelle n'est autre chose que le bulbe de la plume.

Pendant que ces phénomènes se passent, les cellules basilaires de l'épiderme prolifèrent abondamment sur toute la périphérie de la papille. Il se forme ainsi une couronne rayonnante de saillies épidermiques autour de la papille plumifère. Ces saillies constituent des replis épidermiques dont les bords sont occupés par les cellules prismatiques se continuant vers le centre avec des éléments qui subissent la kératinisation. Sappey (*Anat. descriptive*, 1872, t. III, p. 602) a très bien exposé les analogies et les différences du poil et de la plume : « Quant aux plumes, si différentes des poils, lorsqu'elles ont acquis tout leur accroissement, elles en diffèrent, en réalité, très peu au début de celui-ci. De part et d'autre, on observe un follicule du fond duquel s'élève la papille. Chez les Mammifères, la papille est recouverte par un poil toujours unique ; chez les Oiseaux, elle est recouverte par un pinceau de poils. Chez les premiers, la couche cornée de la tunique interne du follicule s'arrête à la base du poil ; chez les seconds, elle remonte sur le pinceau du poil, et l'embrasse dans sa cavité d'abord parfaitement

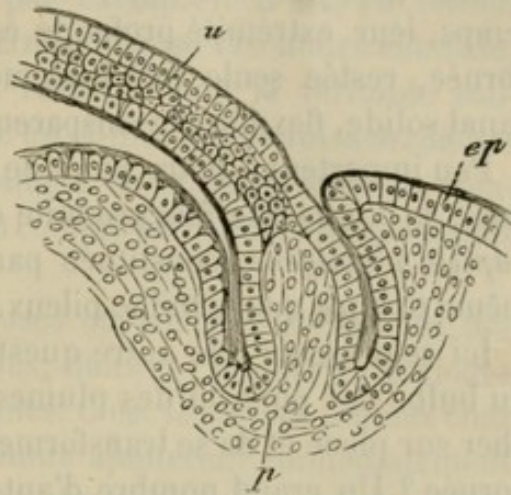


Fig. 5 (1).

(1) Stade plus avancé du développement d'une plume provenant des ailes chez le Pingouin (d'après Studer). — *u* = rudiment de la plume. Mêmes lettres que plus haut.

close. Mais bientôt l'enveloppe cornée du pinceau s'entr'ouvre vers sa partie supérieure; par cet orifice s'échappe alors tout le pinceau. Puis, le contenu et le contenant croissent rapidement en longueur et en épaisseur. Pendant cet accroissement, les poils se disposent à droite et à gauche de la tige cornée pour constituer les barbes de la plume. En même temps, leur extrémité profonde est résorbée, et la substance cornée, restée seule inférieurement, affecte la forme d'un canal solide, flexible et transparent. »

Peu important à notre point de vue ces différences d'évolution : la plume une fois produite est pourvue, au fond, d'une *papille plumigène*, constituée par un tissu phanérophore de même texture que le bulbe pileux.

Ici se présente une autre question : le tissu phanérophore du bulbe des poils ou des plumes est-il capable de se dessécher sur place et de se transformer directement en substance cornée ? Un grand nombre d'auteurs ont soutenu cette opinion, et aujourd'hui on trouve encore imprimé, dans nombre d'auteurs classiques, que *l'âme de la plume n'est que la papille desséchée*. Ainsi Reichert, Schrenk, etc., ont avancé que la moelle du tuyau de la plume ne représente que les restes de la pulpe ratatinée et modifiée; de même Nathusius a cru prouver, à deux reprises différentes, que la substance médullaire des différentes productions cornées (piquants du Porcépic en particulier) provient non pas des cellules cornées qui se modifient, *mais d'un tissu qui est une transformation directe de la substance connective de la papille*.

M. Mathias-Duval (*Étude de quelques papilles vasculaires*, in *Journal de l'anat. et de la physiologie*, 1873), à qui nous empruntons ces détails bibliographiques, a fait une étude complète de ce point controversé. Les dissections et l'examen histologique lui ont montré que les vaisseaux de la papille du poil s'étendent au delà de la partie renflée, mais le prolongement allongé dans lequel ils pénètrent ne représente que le sommet de la papille et non la substance médullaire du phanère. Les poils tactiles du museau du Chat, du Lapin offrent

des vaisseaux sanguins qui parcourent une certaine longueur de l'axe du poil. Mais, faits importants à noter, « le tissu qui entoure les vaisseaux et qui forme à leur niveau la partie centrale du poil est un tissu presque amorphe, vaguement fibrillaire, une forme embryonnaire du tissu conjonctif (comme le tissu de la pulpe dentaire par exemple). C'est, en second lieu, à partir du point où se termine l'anse vasculaire centrale, qu'on trouve dans l'axe du reste du poil la véritable substance médullaire classique, c'est-à-dire des cellules arrondies ou polyédriques, à cavité distincte de la paroi, souvent aplaties et ayant perdu leur noyau comme les cellules superficielles de l'épiderme. »

D'autres productions pileuses ou cornées présentent des papilles vasculaires semblables, dans les premières périodes du développement de ces organes. C'est le cas des plumes chez la plupart des Oiseaux. Mais nous ajouterons immédiatement qu'il y a des espèces où cette disposition persiste pendant toute l'existence, comme nous le verrons sur le Pingouin.

Les poils jeunes du Hérisson offrent également une papille centrale qui se prolonge assez loin dans leur intérieur. Mais, comme pour les plumes, à mesure que le poil se développe, cette papille reste stationnaire et même s'atrophie et se rétracte.

Le piquant du Porc-épic présente les plus grandes analogies avec la plume de l'Oiseau : 1° une couche corticale de substance dure, cornée ; 2° de celle-ci partent une série de prolongements qui se ramifient dans l'intérieur et entre les mailles desquels on trouve des cellules volumineuses, à parois minces, à cavité pleine d'air. Ce dernier tissu correspond exactement à la moelle de la tige de la plume. Enfin le tissu phanérophore est représenté par une petite papille, qu'on trouve à la base de la racine du piquant du Porc-épic.

Voilà les faits que l'observation a permis à M. Mathias-Duval de constater. Partout le tissu phanérophore se montre avec ses caractères ordinaires : d'abord puissamment développé, il devient d'une importance moindre à mesure que le

phanère fait éruption et acquiert son volume et ses dimensions normales. Mais nulle part les lamelles cornées du tube du piquant ou de la plume ne dérivent directement du bulbe plumeux ou pileux.

*Tissu phanérophore des plumes.* — « Le tuyau de la plume est primitivement rempli par la pulpe vasculaire (*papille plumigène*); chez l'animal adulte, il renferme des lamelles

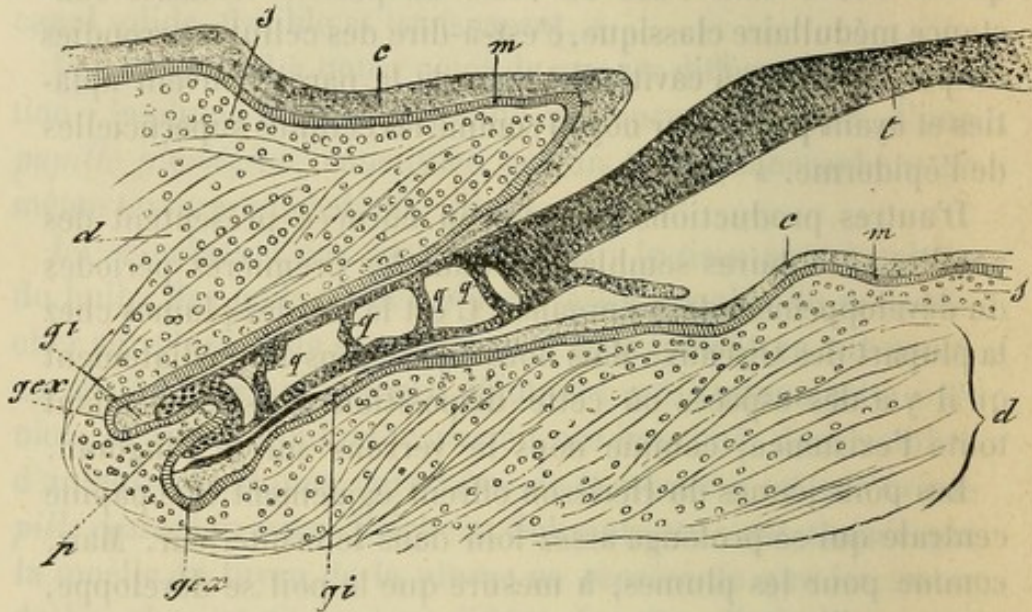


Fig. 6 (1).

grisâtres, transversales ou obliques et entre-croisées : c'est ce qu'on appelle la *moelle du tuyau de la plume*.

« Si l'on étudie l'énorme papille vasculaire des plumes d'un jeune Pigeon, on remarque qu'à mesure que la plume se développe, la papille tend à s'atrophier : cette atrophie commence par son extrémité supérieure. » (Math. Duval, *op. cit.*, p. 25.)

(1) Section longitudinale d'une plume de l'aile chez le Pingouin (d'après Kerbert),  $\frac{84}{1}$ . — *cc* = couche cornée de l'épiderme; *m, m* = corps muqueux de Malpighi; *P* = papille persistante; *q, q, q, q* = cloison du tube corné; *gex* = corps muqueux de la gaine externe de la plume; *gi* = couche cornée de la même gaine; *T* = tige de la plume; *dd* = derme; *s, s* = couche superficielle du derme, qui est en continuité avec la papille de la plume.

Il résulte de ces recherches que la papille plumigène ne se dessèche, ne se momifie en aucune de ses parties. La papille se rétracte, au fur et à mesure du développement de la plume par atrophie ou par résorption; mais jamais elle ne se transforme en lamelles cornées. Quand la plume est complètement développée, « la pulpe ne se présente plus que sous la forme d'une papille fungiforme, encore très vasculaire et à limites très nettes; au-dessus d'elle, on voit les lamelles (cornées) d'autant plus serrées qu'elles sont d'une formation plus récente » (Mathias-Duval, *ibid.*).

Hâtons-nous d'ajouter qu'il y a pourtant quelques exceptions à cette atrophie de la papille. Nous citerons le Pingouin. Les plumes de cet Oiseau se composent, d'après Kerbert (*loc. cit.*, p. 257) d'un tube corné, dans lequel la papille ne s'est pas atrophiée, comme chez les autres Oiseaux. Le tube corné de la hampe est renfermé dans un follicule dont la face interne est tapissée par une couche épidermique qui se continue avec l'épiderme de la peau. Le corps muqueux de ce dernier formerait la *gaine externe* (fig. 6, *gex*) du follicule, et la couche cornée constituerait la *gaine interne* (*gi*). Tandis que chez les autres Oiseaux, la gaine externe se kératinise plus ou moins, elle reste à l'état d'éléments muqueux chez le Pingouin. Au fond du follicule, on trouve une papille très vasculaire (P) qui ne se dessèche pas ici, mais *persiste telle quelle pendant toute l'existence*. Elle est coiffée d'une couche épithéliale, qui se kératinise de temps en temps, et c'est ainsi que se produit la série de loges qu'on remarque dans le tube corné (*q, q, q*). Ce sont ces cellules épidermiques recouvrant le sommet de la papille qui président à l'allongement de la plume.

A l'encontre de Kerbert, je pense que la couche *gex* et la couche *gi* représentent la *gaine épithéliale externe seule* et que tous les éléments épithéliaux coiffant la papille concourent à la formation du tube corné de la plume. Ici comme dans le poil, la gaine épithéliale interne contribue à l'édification directe de la substance cornée du phanère plumeux et pileux.

## IX

## TISSU PHANÉROPHORE DES DENTS

A. *Mammifères*. — Comme nous l'avons indiqué plus haut, de Blainville reconnut des analogies de constitution et d'évolution générale des dents avec les organes tégumentaires, tels que les poils, les ongles, etc. Pour lui, les dents rentraient dans le groupe des *phanères*. Bien des années s'écoulèrent avant que les anatomistes fussent à même de prouver que les faits de développement répondaient à cette conception. Marcusen (1849) et Huxley (1854-1857) émirent, les premiers, l'opinion de la participation de l'épithélium à la formation des dents.

Quand Kölliker en 1863 (*Die Entwicklung der zahnsäkchen der Wiederkäuer Zeitsch. f. wiss. Zool.*, 1863) eut découvert l'origine épithéliale des organes de l'émail, une série de travaux vinrent éclaircir la genèse du follicule dentaire et la part qu'il fallait attribuer à l'ectoderme d'une part, au mésoderme de l'autre. Nous citerons les publications de Waldeyer (1865-1871), celles de Herz (1866), de Wendzel (1868), de Kollmann (1870). Legros et Magitot (*Origine et formation du follicule dentaire chez les Mammifères*, in *Journal de l'anat. et de la physiol.*, 1873) confirmèrent ces découvertes et purent étendre la théorie à la formation des dents permanentes. Ces deux auteurs indiquèrent nettement, mais à un point de vue très général, les analogies que présentent les phénomènes de l'évolution dentaire avec ceux du développement du follicule pileux : « Ici on voit, d'une part, un cordon épithélial qui descend de la couche de Malpighi au sein du derme ; puis sur un point de celui-ci apparaît le bulbe qui pénètre le premier, s'en fait un capuchon, tandis que de sa base se détachent les lambeaux qui formeront les parois du sac » (*op. cit.*,

p. 48). Une figure représentant la naissance du follicule pileux est destinée à mettre ces analogies hors de doute.

Au point de vue morphologique, ces similitudes sont évidentes; cependant des différences notables se remarquent dans le mode de développement et la constitution du tissu produit d'un côté, et du tissu phanérophore de l'autre. Quoique la question ait été peu étudiée sous ce dernier rapport, elle présente cependant un grand intérêt, quand on considère combien le tissu conjonctif peut offrir d'états d'évolution différents.

Comme pour les poils, l'ectoderme et le mésoderme participent à la formation des dents. On remarque d'abord un épaissement épithélial (fig. 7, 8, 9, *a*) (*bourrelet épithélial*), occupant la place que prendra plus tard le sillon labio-gingival, comme l'ont montré Pouchet et Chabry. Vu sa disposition, ces auteurs l'ont désigné sous le nom de *mur plongeant* dans la portion antérieure des mâchoires et de *mur saillant* dans la région molaire. Ce bourrelet gingival (*bourrelet épithélial*, Legros et Magitot; *crête ou rempart épithélial*, Kölliker, Waldeyer, Kollmann; *mur adamantogénique* ou *mur dentaire*, Debierre et Pravaz) donne naissance à la lame dentaire d'où partent les bourgeons épithéliaux (*c*) (*germes dentaires* ou *adamantins*), allant s'enfoncer, sous la forme d'un cordon, dans le mésoderme de l'arc maxillaire,

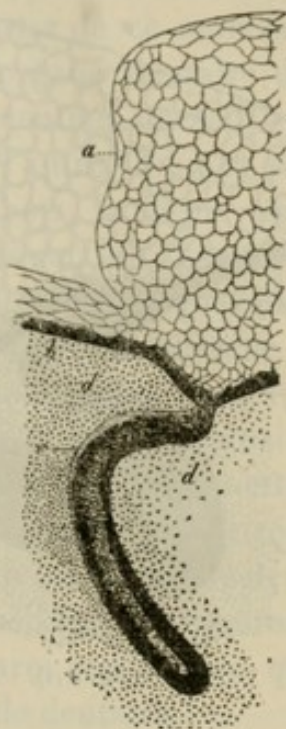


Fig. 7 (1).

(1) Fragment du palais d'un embryon de veau pris dans la région du bourrelet dentaire droit,  $\frac{100}{1}$  (d'après Kölliker). — *a* = épithélium du bourrelet dentaire, dont la portion extérieure n'est pas figurée; *b* = cellules prismatiques profondes ou cellules basilaires de l'épithélium; *c* = cordon folliculaire allant former l'organe ou le germe adamantin, continuation des couches profondes de l'épithélium; *d, d* = couches superficielles de la muqueuse.



comme font les bourgeons pileux dans la peau. C'est là l'origine de l'organe de l'émail, qui est de provenance ectodermique et constituera la portion épithéliale du follicule dentaire, de la même façon que le bourgeon pileux donnera naissance aux gaines épithéliales du follicule pileux. Remarquons seule-

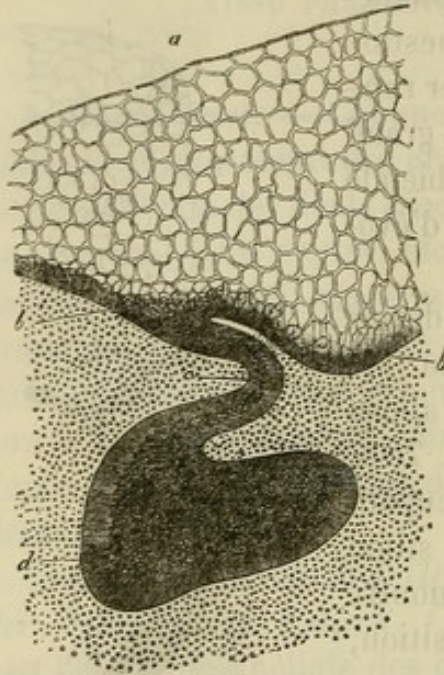


Fig. 8 (1).

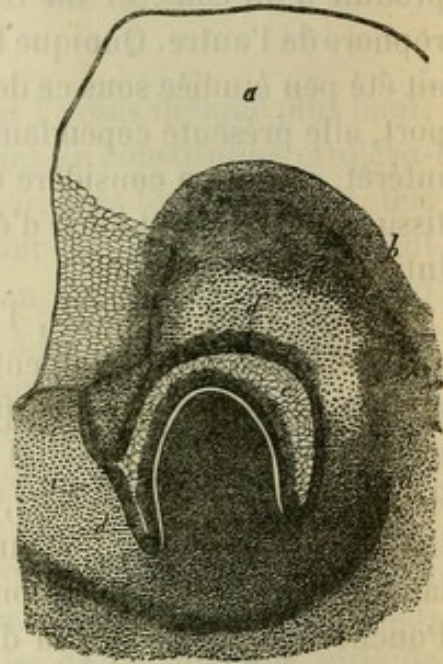


Fig. 9 (2).

ment qu'en ce qui concerne la dent, le follicule deviendra un véritable sac en perdant plus tard toute connexion avec l'épi-

(1) Fragment du palais d'un embryon de mouton pris dans la région du bourrelet dentaire droit,  $\frac{1}{4}$  (d'après Kölliker). Mêmes lettres que plus haut (fig. 7). — *d* = cellules externes et allongées de l'organe adamantin en voie de formation; *e* = cellules internes et arrondies.

(2) Fragment du palais d'un embryon de veau présentant le bourrelet dentaire droit,  $\frac{2}{4}$  (d'après Kölliker). — *a* = bourrelet dentaire, consistant essentiellement en un épaissement de l'épithélium; *b* = couches les plus profondes de l'épithélium; *c* = reste du germe adamantin uni à l'organe adamantin; *d, e, f*; *d* = couche externe de l'organe adamantin; *e* = épithélium gélatineux de l'organe adamantin; *f* = épithélium interne de l'organe adamantin ou membrane adamantine; *g* = germe dentaire; *h* = premier indice de la couche du tissu conjonctif plus dense du sac dentaire; *i* = portions externes de la muqueuse qui deviennent partiellement la couche molle interne du tissu conjonctif du sac dentaire.

ARTICLE N° 3.

thélium de la bouche. A mesure que ce sac augmente de volume, nous voyons se développer à sa rencontre un petit cône de tissu mésodermique embryonnaire, constitué par des éléments embryoplastiques et fibro-plastiques, des vaisseaux et des nerfs.

Jusqu'à cette époque les faits de développement sont identiques pour le poil et la dent. Mais, à partir de ce moment, c'est-à-dire de l'individualisation de l'organe dentaire dit germe dentaire, les différences vont s'accroître entre l'évolution des poils d'un côté, des dents de l'autre. Tandis que les premiers, ainsi que les ongles, les sabots, la corne, etc., deviendront des phanères dans lesquels les parties apparentes ne sont constituées que par les éléments ectodermiques plus ou moins modifiés, nous verrons que pour l'édification de la dent, non seulement l'ectoderme interviendra pour une large part, mais les éléments mésodermiques vont subir une ossification véritable. La connaissance de ces faits nous permettra de saisir les analogies que les phanères dermiques offriront dans les Vertébrés inférieurs. C'est ainsi que le follicule dentaire primitif, composé de cellules épithéliales, s'entourera d'une couche mésodermique propre ou paroi conjonctive, qui formera l'enveloppe extérieure du follicule dentaire.

Le *germe dentaire* est alors essentiellement composé : 1° de la *membrane adamantine* (fig. 8 et 9, *d*), représentant la couche interne de l'organe de l'émail ; 2° de la paroi conjonctive du sac dentaire (*h*, fig. 9) ; 3° de la *papille* ou *bulbe dentaire* (fig. 9, *g*).

La membrane adamantine, formée de cellules prismatiques, augmente en épaisseur par l'allongement de ces éléments. Mais on voit simultanément se déposer, au-dessous de la base de chaque cellule, une substance organique chargée de sels calcaires, élaborée probablement par les éléments de la membrane adamantine : ce sont les *prismes de l'émail*, que certains auteurs regardent tout simplement comme les cellules transformées de la membrane adamantine (fig. 10, *d*).

J. Renaut, cité par Debierre et Pravaz (*Contribution à l'o-*

*dontogénie*, in *Arch. de physiolog. norm. et pathol.*, 1886), considère l'émail comme un produit de la membrane basale vitrée des cellules de l'émail. Les cellules de l'émail comme les cellules de l'ivoire persistent à la formation de ces produits, donc elles ne se transforment pas.

Quoi qu'il en soit de ces interprétations, notons la faible épaisseur de l'édification ectodermique, sa résistance et sa dureté considérable à la surface de la dent, surtout quand on

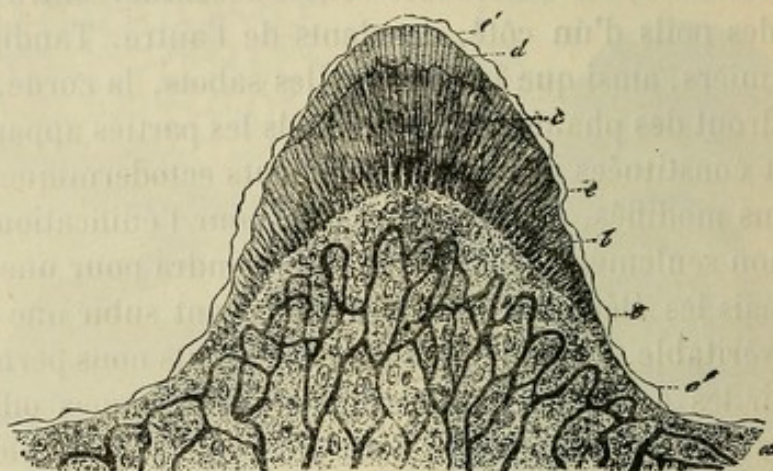


Fig. 10 (1).

la compare à la portion homologue du poil, de l'ongle et de la corne.

La paroi conjonctive du sac dentaire subit une évolution analogue. Nous avons mis en lumière autre part (voy. Retterer, *PÉRIOSTE*, *Dict. des Sciences méd. et Société de Biologie*, 30 janv. 1886) les liens de parenté du tissu osseux et du tissu lamineux, ce dernier fournissant dans un stade primitif les éléments qui, plus tard, produiront la substance osseuse. La comparaison de la paroi folliculaire conjonctive du germe

(1) Section à travers le sommet d'une molaire de fœtus humain, dans laquelle le développement de l'ivoire et de l'émail a commencé depuis peu (emprunté à Lent, cité par Kölliker). — *a* = papille ou pulpe dentaire avec ses vaisseaux; *b* = membrane dite de l'ivoire, constituée par les odontoblastes; *c* = ivoire développé; *d* = émail développé; *e* = couche membraneuse, membrane préformative.

nous rappellera des analogies pareilles. Le tissu lamineux qui enveloppe les gaines du poil restera toute l'existence à l'état de substance conjonctive plus ou moins développée. La paroi conjonctive du sac dentaire, au contraire, a une évolution plus complète.

Au moment et aux endroits où le chorion buccal se soulève et forme les papilles dentaires, il est constitué par du tissu conjonctif à l'état d'éléments embryoplastiques. Mais ce tissu évolue rapidement : c'est ainsi que sur un fœtus de Porc de 14 centimètres, le sac folliculaire conjonctif, traversé par de nombreux vaisseaux montre déjà des éléments fibro-plastiques fusiformes, dont les prolongements forment des faisceaux très nets et s'entre-croisent avec des fibres élastiques. En un mot, il se constitue des couches de tissu conjonctif capables de produire ici comme dans les membres, par exemple, les deux substances formant le squelette des Vertébrés. C'est un véritable tissu *squelettogène* pouvant élaborer, en effet, dans un *premier stade*, des éléments cellulaires arrondis ou polyédriques aboutissant à la formation du cartilage, et *dans un deuxième stade*, des cellules anastomosées jouant le rôle de *périoste*. L'anatomie comparée nous montre, en effet, que certains Mammifères, tels que les Herbivores, les Pachydermes, etc., ont un sac folliculaire dont la couche interne, enveloppant tout le germe dentaire, est constituée par des cellules arrondies ou polyédriques. Cette dernière figure une bande foncée, fixant énergiquement les matières colorantes et reste privée de vaisseaux sanguins. En suivant le développement de ces éléments, on voit qu'ils s'écartent les uns des autres par augmentation du corps cellulaire et par l'élaboration d'une substance amorphe, qui n'est autre chose que le cartilage. Le sac folliculaire joue donc, à ce stade, le rôle de véritable périchondre. Il est aisé de se rendre compte de sa présence chez ces animaux, quand on considère que les germes dentaires ont un volume notable et qu'ils ont besoin d'un tissu de soutien. Ce n'est donc pas un organe nouveau qui apparaît dans le follicule dentaire : le tissu conjonctif du sac

folliculaire évolue en parcourant toutes les phases des tissus squelettogènes : d'abord à l'état de tissu lamineux embryonnaire, il devient cartilagineux, et, plus tard, le tissu osseux (*cément coronaire*) viendra se substituer à ce dernier de la même façon que nous l'avons décrit pour le squelette.

Si, au contraire, la dentine et l'émail se produisent avant que le sac folliculaire passe à l'état de tissu squelettogène, il n'y aura du tissu osseux qu'à la surface de la racine. C'est le cas chez les Carnassiers, les Rongeurs, l'homme, etc. Nous voyons, par exemple, sur les molaires d'un jeune Chat de six semaines, le sac folliculaire présenter une membrane conjonctive fasciculée épaisse de 0<sup>mm</sup>,120. La couche préosseuse n'atteint encore que 0<sup>mm</sup>,020 à 0<sup>mm</sup>,030. A cette époque, il y a une ligne de démarcation nette entre cette couche préosseuse et la dentine de la racine. Plus tard ces deux couches offriront des rapports tout autres : au lieu d'être contiguës, elles seront continues. Le fait est aisé à expliquer ; il existe, en effet, à la portion profonde de la racine un endroit où le tissu de la papille passe à celui du sac folliculaire : à la partie supérieure de cette limite, il se produit de la dentine ; plus bas et tout autour de la racine, le sac folliculaire forme le tissu osseux du ciment. Voilà pourquoi on voit chez l'homme et les animaux pourvus uniquement de ciment radulaire, les ramifications des ostéoplastes entrer en communication avec les canalicules de la dentine et constituer là un véritable réseau anastomotique.

Le périoste alvéolo-dentaire est analogue, à bien des points de vue, au périoste des os. Sa constitution et ses attributs sont les mêmes. En effet, sa couche interne (par rapport à la dent) offre des cellules conjonctives qui ont tous les caractères des ostéoblastes et émettent de tous côtés de fins prolongements. C'est une véritable couche *ostéogène*, dont les éléments élaborent la substance préosseuse se transformant en substance osseuse par le dépôt des sels calcaires. Tel est le mode de genèse du *cément radulaire*, dont l'origine est la même que le tissu osseux non précédé de cartilage. Sur un Chat adulte,

le ciment radulaire a une épaisseur de  $0^{\text{mm}},20$  à la base, va s'amincissant vers le collet vers lequel il n'a que  $0^{\text{mm}},06$ ; la portion du sac folliculaire persistant et figurant le périoste alvéolo-dentaire a un diamètre de  $0^{\text{mm}},08$  et est composé du même tissu conjonctif fasciculé que le périoste des pièces squelettiques sur les animaux adultes. Le ciment qui se dépose dans des conditions particulières présente de nombreux corpuscules osseux et des stries perpendiculaires à la surface de la dent, sauf à la base de la racine, où les couches superficielles seules sont disposées parallèlement à la surface dentaire et montrent également des stries concentriques.

Les phénomènes évolutifs que présente enfin la papille dentaire sont en corrélation avec les précédents. Au début, elle ne figure, comme pour ce qui touche le poil, qu'une saillie du chorion composée de tissu lamineux à l'état embryoplastique. Bientôt les vaisseaux s'y montrent avec une richesse remarquable, et les éléments embryoplastiques deviennent des cellules fusiformes et étoilées. Peu à peu, on voit se développer à ses dépens et autour de la masse centrale de la papille, immédiatement au-dessous de l'organe de l'émail, une zone d'éléments périphériques qui lui formeront une véritable coiffe, non traversée par les vaisseaux (fig. 10).

« Ce sont des cellules longues de  $35$  à  $54 \mu$  et larges de  $4,5$  à  $10 \mu$ , pourvues d'un beau noyau vésiculeux et d'un ou de plusieurs nucléoles apparents. Ces cellules reposent à la surface de la pulpe, très serrées les unes contre les autres, presque à la façon d'un épithélium, dont elles diffèrent pourtant en ce qu'elles sont moins nettement délimitées du côté de leur base. Même, du moins dans les papilles jeunes, elles passent graduellement au parenchyme sous-jacent par une diminution graduelle de taille. » (Kölliker, *loc. cit.*, p. 848.)

Ces cellules allongées ont reçu le nom d'*odontoblastes* (fig. 10, *b*), puisqu'elles sont destinées à élaborer la dentine ou ivoire. Nous appelons surtout l'attention sur l'évolution spéciale de la papille dentaire, qui dans ces organes ne se borne pas à fournir les matériaux nutritifs au phanère, mais

contribue à l'aide et aux dépens de ses propres éléments, à édifier une des parties constituantes essentielle de la dent. L'origine du follicule pileux et du follicule dentaire est la même, mais, en raison du développement différent, la fin de chacun des éléments est tout autre.

Nous n'avons pas à discuter les différentes théories qui veulent expliquer la formation de l'ivoire. Nous rappelons cependant que les interprétations données généralement rapportent toute l'origine de la dentine à l'activité des éléments mésodermiques; on ne diffère en somme que sur le mécanisme, que l'on admette que l'ivoire résulte d'une transformation directe des odontoblastes ou qu'il est un produit d'élaboration du corps cellulaire des odontoblastes, lesquels persistent indéfiniment pendant toute l'existence de la dent. Mais il y a une autre manière de voir généralement abandonnée aujourd'hui: l'ivoire serait une formation ectodermique et se déposerait à la surface de la papille dentaire de la même façon que la substance du poil se forme au sommet du bulbe du poil. Leydig (1872) pense, comme nous le montrerons plus loin, avoir démontré ce fait chez les Serpents.

Pour notre part, nous estimons que l'origine mésodermique des odontoblastes réunit beaucoup plus de faits en sa faveur. L'anatomie générale parle également dans ce sens. Qu'on veuille bien considérer que la papille dentaire provient d'un bourgeon du sac dentaire, il paraîtra peu surprenant qu'il soit à même de produire une substance dure, dont la composition chimique est à peu près celle de l'os. Mais, comme la dentine se développe dans des conditions différentes de celle du ciment, ses caractères morphologiques s'en éloigneront notablement. En effet, dès que le bulbe dentaire est coiffé par l'organe épithélial de l'émail, l'évolution de la papille dentaire et du sac folliculaire conjonctif est différente. Sur un embryon de Porc de 14 centimètres de long, on remarque que la masse du bulbe est composée d'une infinité de cellules embryoplastiques arrondies, de 0<sup>mm</sup>,006 à 0<sup>mm</sup>,008, serrées les unes contre les autres, dont le noyau fixe énergiquement le carmin et

dont le corps cellulaire, de  $0^{\text{mm}},001$  à  $0^{\text{mm}},020$ , est mal délimité des éléments voisins. Ce tissu est très vasculaire.

Plus tard la papille sera composée d'un tissu toujours très mou et très souple : mais sur un Mammifère jeune, par exemple sur un Chat de quelques mois, la pulpe dentaire présente des éléments solidement unis les uns aux autres. On éprouve beaucoup de difficultés à les séparer par la dissociation. En examinant des fragments, fixés par l'alcool et colorés par le picrocarmin, on observe qu'ils sont constitués par des cellules dont le noyau teint en rouge est arrondi ou allongé, long de  $0^{\text{mm}},01$  à  $0^{\text{mm}},012$  et large de  $0^{\text{mm}},003$  à  $0^{\text{mm}},004$ . Autour du noyau se trouve un mince liséré de protoplasma, qui forme un prolongement assez notable aux deux extrémités. Le reste du corps cellulaire est devenu ferme, homogène, se colorant légèrement en jaune et présentant des granulations très fines teintées en rouge.

Quand la pulpe dentaire n'a pas subi l'action des acides, on reconnaît que le corps cellulaire des éléments paraît comme fusionné avec celui des éléments voisins. Sa substance est ferme, semble amorphe et est souvent imprégnée de grains phosphatiques. Sur les coupes, on observe que les corps fibroplastiques émettent de nombreux prolongements qui s'anastomosent et déterminent la formation d'un réseau semblable à celui du périoste. Les cellules qui forment la partie superficielle et périphérique constituent une couche analogue à la couche ostéogène de cette membrane, avec cette différence que celle-ci continue à posséder des capillaires, tandis que la rangée d'odontoblastes en reste privée. Mais les odontoblastes ont un rôle identique à celui des ostéoblastes : ils élaborent aux dépens de leur corps cellulaire une substance fondamentale dure, la dentine. L'inclusion de la papille dentaire dans l'organe de l'émail d'abord, dans le chapeau de dentine ensuite, nous explique peut-être la texture particulière de l'ivoire.

Que deviennent ces diverses parties chez les Mammifères, tels que certains Cétacés, où les dents s'atrophient et dispa-



raissent chez l'adulte ? Les recherches récentes de Pouchet et Chabry nous donnent les renseignements les plus circonstanciés sur ce sujet. « On sait, disent-ils (*op. cit.*, p. 182), que la découverte des dents chez les Baleines est due à Geoffroy Saint-Hilaire.

« Divers auteurs nous ont fait connaître depuis leur nombre et leur forme ; mais ce qui a trait à leur formation et à leur disparition est resté inconnu. Nous ne ferons pas l'histoire de cette question, qui a été résumée dans les *Archives de biologie* pour 1880, par M. Julin. Ce dernier a eu l'occasion d'étudier les follicules dentaires d'un embryon de *Balænoptera rostrata*, dont le maxillaire mesurait dans sa plus grande longueur 84 millimètres. Sur cet animal, les follicules se présentaient, suivant la description de M. Julin, dans un état de simplicité qui ne permet pas de les distinguer de ceux des autres Mammifères. Nos recherches, qui ont porté sur des fœtus d'une autre espèce et en général plus âgés, nous ont montré, au contraire, beaucoup de particularités nouvelles. »

Les figures et la description [de MM. Pouchet et Chabry nous éclairent principalement sur le mode d'évolution tout spécial des diverses parties du follicule quand celui-ci doit disparaître plus tard. « Sur le fœtus (*Balænoptera Sibbaldii*) de 30 centimètres, le chapeau de dentine va commencer à apparaître. La paroi celluleuse qui formait la surface extérieure convexe de l'organe adamantin s'est dissociée ; elle a complètement disparu vers le sommet de la dent et est réduite vers le milieu de la hauteur du germe en fragments épais. Le tissu lamineux se continue largement avec le tissu central de l'organe adamantin, qui a les mêmes caractères... » Sur le Balænoptère de 90 centimètres de long, « l'organe adamantin est réduit à sa paroi interne formée d'éléments volumineux, il est encore continu, mais très atténué vers le sommet, à travers lequel la pointe du chapeau de dentine va faire irruption et, par suite de l'absence d'émail, entrer en contact immédiat avec le tissu lamineux.

« En dehors de l'organe de l'émail on voit une capsule lami-

neuse assez bien délimitée, surtout vers la base du bulbe où il se continue avec la substance de la pulpe. Le chapeau de dentine est bien développé, épais de 40 à 50  $\mu$  au moins ; au sommet sa substance est homogène, creusée de canalicules ; la face externe est lisse, tapissée immédiatement par l'organe adamantin, la face interne est creusée d'excavations ou petites dépressions qui logent des cellules pressées les unes contre les autres. Ces cellules, qui occupent la place d'odontoblastes, sont dépourvues de prolongements dentinaires. La base ou les bords du chapeau sont, au contraire, formés d'une dentine caverneuse, logeant dans ses cavités de nombreuses cellules irrégulièrement distribuées et présentant l'aspect d'ostéoblastes, plus grosses toutefois et plus nombreuses que les cellules osseuses enveloppées dans le travail d'ossification du maxillaire. Le tissu de la pulpe présente également vers le sommet de la dent une modification remarquable : il est moins dense, avec de larges sinus vasculaires mesurant jusqu'à 30 et 40  $\mu$ . »

Nous retrouverons plus loin, quand nous considérerons les phanères de Poissons, des faits semblables, qui nous permettront d'établir des relations très étroites entre les odontoblastes et les ostéoblastes, entre la dentine et le tissu osseux.

Le Balænoptère de 1<sup>m</sup>,50 est pourvu de dents longues de 1 centimètre environ.

Ici « l'atrophie de l'organe adamantin a progressé, et il est réduit en lambeaux discontinus formant au sommet des dents de la mâchoire inférieure un amas conique, d'autres fois formant des couches irrégulières et stratifiées. Les cellules ont pris une apparence qui les rapproche d'un épithélium corné. Entre ces lambeaux de l'organe adamantin, le tissu lamineux ambiant est venu au contact de la dentine, à laquelle il adhère par places.

« La dentine au sommet du chapeau est perforée de canaux en nombre variable... A côté de ces canaux on remarque des perforations beaucoup plus larges..., qui admettent un nombre beaucoup plus grand d'éléments cellulaires (odontoblastes). En un mot, la dentine, primitivement compacte, est devenue

poreuse, et sa structure se rapproche de celle de l'os. Cette métamorphose est bien plus frappante lorsqu'on examine le bord du chapeau dentinaire. Celui-ci est extérieurement caverneux; il est formé de trabécules qui rappellent celles d'un os spongieux, et ces trabécules renferment dans leur épaisseur des cellules étoilées, qu'on ne peut mieux comparer qu'à des cellules ostéoblastiques. Le plus grand nombre de ces cellules sont anastomosées, soit entre elles, soit avec les cellules similaires qui tapissent extérieurement les trabécules...

« La face externe du chapeau de dentine est également tapissée de cellules provenant du tissu embryoplastique qui a pénétré au travers de l'organe adamantin. Chez les autres animaux ces cellules déterminent sur la face externe de la dent la formation du ciment; chez les Baleines, au contraire, la dent présente sur ses deux faces exactement la même structure, intermédiaire à celle de l'os. On ne peut donc ni affirmer ni nier la présence du ciment, car les deux tissus durs de la dent semblent ici confondre leur caractère. » (Pouchet et Chabry.)

Les auteurs n'ont pas eu l'occasion d'examiner de fœtus plus âgé : il leur a été impossible de dire ce que deviennent ces dents. « Toutefois on peut penser, en raison de ce que leur structure se rapproche de plus en plus de l'os, qu'elles doivent finir par se confondre avec le reste du maxillaire. »

Ajoutons d'après G. Pouchet (*Comptes rendus*, 19 octobre 1885) que chez le Cachalot les follicules dentaires existent en grand nombre dans la gouttière de la mâchoire inférieure. Chacun présente une pulpe, offrant ici l'aspect d'une colonne cylindrique, et enveloppée d'un chapeau de dentine, qui lui-même est tapissé jusqu'à la base par le tissu de l'organe adamantin. L'émail ne paraît pas exister, et l'auteur pense que si la dent ne s'atrophie pas comme celle des Balænidés, il faut sans doute en chercher la raison dans la formation précoce, à la surface de celle-là, d'une couche de ciment qui la protège après la disparition de l'organe adamantin.

Les dents existent également sur la mâchoire supérieure du Cachalot. Leur situation et leurs dispositions sont caractéris-

tiques. Elles sont placées en dehors d'une bande papillaire qui existe de chaque côté de la région palatine du Cachalot, et dont il est impossible de méconnaître l'homologie avec la région qui porte les fanons chez les Balænidés.

B. *Reptiles, Amphibiens et Poissons.* — En examinant les formations buccales des autres Vertébrés, on constate que les Monotrèmes, les Oiseaux et les Tortues manquent de dents véritables. Nous avons déjà fait remarquer que Gegenbaur considère cette absence de dents comme une rétrogradation, puisque les *Trionyx*, parmi les Tortues, en possèdent pendant la vie embryonnaire.

Quoi qu'il en soit, les autres Reptiles, les Amphibiens et la plupart des Poissons ont la cavité buccale garnie de dents.

Chez les Crocodiles, les dents sont coniques et implantées dans les alvéoles des maxillaires. « Chez les Sauriens, on rencontre tantôt une simple application des dents sur la gencive (Sauriens Pleurodotes), tantôt une pénétration graduelle dans la partie de la mâchoire qui les porte. Chez une partie des Sauriens (Acrodotes), les dents sont soudées au bord de la mâchoire. » (Gegenbaur.)

Les dents des Crocodiles et des Sauriens sont composées de dentine, d'émail et d'ivoire. L'émail ne recouvre que la couronne, et le ciment ne tapisse que la racine. Le ciment est très développé chez les Crocodiles. La cavité centrale renferme un bulbe dentaire également de forme conique.

Le développement des dents est identique dans les deux groupes et ressemble à celui des Mammifères. Il y en a qui apparaissent de fort bonne heure. C'est ainsi que, d'après Hoffmann (*Bronn's Klassen u. Ordnungen*), les embryons de Lézard et d'Orvet possèdent une dent remarquable, qui leur sert à ouvrir la coquille de l'œuf. Johannes Müller l'a découverte le premier dans le prémaxillaire des embryons de certains Serpents exotiques (*Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1841). Weinland l'a retrouvée plus tard sur les espèces européennes de Lézard et sur l'*Anguilla fragilis* et lui a imposé le nom de *dent de l'œuf*

(Eizahn). Cette dent est pourvue d'une pointe brillante de dentine traversée par des canalicules et d'une pulpe très développée. Nous mentionnons cette formation, qui disparaît dès la sortie de l'embryon, parce qu'elle a un usage analogue à une production cornée que nous avons vue se développer sur l'embryon de Poulet.

Les dents ont une texture identique à celle des Mammifères; elles se composent en effet de ciment, qui forme le socle de la dent, et de dentine coiffée par un mince chapeau d'émail. Le ciment fixe la dent à la mâchoire et se distingue de la dentine par l'absence de canalicules dentaires et par la présence de corpuscules osseux.

La dent est creusée d'une cavité qui est remplie d'une pulpe très vasculaire, composée essentiellement d'éléments cellulaires de petite dimension, lesquels émettent des prolongements, qui s'anastomosent; la pulpe est donc réticulée. Vers la périphérie, ils augmentent de volume, prennent une forme cylindrique ou fusiforme (*odontoblastes*). Ceux-ci envoient un prolongement dans l'intérieur des canalicules dentaires.

Les vaisseaux s'anastomosent largement dans la pulpe, de façon à constituer un réseau qui parvient jusqu'au niveau des odontoblastes.

Le développement des dents chez l'embryon a été bien étudié par Hoffmann, sur une espèce de *Monitor*. Comme cela se passe chez les Crocodiles, l'épithélium de la muqueuse buccale forme un bourgeon qui pénètre dans le chorion sous-jacent. On croirait voir une glande utriculiforme. C'est l'*organe adamantin*. On ignore s'il existe un sillon dentaire. La couche externe de l'organe adamantin se compose d'une assise unique de cellules prismatiques, qui est en continuité avec les cellules basilaires du corps muqueux. Les cellules qui remplissent l'intérieur de l'organe adamantin sont arrondies et se continuent directement avec la couche cornée de l'épithélium buccal. Puis on voit se produire une élévation du chorion; c'est la première ébauche de la papille dentaire. C'est elle qui élaborera les odontoblastes et la dentine, de la même façon

que nous verrons plus loin à propos des dents de remplacement. Celles-ci prennent naissance par une invagination épithéliale, semblable à ce que nous venons de décrire chez l'embryon. La papille dentaire se forme également par un épaissement de la couche superficielle du mésoderme. Celle-là produira la dentine et le revêtement ectodermique deviendra la membrane adamantine. Le ciment se développe en dernier lieu aux dépens de la couche interne du follicule dentaire.

Heincke (*loc. cit.*) a vu se former chez les embryons de *Lacerta vivipara*, comme c'est le cas chez les Mammifères, un sillon maxillaire, dans lequel pénètre le germe de l'émail formant une lamelle continue.

Chez les Serpents on a regardé pendant longtemps les dents comme composées des mêmes substances que chez les autres Vertébrés.

Leydig le premier a nié la présence de l'émail, comme il a décrit différemment l'origine de ces dents. C'est à ces deux points de vue que Leydig (*Die Zähne einheimischer Schlangen*, in *Arch. f. mik. Anatom.*, t. IX, 1872) s'est occupé des dents chez les Serpents non venimeux (*Tropidonotus*, *Coluber*, *Coronella*). Elles seraient essentiellement formées de dentine, que recouvre une cuticule homogène. L'émail ferait défaut. Comment ces dents si simples se développeraient-elles?

Leydig fait observer que les dents de remplacement prennent naissance sur des papilles filiformes, dont elles coifferont plus tard la pointe. Pendant longtemps elles restent rattachées à la muqueuse par une sorte de pédicule, qui leur assure une

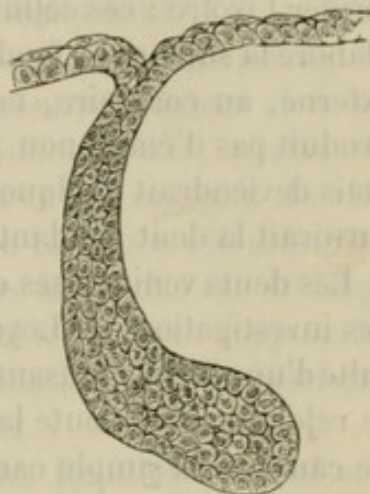


Fig. 11 (1).

(1) Coupe transversale d'un organe adamantin de Crocodile,  $\frac{260}{4}$  (d'après Hoffmann). — *ép* = épithélium buccal; *o* = lame épithéliale et cordon folliculaire allant former l'organe adamantin.

certaine mobilité. Les parties dures de la dent ne seraient que des produits de l'*épithélium* buccal du sommet de la papille. C'est le corps muqueux qui aurait cet attribut : en effet, il se disposerait en un double feuillet, et la dentine serait déposée entre les deux lames épithéliales. Ces dernières, qui sont continues dans le jeune âge par leurs extrémités profondes, s'éloignent les unes des autres à mesure que la dentine gagne en épaisseur. Leydig assigne surtout au feuillet interne le rôle de former l'ivoire : ces cellules s'étirent, et leur corps cellulaire élabore la substance fondamentale de la dentine. Le feuillet externe, au contraire, ne participerait pas à ce travail : il ne produit pas d'émail non plus, comme chez les Mammifères, mais deviendrait quelquefois une véritable couche cornée qui garnirait la dent pendant un certain temps.

Les dents venimeuses de la vipère ont été également l'objet des investigations de Leydig. Comme on le sait, le canal résulte d'un sillon, creusant la face postérieure, et dont les bords se rejoignent sur toute la longueur, sauf aux deux extrémités. Ce canal ou la simple cannelure est toujours indépendante de la cavité centrale de la dent. Leur constitution diffère de celle des dents non venimeuses, et Leydig leur décrit une *couche corticale*, qu'on pourrait considérer comme de l'émail. Cette couche corticale tapisse toute la surface interne du conduit à venin. L'évolution de ces dents se ferait comme celle des dents non venimeuses.

Il ressortirait de ces faits que la dentine serait un produit cuticulaire chez certains Vertébrés. Son origine ectodermique confirmerait l'hypothèse de Heusinger, qui pensait que les dents étaient des productions cornées comme les poils et les plumes.

Cependant d'autres recherches qui parurent vers la même époque infirmèrent totalement les assertions précédentes. Ch. S. Tomes (*On the Structure and Development of the teeth of Ophidia*, in *Philosophical Transact.*, vol. CLXV, p. 297, 1875) a trouvé, à l'opposé de Leydig, que chez les Serpents la dentine est recouverte d'une mince couche d'émail et que le

cément fait souvent défaut. Il est arrivé également à d'autres résultats que Leydig en ce qui touche le développement des dents chez la couleuvre. Le germe dentaire se compose, d'après S. Tomes, d'un organe de l'émail et d'un organe de la dentine. L'organe de l'émail provient, comme chez tous les autres Vertébrés, de l'épithélium buccal, sous forme d'un cordon, dont l'extrémité profonde est refoulée par la papille naissante. Ce germe dentaire est très allongé et le tout est entouré d'une mince capsule ou sac conjonctif. Les cellules ectodermiques qui recouvrent immédiatement la surface du bulbe constituent la *membrane adamantine*, comme chez les Mammifères. Le processus de la production de l'émail et de la dentine ressemble en tous points à ce qui se passe chez les autres Vertébrés. Il est probable que Leydig a été induit en erreur, parce qu'il n'a pu suivre tous les stades du développement. Ajoutons encore que la paroi folliculaire conjonctive n'est que rarement le siège de l'ossification et c'est ainsi que le cément fait défaut chez les Serpents.

Les dents de remplacement chez les Reptiles ont une origine et une évolution qui rappellent le mode de genèse et le développement des premières dents. La lame épithéliale qui va donner naissance à une dent nouvelle provient de l'épithélium buccal. Dans les Sauriens *pleurodotes*, Hoffmann (*op. cit.*, p. 901) a étudié le mode de formation des dents de remplacement sur un *Hemidactylus*, voisin des Geckos. Chez cet animal, la lame épithéliale part de la portion de la muqueuse située en dedans des dents existantes et forme une *lame de remplacement* (fig. 12, L), qui s'étend aussi loin que les premières dents. Les deux sortes de cellules qui composent l'épithélium buccal entrent dans la constitution de la lame dentaire et du cordon folliculaire : la couche périphérique (fig. 13, e') est formée par une assise unique de cellules prismatiques, peu élevées et se continue avec les cellules basilaires de l'épithélium buccal ; la couche centrale ou interne est la continuation de la couche cornée de l'épithélium buccal et est composée d'éléments aplatis ou fusiformes. Une membrane



basilaire plus ou moins nette sépare le bourgeon ectodermique du tissu conjonctif. Ce cordon descend dans le tissu des mâchoires et son extrémité profonde se renfle bientôt. En même temps on voit apparaître à ce niveau une masse de tissu conjonctif jeune sous forme d'une papille (fig. 12, *p*). Celle-ci

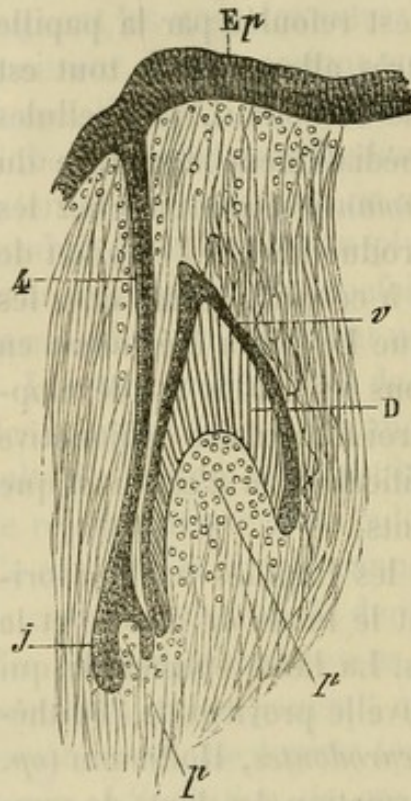


Fig. 12 (1).

déprime le pôle inférieur du cordon et s'en coiffe en guise de capuchon (fig. 12, *j*). Cette papille représente le *bulbe dentaire* (fig. 12 et 13, *p, p, p*); l'extrémité inférieure du cordon folliculaire constitue l'organe adamantin (*j, j*), et la couche de cellules basilaires qui entoure immédiatement la papille deviendra la *membrane adamantine* (fig. 13, *ma*). On voit que ces phénomènes sont identiques à ceux qui caractérisent le développement des dents chez les Mammifères.

La dentine apparaît sous forme d'un disque (fig. 13, *d'*) qui surmonte la papille. Au début, celle-ci est composée de

cellules conjonctives arrondies, dont les éléments, formant l'assise périphérique, prennent peu à peu la forme cylindrique (*o, d*) et sont pourvues dans leur milieu d'un noyau allongé et ovalaire. Ce sont les *odontoblastes*, à protoplasma finement granuleux. Ils émettent par leur extrémité périphé-

(1) Section transversale à travers la mâchoire, comprenant deux dents de remplacement sur un Gecko,  $\frac{40}{1}$  (d'après Hoffmann). — *ep* = épithélium buccal d'où part la lame dentaire (*L*); cordon folliculaire (*C*), lequel donne naissance à l'organe de l'émail d'une dent de remplacement (*j*); *V* = dent plus avancée dans son évolution, mais ayant perdu toute connexion avec l'épithélium buccal; *PP* = pulpe dentaire; *D* = dentine.

rique des prolongements épais de  $0^{\text{mm}},0032$  à  $0^{\text{mm}},0038$ , qui sont constitués par une substance homogène semblable à celle des prolongements des ostéoblastes. C'est autour de ces prolongements que se dépose la dentine.

Pendant que ces changements s'effectuent, les cellules qui

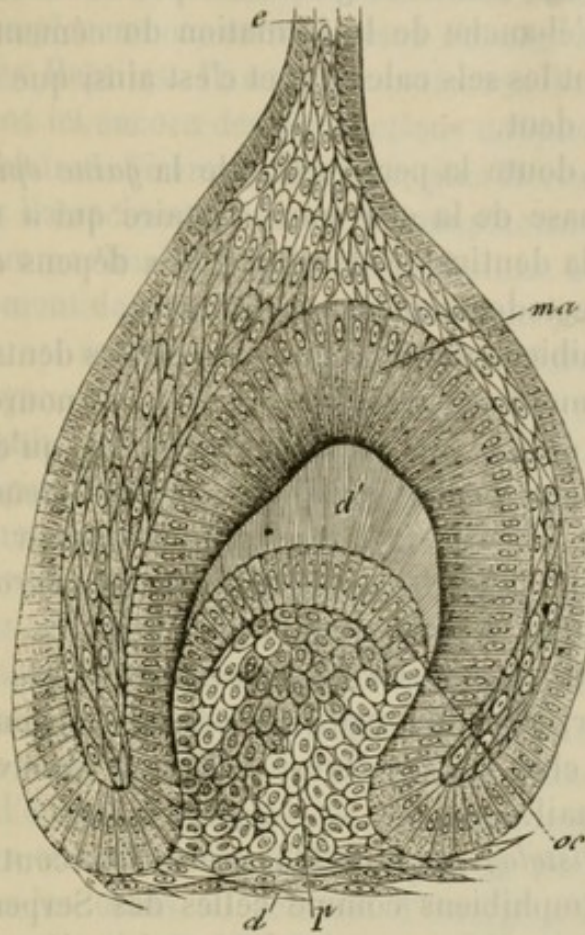


Fig. 13 (1).

occupent la base de la papille ou bulbe dentaire (*p*) se multiplient activement, et la masse bulbaire soulève et refoule la dentine vers la surface de la muqueuse. La membrane ada-

(1) Section transversale à travers le rudiment d'une dent de remplacement sur un Gecko,  $\frac{220}{1}$  (d'après Hoffmann). — *e* = couche centrale du cordon folliculaire; *c'* = assise périphérique; *j* = organe adamantin; *Ma* = membrane adamantine; *d'* = dentine; *Oc* = odontoblastes; *P* = pulpe formée d'éléments embryoplastiques; *d* = éléments fibro-plastiques.

mantine ne produit de l'émail qu'au niveau de la pointe de la dent, tandis que le reste de la membrane basilaire de l'organe adamantin ne représentera qu'une « gaine épithéliale » enveloppant la couronne de la dent.

Bientôt le tissu conjonctif qui avoisine la face interne de la gaine épithéliale sera le siège d'un dépôt de substance homogène, c'est l'ébauche de la formation du ciment. Plus tard y apparaîtront les sels calcaires et c'est ainsi que se constitue le *socle* de la dent.

C'est sans doute la persistance de la *gaine épithéliale* autour de la base de la couronne dentaire qui a fait croire à Leydig que la dentine se développe aux dépens des couches épithéliales ectodermiques.

Les Amphibiens possèdent également des dents, mais souvent uniquement pendant l'état larvaire (Anoures). Chez la Sirène, elles deviennent persistantes. On sait qu'elles ne sont pas limitées aux arcades maxillaires, mais s'étendent sur diverses parties buccales. On a l'habitude de leur décrire une portion saillante, plus ou moins aiguë, la *couronne*, et une partie profonde, le *socle*.

De quels tissus sont formées leurs dents? Les anciens auteurs, Cuvier, Meckel, Dugès, Owen, leur attribuent, comme c'est le cas chez les Vertébrés, de l'ivoire recouvert par une couche d'émail.

Leydig (*Histolog.*, p. 302-303) prétend au contraire que les dents des Amphibiens comme celles des Serpents n'offrent dans leur composition que du tissu conjonctif ossifié, c'est-à-dire de la dentine. L'émail et le ciment manqueraient.

Heincke et Sirena ont établi que l'émail existe sur les dents des Grenouilles aussi bien que sur celles des Tritons. Hertwig a repris cette question et est arrivé, pour ce qui concerne la couronne, aux mêmes résultats que ces deux auteurs; l'émail y est même recouvert par une *cuticule*. La substance qui compose le socle de la dent diffère de la dentine par l'absence des canalicules dentaires et par la présence de corpuscules osseux (ostéoplastes) qu'il a trouvés chez tous les Amphibiens. On

voit par ces caractères que nous avons affaire à du véritable cément. C'est lui qui réunit les dents aux pièces squelettiques. La cavité dont la dent est creusée renferme une pulpe dentaire, dont la périphérie est recouverte par une couche d'odontoblastes, remplacés dans le socle par des ostéoblastes ramifiés.

Leydig décrit chez la Salamandre le mode de formation des dents de remplacement, comme nous l'avons vu faire pour les dents des Reptiles. Il arrive à cette conclusion que les dents seraient ici encore des productions uniquement épithéliales, cuticulaires. Sirena et Heincke, puis Hertwig ont établi que chez les Batraciens les dents de remplacement prennent naissance comme chez les Reptiles : l'épithélium buccal pousse un prolongement dans le chorion de la muqueuse ; le fond de ce bourgeon est refoulé par une papille mésodermique représentant l'organe de l'ivoire, comme l'assise profonde du bourgeon épithélial formera la membrane adamantine. Celle-ci est à l'origine bien séparée de la surface de la papille par une membrane basilaire très manifeste.

Si l'on compare maintenant le premier développement des dents à celui des dents de remplacement, on voit que les premières dents évoluent comme les suivantes : l'ectoderme et le mésoderme participent de la même façon à leur constitution, de telle sorte qu'elles sont composées d'une papille, de dentine et d'émail. Ici encore les observateurs anciens ont été induits en erreur quand, à l'exemple de Sirena, ils faisaient naître les dents au sommet d'une papille saillante. Partout, comme l'a établi Hertwig, aussi bien chez les Anoures que sur les Urodèles, le stade initial du développement de la dent est caractérisé par une involution épithéliale.

Les Poissons ne sont pas tous munis de véritables dents. On remarque souvent, à l'entrée du tube digestif, des formations diverses résultant des modifications de la couche épithéliale et qui représentent des odontoïdes semblables à celles des Mammifères. « L'ouverture en forme de ventouse des Cyclostomes est pourvue de formations cuticulaires de ce genre qu'on appelle « dents cornées », comme celles qui se développent

sur un organe linguiforme de ces animaux... Elles sont moins nombreuses chez les Myxinoïdes, et consistent en une dent cornée arquée sur la voûte de l'entrée de la cavité buccale, et en deux plaques portant des dents placées sur l'appareil représentant la langue. » (Gegenbaur.)

Les autres Poissons cartilagineux et osseux possèdent de nombreuses dents en général.

Les dents des Sélaciens sont de deux sortes. Les unes sont réparties sur toutes les portions de la cavité buccale jusque près de l'œsophage. Elles rappellent par leur forme et par leur texture histologique les écailles placoïdes de la peau, avec cette différence pourtant que la couche d'émail qui les recouvre est plus épaisse. Elles sont moins solidement fixées dans la muqueuse et se trouvent plus espacées que les écailles. Le siège des autres est limité au maxillaire supérieur et inférieur. Elles figurent de nombreuses séries de manière à constituer des arcades dentaires d'une puissance redoutable. Elles n'adhèrent pas au cartilage des mâchoires et sont uniquement fixées au chorion de la muqueuse. Leur usure en est d'autant plus rapide, mais dès qu'elles ont disparu, il s'en forme de nouvelles qui les remplacent abondamment. Leur configuration est variée chez les diverses espèces et dépend de leur genre de vie. Nous ne nous y arrêterons pas.

Puisque les premières sortes de dents que nous avons mentionnées ressemblent à tous égards, comme structure et développement, aux écailles, nous ne nous occuperons que des secondes.

Owen (*Odontography*) a avancé que ces dents n'étaient constituées que par de la dentine et manquaient, par suite, d'émail et de ciment. Elles seraient sillonnées par deux sortes de canaux : les uns, plus volumineux, contenant des vaisseaux sanguins, seraient les *canaux médullaires*, et les autres plus déliés, partant des premiers, seraient des *canaux calcigères*.

Selon la répartition et la ramification de ces canaux, chaque dent serait pourvue de trois espèces de dentine : la portion

centrale de la dent serait constituée par de la *vasodentine* (*vascular dentin*) caractérisée par la présence des canaux médullaires; la portion médiane serait composée de la *dentine* proprement dite, traversée par les tubes calcigères; enfin la portion périphérique ou superficielle serait formée par la *vitrodentine*, où il n'existe que des canalicules parallèles et très fins. Entre la vitrodentine et la dentine simple on trouve des espaces, qu'il nomme *cellules calcigères*, où aboutissent les tubes de la dentine proprement dite. La vitrodentine constituerait sur la dent un revêtement hyalin analogue à une couche d'émail. Elle aurait une origine identique aux couches sous-jacentes et se distinguerait uniquement par une proportion plus forte de sels calcaires.

Leydig et Kölliker sont d'accord avec Owen en ce qui concerne l'absence d'émail.

Hertwig pense qu'il n'en est pas ainsi. Ses recherches lui ont d'abord montré que certains Sélaciens, tels que le *Mustelus laevis*, offrent des dents (comparez avec la figure 15 représentant une écaille placoïde) d'une constitution analogue à celle des écailles. C'est ainsi que la portion centrale est occupée par une pulpe qui est en relation, par une série de canaux, avec le chorion. De la superficie de la pulpe partent des canaux dentaires de 0<sup>mm</sup>,02 de diamètre et allant se ramifier vers la périphérie. Cependant ils ne parviennent pas jusqu'à la surface même de la dent.

Quelle est la nature de la vitrodentine d'Owen? Au point de vue de ses propriétés physiques, elle est plus dure et plus homogène que la dentine. Elle réfracte la lumière plus fortement. Enfin, elle n'existe que sur la couronne de la dent. Les caractères chimiques diffèrent également. Tandis que la dentine ne s'altère que peu sous l'influence des acides, la vitrodentine se trouble, prend une apparence laiteuse au contact des acides faibles. Une action plus prolongée des acides lui rend sa transparence et enfin la dissout totalement. A la suite de son séjour dans l'acide chromique, elle présente une structure fibreuse, de façon à se laisser dissocier en une série d'ai-

guilles. Cette propriété morphologique sépare nettement la vitrodentine de la dentine.

Mentionnons encore l'existence d'une membrane amorphe ou cuticule à la surface de la dent.

La vitrodentine ou couche corticale des dents des Sélaciens paraît donc n'être autre chose que de l'émail. Mais, au lieu d'être formée de prismes, elle n'est constituée que par des fibres ou aiguilles.

Quant à la portion basale qui rattache la dent au chorion, elle offre une structure identique à celle de la plaque basale des écailles : elle résulte de l'union intime d'une substance fondamentale amorphe avec les éléments du tissu conjonctif. Ce sont des faisceaux conjonctifs partant du chorion et s'entre-croisant dans toutes les directions au milieu de la substance fondamentale. Les cellules sont abondantes à la face inférieure, mais ne pénètrent pas dans l'intérieur de la plaque.

Hertwig regarde ce tissu comme un homologue du ciment dentaire des Vertébrés supérieurs, dont il diffère par l'absence de corpuscules osseux.

La pulpe dentaire montre des cellules de deux espèces : les unes sont petites, arrondies, de forme irrégulière, d'un diamètre de  $0^{\text{mm}},004$ , occupant principalement le centre et présentant les caractères des cellules conjonctives. Les autres, d'un diamètre plus notable, sont pourvues de noyaux de  $0^{\text{mm}},016$  de long sur  $0^{\text{mm}},006$  de large et se trouvent à la périphérie de la papille. Le corps cellulaire de ces éléments envoie des prolongements dans les canaux dentaires. Ces dernières cellules ressemblent aux odontoblastes des animaux supérieurs. Ces deux espèces d'éléments pénètrent jusque dans les canaux médullaires de la dentine.

Nous voyons donc, en somme, que les dents des Sélaciens sont formées, comme les écailles, de *dentine*, d'*émail* et de *ciment*. La pulpe est vasculaire et constituée par des cellules de tissu conjonctif. La seule différence essentielle de la dentine des Sélaciens consiste dans la présence de canaux *rami-*

*fiés* dans son intérieur. Hâtons-nous d'ajouter que beaucoup de Sélaciens possèdent, à la place de la pulpe dentaire, une substance fondamentale homogène et calcifiée, traversée par des canaux anastomosés. Ceux-ci renferment du tissu conjonctif, des vaisseaux sanguins et des odontoblastes. Ce tissu est la vasodentine d'Owen, qui ne paraît être qu'une pulpe dentaire ayant subi des transformations qui l'amènent à un état plus ou moins solide.

*Développement des dents chez les Sélaciens.* — Owen le premier a décrit, à la face interne de la mâchoire supérieure et inférieure des embryons de Sélaciens, un profond sillon parallèle au bord des maxillaires. La gouttière résulterait d'un pli de la muqueuse dont le feuillet antérieur serait rattaché à une membrane revêtant la mâchoire. Les dents proviendraient d'une série de papilles se développant au fond de la gouttière. Leydig et Kölliker pensent également que les dents de Plagiostomes dériveraient de l'ossification de ces papilles et ne posséderaient jamais de sacs dentaires, ce qui expliquerait l'absence d'émail.

Hertwig est arrivé sous ce rapport à des résultats bien différents. Un embryon d'*Acanthias vulgaris*, long de 8 centimètres, n'est encore muni que d'un double sillon, l'un à la face externe, l'autre à la face interne des mâchoires. Il désigne ce dernier sous le nom de gouttière dentaire. Les dents n'ont pas paru encore. Mais les coupes perpendiculaires à la mâchoire montrent que du fond de la gouttière part un bourgeon épithélial faisant saillie au milieu du tissu conjonctif embryonnaire qui revêt la mâchoire (fig. 14, L). Le cartilage (*m*) de cette dernière semble s'être creusé pour recevoir le fond du bourgeon, dont les sections verticales figurent une massue. En réunissant toutes ces coupes par la pensée, on voit qu'elles représentent une lame épithéliale qui pénètre du fond du sillon dentaire dans l'épaisseur du tissu mésodermique de la mâchoire.

La constitution de ce bourgeon est celle de l'épithélium buccal : une couche périphérique de cellules basilaires pris-



matiques (*ma*) entourant une masse interne composée de cellules épithéliales cubiques ou aplaties.

Comment naissent les dents aux dépens de cet organe? C'est sur la face externe de cette lame que s'élèvent, du milieu du tissu conjonctif du chorion, les saillies allant devenir les papilles dentaires (*p, p, p*). Owen, Leydig et Kölliker ont été induits en erreur par leur procédé d'investigation, quand ils trouvaient qu'elles provenaient de papilles libres au fond d'une gouttière. Il en était de même chez les Mammifères où

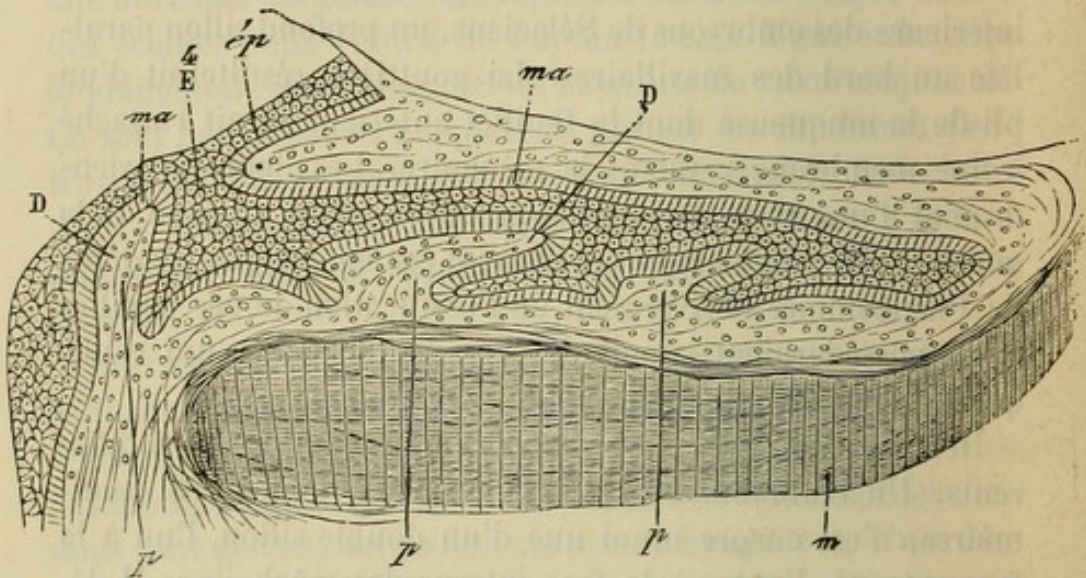


Fig. 44 (1).

Goodsir décrivait l'origine des dents d'une façon analogue à ce que nous avons vu faire à Owen pour les Sélaciens, avant que Kölliker eût découvert les conditions réelles de leur développement.

En continuant à suivre l'évolution de la dent chez les Sélaciens, nous remarquerons qu'à partir de ce stade, elle res-

(1) Section perpendiculaire à travers la mâchoire inférieure d'un embryon d'Acanthias de 8 centimètres de long,  $\frac{1}{4}$  (d'après Hertwig). — *ép* = épithélium buccal; *m* = squelette de la mâchoire; *L* = lame épithéliale ou dentaire allant donner naissance au cordon folliculaire, sur l'une des faces duquel se formeront les organes de l'émail, *EEE*; *Ma* = couche basilaire qui, au niveau des organes de l'émail, deviendra la membrane adamantine; *D* = premières traces de dentine; *p, p, p* = bulbes ou papilles dentaires.

semble de tous points à celle des écailles placoïdes. Il y a production d'un amas d'éléments cellulaires conjonctifs sous forme de papille sur la surface externe de la lame épithéliale. Cette papille se coiffe d'un revêtement épithélial qui augmente également de hauteur.

La papille produira le bulbe dentaire, d'où proviendront les odontoblastes et, par suite, la dentine (fig. 14, *d*). La membrane basilaire ou *præformativa* la sépare des cellules prismatiques épithéliales destinées à élaborer l'émail.

Hertwig regarde l'émail comme une production exocellulaire, un produit que les cellules déposent par leur activité propre entre elles, et non comme une transformation directe des éléments en émail.

Quoi qu'il en soit de cette interprétation, au fur et à mesure que l'émail se dépose à la périphérie de la papille, les cellules prismatiques diminuent de hauteur. En dessous, on voit les cellules superficielles ou odontoblastes de la papille élaborer la substance organique de la dentine. Elle ne se calcifiera que plus tard. Pendant que ce processus s'étend vers la base de la dent, les cellules ainsi que les faisceaux conjonctifs subissent des transformations qui aboutiront à la formation du ciment.

Le remplacement des dents est facile à comprendre. Comme il peut se former une série de papilles sur la face externe de la lame épithéliale, on voit, après la chute de l'une quelconque des dents, la papille la plus proche du bord de la mâchoire subir toutes les modifications évolutives qui caractérisent le développement de la dent.

Pouchet et Chabry ont confirmé pleinement les recherches d'Hertwig sur l'évolution des dents chez les Sélaciens. Ils ont étudié l'embryon du *Spinax acanthias* : « Les nombreux organes adamantins, disent-ils, que présente la mâchoire inférieure de cet animal naissent rapprochés les uns des autres à la face antérieure d'une grande lame dentaire... Ils ne sont pas pédiculés, c'est-à-dire qu'ils sont creusés dans l'épaisseur. »

La figure 14, empruntée à Hertwig, est analogue à un dessin donné par ces auteurs; elle ne montre que trois organes adamantins superposés, mais sur des animaux plus âgés on en trouve un plus grand nombre. « L'existence de la lame dentaire n'est pas, chez ces animaux, limitée à la période embryonnaire, elle persiste toute la vie, et son activité semble même augmenter avec l'âge, si l'on en juge par le grand nombre de dents que portent les animaux adultes...

« Si l'on compare la succession en nombre indéfini des dents des Sélaciens aux deux dentitions que présentent la plupart des Mammifères, on reconnaît qu'il n'y a entre elles aucune différence essentielle. Dans les deux cas, les dents sont disposées à la face adamantine de la lame dentaire en séries à la fois horizontales et verticales, d'où il résulte que les dents apparaissent à des époques différentes et verticalement les unes au-dessous des autres. Chez les Mammifères, les dents forment deux rangées horizontales (*Diphiodontes*) ou même une seule (*monophiodontes*); chez les Sélaciens, les rangées horizontales sont en nombre indéfini; on peut appeler ces animaux *Polyphiodontes*. La véritable signification morphologique des deux dentitions des Mammifères serait ainsi donnée par leur rapprochement avec les dentitions en nombre indéfini des Sélaciens. »

Heincke a examiné la structure des dents chez les Poissons osseux. Les Cyprinides, en particulier, ont des dents composées d'une cavité centrale, de dentine, mais dépourvues d'émail quand elles sont complètement développées. L'ivoire est parcouru par des canalicules dentaires; mais, à l'endroit où la racine se fixe à l'os sous-jacent, les canalicules se ramifient et se continuent avec ceux des corpuscules osseux. On peut considérer cette couche osseuse comme un véritable ciment ou cortical osseux.

Comment ces dents se développent-elles? L'auteur a dirigé ses recherches dans ce but, en examinant les dents de remplacement. Les germes des dents de remplacement sont placés au-dessous et en arrière des vieilles dents. Le premier stade

du développement de la dent est représenté, comme chez l'homme et les Mammifères, par une involution épithéliale provenant de la couche profonde de l'épithélium et pénétrant dans le chorion de la muqueuse.

Cette involution se contourne en tire-bouchon. Son extrémité profonde se renfle en massue, s'aplatit, puis devient concave inférieurement pour recevoir une saillie du chorion, qui prend la forme d'une papille. Plus tard la base de la papille s'élève circulairement autour de l'involution épithéliale jusqu'à l'enfermer dans un sac complet, et c'est ainsi que l'organe de l'émail se trouve séparé en fin de compte de l'épithélium buccal.

La dentine commence à se déposer à la surface de la papille d'une façon analogue à ce que l'on connaît chez les Mammifères.

L'involution épithéliale renfermée dans le follicule dentaire se divise en deux couches dont l'interne constituera l'organe de l'émail. Ajoutons cependant que chez les Téléostéens l'émail n'acquiert jamais une dureté notable, et après l'éruption de la dent il disparaît plus ou moins, pour laisser la dentine à jour.

Comme nous l'avons indiqué plus haut, la papille dentaire n'est qu'une portion du tissu conjonctif du chorion, se distinguant de ce dernier par le grand volume de ses éléments cellulaires, par leur forme arrondie et leur juxtaposition très étroite. Plus tard, le tissu de la papille est traversé par des travées conjonctives épaisses, constituant un réseau homogène et fortement réfringent, dont les mailles contiennent les cellules de la pulpe dentaire. Ces travées se continuent directement avec les faisceaux lamineux du chorion sous-jacent. L'observation montre que la pulpe est fortement *élastique*. Ce fait est d'un haut intérêt, puisqu'il prouve nettement que le *tissu phanérophore* chez les Poissons peut résister aux injures extérieures, plus efficacement que s'il était constitué par un tissu mou.

Nous avons vu que Leydig prétendait faire dériver, chez les Serpents, la dentine des éléments épithéliaux de l'involution

ectodermique. Heincke n'a rien pu voir de pareil chez les poissons. La dentine débute chez les Poissons au-dessous de la membrane basilaire, résulte, par suite, de l'élaboration des éléments mésodermiques et n'est pas une édification analogue à une couche cornée.

Les couches superficielles des cellules du bulbe deviennent, en d'autres termes, de véritables odontoblastes.

Pendant que la périphérie de la papille élabore la dentine, la base du bulbe produit de vrais ostéoblastes et, par suite, de la substance osseuse.

Sur le Brochet, l'évolution des dents est analogue en tout point. Un mot seulement sur l'évolution des dents de remplacement. Près de l'endroit où l'ancienne dent était fixée, la couche épithéliale envoie dans la profondeur du derme un bourgeon d'éléments épithéliaux qui paraît provoquer la formation de la nouvelle papille dentaire. Cependant on rencontre assez fréquemment la présence de papilles avant toute trace d'involution épithéliales.

L'évolution ultérieure des divers tissus de la dent est semblable à ce que nous avons signalé chez les Cyprinides. Nous ajouterons seulement que chez les Poissons on observe souvent sur les dents un revêtement épithélial identique à celui qu'on voit sur les Tritons. A l'état adulte, ces derniers animaux possèdent, sur les mâchoires, des dents qui sont fixées sur un prolongement osseux cylindrique. Sur les larves, la saillie osseuse a la forme d'un anneau. Toutes ces dents sont enveloppées d'épithélium jusqu'à la pointe; c'est une simple assise épithéliale qui constitue une véritable gaine autour de la dent, comme on le voit chez beaucoup de Poissons. La cavité dentaire est remplie d'une pulpe à gros éléments et entourée d'un manchon de dentine avec quelques canalicules dentaires vers le sommet. Enfin la pointe est coiffée, comme chez les Poissons et les Tritons, d'un mince revêtement d'émail.

Comment se forment toutes ces parties? Il se produit ici un bourgeon épithélial, qui plonge dans le tissu mésodermique. Sa portion profonde, allant à la rencontre de la papille

dentaire, s'invagine bientôt dans la portion superficielle, et il en résulte la formation d'un double feuillet. C'est l'interne, enveloppant immédiatement la papille, qui constituera l'organe de l'émail.

Ce dernier présente des éléments rangés perpendiculairement à la surface de la dentine et pourvus chacun d'un noyau qui remplit la plus grande partie de la cellule. L'observation de cet organe est très difficile et l'on ignore exactement de quelle façon il élabore l'émail. Cependant l'analogie de forme et de développement ne permet guère de doute relativement à son rôle véritable.

La pulpe ou papille dentaire a une configuration et une texture toutes particulières. La pointe est occupée par une cellule conjonctive unique, supportée par deux ou trois cellules, rangées en série sur une coupe transversale. C'est ainsi que l'on voit ces éléments augmenter de nombre à mesure qu'on descend vers la base de la papille. Ce sont les éléments périphériques du bulbe qui produisent la couche de dentine, tandis que les cellules qui occupent la base de la papille élaboreront la substance osseuse qui fixera la dent au maxillaire.

## X

### TISSU PHANÉROPHORE DES TÉGUMENTS CHEZ LES POISSONS

« On ne trouve jamais, dit de Blainville (*loc. cit.*, p. 145), dans cette classe (Poissons) de véritables poils, tels que nous les avons définis, mais bien des saillies de la partie solide du derme, d'où il résulte des espèces de poils, de piquants ou même d'appendices, comme dans une singulière espèce de Syngnathes des mers de la Nouvelle-Hollande, ou des cornes, comme dans plusieurs Coffres, ou des espèces de lames tranchantes, comme on en voit de chaque côté du pédicule de la queue dans plusieurs espèces de Balistes, de Chétodons. »

De Blainville regarde cependant les écailles comme un ap-

pareil protecteur, quoiqu'il les trouve dépourvues de bulbe producteur. « Elles ne sont pas formées par le pincement du derme comme dans la plupart des Reptiles ; mais, plus ou moins adhérentes au derme, elles sont renfermées et libres en grande partie dans une sorte de poche très aplatie formée par le pincement de la membrane vasculaire et du pigmentum. Elles paraissent produites par la face interne de la poche vasculaire et composées de cônes excessivement aplatis, et chacun d'eux a des lignes cornées, muqueuses, qui s'irradient en partant d'une base plus ou moins élargie, suivant la forme de l'écaille, qui est excessivement variable. » (*Loc. cit.*, p. 144.)

Ignorant les faits de développement et de structure intime, de Blainville et bien d'autres après lui n'ont pas vu les analogies de l'écaille avec les phanères tels que les dents qui prennent naissance sur les téguments exposés constamment dans un milieu humide. Il existe des Poissons qui sont entourés d'une peau nue et muqueuse. Dans ce cas ils peuvent présenter une quantité de papilles dermiques. Hertwig figure à cet effet une coupe de la peau d'un *Lepadogaster*. A la suite des lamelles superposées du derme, on remarque une couche subépidermoïde composée d'une masse lamineuse plus lâche. Cette dernière donne naissance à nombre de longues papilles, bifurquées quelquefois à leur sommet. Il en résulte une surface très onduleuse du derme, mais les inégalités sont comblées par un épiderme présentant une couche de Malpighi (cellules prismatiques et cubiques), puis une couche superficielle, composée de cellules muqueuses.

L'immense majorité des Poissons, sauf les Cyclostomes, etc., qui ont la peau nue et visqueuse, ont les téguments garnis de productions spéciales, désignées d'une façon générale sous le nom d'écailles. « L'habitation des Poissons, dit de Blainville (*op. cit.*, p. 151), paraît avoir quelque influence sur la nature de leur peau ; aussi les espèces qui vivent dans la vase ont ordinairement la peau nue et plus ou moins visqueuse, comme les Blennies, les Anguilles, les Lamproies : les espè-

ces, au contraire, qui vivent plus ou moins à la surface des eaux, qui font de grandes courses, ont la peau dure et couverte d'épines ou d'écaïlles. On peut faire la même observation pour la forme. Un Poisson anguilliforme a le plus souvent la peau nue. »

Sans s'occuper du développement et de la texture de ces productions de la peau, de Blainville s'est contenté de diviser les Poissons en divers types, au point de vue du rôle protecteur que leur fournit l'enveloppe cutanée. Les uns ont la peau nue et visqueuse ou lisse et nacrée, les autres l'ont squameuse ou squamosseuse, d'autres encore l'ont pourvue de pièces osseuses, d'autres enfin l'ont garnie d'épines.

A la même époque Heusinger, cité par Baudelot (*Écaïlles des Poissons osseux*, in *Arch. de zoologie expérimentale*, t. II, 1873), s'est occupé de ces formations tégumentaires. Nous empruntons au travail de Baudelot nos indications historiques sur ce sujet.

Heusinger (*System der Histologie*, 1823) range les écaïlles dans la classe des tissus cornés (*Horngewebe*). Cependant quelques genres de Poissons paraissent, dit-il, en manquer (*Myxine*, *Petromyxon*, *Lophius*, *Cyclopterus*). Il tient compte de la forme et des rapports des écaïlles pour diviser les Poissons en plusieurs groupes :

1° Écaïlles petites et entièrement cachées dans la peau (Anguilles, etc.) ;

2° Écaïlles ordinaires, formées de lamelles ou feuilletés superposés (Brochet, Carpe) ;

3° Écaïlles dont le bord libre est dentelé (Chétodons) ;

4° Écaïlles osseuses (*Knochenschuppen*) à surface munie de pointes (*Lepisosteus*, *Trigla*, *Cottus*) ;

5° Plaques osseuses (*Knochenplatten*), formant une cuirasse solide autour du Poisson (Ostracion, Diodon, Syngnathe, Acipenser, etc.) ;

6° Enfin viennent les formations épineuses (*Stachelgebilde*), qui se développent dans la peau des Sélaciens. « Dans quelques Poissons les écaïlles osseuses offrent une courbure encore



plus prononcée vers l'extérieur ; leur face interne se creuse d'une sorte de cavité destinée à renfermer un germe, ce qui fait ressembler les écailles aux dents et aux cornes : cette ressemblance devient encore plus marquée dans les piquants qui remplacent les écailles dans certains genres de Poissons, par exemple dans la famille des Sélaciens, chez les Diodons et les Tétrodons. » Les piquants dentiformes que l'on observe dans la peau d'autres Raies et des Squales sont conformés de même, offrant seulement des différences soit dans la grandeur, soit dans la forme. Enfin, au sujet des aiguillons de certaines Raies (*Trygon*), il dit : « Ces piquants ont un mode d'implantation tout à fait semblable à celui des dents, et ils leur ressemblent complètement par leur structure. Le passage des écailles aux dents se trouve de cette manière parfaitement démontré. »

Agassiz (*Recherches sur les Poissons fossiles*, Neuchâtel, 1834, vol. I, p. 26) attacha une grande importance à la forme et à la disposition des écailles chez les Poissons. « Les écailles, dit-il, sont contenues dans des cavités muqueuses ou dans de petites poches formées par le chorion, auxquelles elles n'adhèrent cependant que par les vaisseaux. Elles sont formées de lamelles ou de feuilletés cornés ou calcaires, superposés les uns aux autres, et qui sont sécrétés à la surface du chorion ; ces feuilletés s'attachent successivement à la face inférieure des précédents, avec lesquels ils se soudent par des couches de mucus durci. »

Les différences que présentent les écailles ont paru tellement importantes à l'auteur, qu'il a cru pouvoir établir, en se fondant sur leur forme, les divisions suivantes dans la classe des Poissons :

1° *Placoides*. — Poissons ainsi nommés à cause de l'irrégularité qu'offrent les parties solides de leurs téguments ; ce sont des amas d'émail de dimensions souvent considérables ou réduits quelquefois à de petites pointes, comme les boucles des Raies et les différents chagrins des Pastenagues et des Squales.

2° *Ganoïdes*. — Poissons possédant des écailles anguleuses, qui sont composées de deux substances : de feuillet cornés ou osseux, déposés les uns sous les autres, et recouverts d'une couche épaisse d'émail (Silures, Esturgeons, Lophobranches, Polyptères, Lépisostés, etc.).

3° *Cténoïdes*. — Poissons dont les écailles sont formées de lames pectinées à leur bord postérieur (Percoïdes, Pleuronectes, Chétodons, etc.).

4° *Cycloïdes*. — Poissons dont les écailles sont simples et à bords lisses (Labroïdes, Muges, Athérines, Cyprins, Salmones, Clupes, etc.).

« Jusqu'en 1839, tous les auteurs étaient restés d'accord pour regarder les tissus de l'écaille comme le produit d'une sécrétion et comme formés par des couches homogènes superposées, pareilles à celles que l'on remarque dans le test des coquilles bivalves. Cette opinion, émise pour la première fois par Leeuwenhœk et adoptée sans modification par tous les auteurs qui le suivirent, excluait toute idée de tissus susceptibles de recevoir des matières nutritives, de les élaborer et de parcourir plusieurs degrés de développement, excluait en un mot toute idée d'une vie interne et d'une véritable organisation. » (Baudelot, *op. cit.*, p. 100.)

Mandl (*Recherches sur la structure intime des écailles des Poissons*, in *Annales des sciences nat.*, 1839, 2<sup>e</sup> série) s'attache à établir l'état d'organisation dans les écailles. Selon cet auteur, la plupart des écailles sont composées de deux couches superposées : l'une inférieure, composée de lamelles dont la structure rappelle celle des cartilages fibreux; l'autre supérieure, offrant la structure des cartilages à corpuscules. Ces corpuscules furent regardés par Mandl comme des cellules de cartilage. « Ils seraient renfermés dans un tissu particulier qui est situé au-dessus de la couche inférieure de l'écaille. Ce tissu est un tissu amorphe comme celui où sont déposés les corpuscules des os. Le tissu qui compose la couche supérieure de l'écaille se rapproche ainsi du tissu des cartilages à corpuscules non ossifiés. »

Comme Heusinger, Mandl assimile les piquants des écailles à de véritables dents. « Ces piquants montrent une organisation pareille à celle des dents; on découvre d'abord un germe entouré d'un sac; ce germe se développe peu à peu, acquiert des racines, et l'on y distingue des couches différentes. »

Agassiz (*Annales des sc. nat.*, 1840) s'éleva contre ces vues nouvelles; il persista à soutenir que les écailles du Poisson seraient une sécrétion épidermoïdale absolument analogue à celle des ongles. Comme les ongles, les écailles se composent de lamelles très fines d'une substance cornée, superposées dans l'ordre de leur formation. L'organe sécréteur est la poche épidermoïdale, dans laquelle elles sont enfoncées par leur bord antérieur.

En 1841, Peters (*Mikrosc. Bau der Fischschuppen*, in *Muller's Archiv*, 1841) fait une étude plus complète des relations de la peau avec l'écaille chez les Poissons. Selon lui, les écailles ne sont pas renfermées dans l'épiderme, mais dans la peau elle-même; elles ne peuvent donc être une sécrétion cornée du premier. La face interne de l'écaille offre des adhérences plus ou moins intimes avec la peau. Celle-ci est constituée de fibres de tissu conjonctif et se trouve recouverte d'une couche de cellules pigmentaires et d'un épiderme composé de cellules pavimenteuses. Peters ne considère pas les épines des écailles comme de véritables dents.

En 1849, Siebold et Stannius (*Manuel d'anat. comparée*, t. II, p. 49) reconnaissent la présence de corpuscules osseux étoilés dans les écailles des *Polypterus* et des *Lepidosteus*, ainsi que dans celles du Thon commun.

En 1850, M. Dareste (*Ann. des sciences nat.*, 1850, t. XIV) fait connaître de nouveaux faits sur la structure des écailles des Plectognathes: « Les téguments de ces animaux (Diodons et Tétrodons) ne sont jamais constitués par des écailles, mais par des épines implantées à la peau par leurs racines, dont la partie inférieure est formée par une substance de nature cornée et dont la partie supérieure ou le piquant est très analogue à

l'ivoire des dents et rempli, comme lui, de tubes calcigères qui vont en rayonnant dans tous les sens. »

En 1851, Williamson (*Philosophical Transactions*, p. 2) publie un important mémoire sur *la structure et le développement des écailles et des os des Poissons*. Chez les Poissons cycloïdes et cténoïdes (Carpe, Perche, Brochet, Saumon, Mugil Capito, etc.), l'écaille est constituée par deux *couches inférieures* formées de lamelles membraneuses. Celles-ci sont composées de fibrilles qui restent parallèles dans le tissu d'une même lame. Dans l'épaisseur de ces lamelles se déposent des grains calcaires, qui représentent les corpuscules lenticulaires de Mandl. Ceux-ci sont d'autant plus abondants qu'on considère une lamelle plus superficielle. La *couche externe* ou *supérieure*, enfin, résulterait de la présence de lamelles dépourvues de structure, formées d'un tissu homogène, amorphe. Cette dernière couche aurait une ressemblance complète avec la vraie ganoïne (voy. plus loin). Williamson reconnaît l'affinité de ces tissus propres aux écailles avec ceux des dents, des os chondriformes, membraniformes, etc.; il pense que ce ne sont pas là des tissus de nature réellement différente, mais des tissus qui peuvent passer de l'un à l'autre par des transitions insensibles, et qui offrent, par conséquent, des liens de la plus étroite parenté.

Leydig (*Histologie comparée*, 1857) parle également dans ce sens. Les écailles sont des portions du derme plus ou moins complètement calcifiées ou ossifiées. Les écailles minces n'ont pas de cavités comparables aux corpuscules osseux; mais certaines espèces (*Cyprinus carpis*, *Tinca*, *Barbus*, etc.) possèdent des corpuscules osseux ramifiés et pourvus d'un noyau; les ramifications s'entrelacent manifestement pour former un plexus.

Telles sont les opinions principales émises sur la constitution des écailles chez les Poissons jusqu'à Baudelot. Cet auteur (*op. cit.*) étudie avec un soin minutieux la forme et les divers détails descriptifs qu'on remarque sur les écailles des Poissons osseux. Quant à la nature de ces formations, il les regarde

comme constituées par de la *substance conjonctive calcifiée* (p. 444) ; les petites dents ou spinules qui hérissent leur bord postérieur et leur surface ne diffèrent en rien des écailles elles-mêmes. Dans beaucoup de spinules le tissu paraît formé de couches disposées concentriquement et comme emboîtées les unes dans les autres. Les crêtes concentriques du champ antérieur de l'écaille, ainsi que celles des champs latéraux, seraient des productions de même ordre que les spinules.

Voici comment Baudelot comprend le mode de développement des écailles : « Les écailles, dit-il (p. 469), n'apparaissent qu'à une époque postérieure à celle de l'éclosion, quelquefois même assez éloignée de celle-ci. De jeunes anguilles, d'une longueur de 7 à 8 centimètres, en sont encore dépourvues. Cette apparition tardive n'a rien de surprenant si l'on considère que la formation de l'écaille par voie de calcification est un phénomène de même nature que celui de l'ossification, lequel peut s'accomplir, comme on le sait, à des âges fort différents. Voici, je crois, comment il faut envisager le développement de l'écaille. L'écaille débute par un point de calcification du derme ; ce point s'étend peu à peu, et ainsi se trouve constituée une petite lamelle solide qui représente l'écaille primitive. Cette première lamelle, une fois formée, tantôt reste étroitement unie avec le tissu ambiant, tantôt acquiert une certaine mobilité, de manière à se trouver contenue dans une espèce de poche ; mais cette mobilité n'est jamais complète, et l'écaille conserve toujours des rapports intimes avec le derme sur sa face interne et ses bords ; la face externe seule se montre souvent libre d'adhérences.

« La jeune écaille se trouvant constituée, de nouvelles couches de dimensions de plus en plus grandes viennent s'ajouter successivement à sa face interne et accroissent son épaisseur en même temps que sa largeur ; ainsi s'expliquent ces deux faits d'observation : que l'écaille offre une épaisseur plus considérable au centre que sur les bords, qu'elle présente un tissu flexible non encore calcifié sur sa face interne, et une bordure membraneuse de faible consistance sur tout son pour-

tour. De la face interne et des bords partent des tractus plus ou moins délicats de tissu conjonctif par lesquels l'écaille adhère à la poche qui la renferme. Du côté externe, au contraire, et par le fait de la calcification toujours croissante des premiers feuillets, la ligne de démarcation entre l'écaille et la poche dermique devient de plus en plus tranchée.

« Relativement aux progrès ultérieurs de la calcification, on peut établir ce qui suit : la calcification marche de l'extérieur vers l'intérieur et des bords de l'écaille vers son centre. Dans chaque feuillet la calcification est plus complète sur les bords que dans la partie centrale. Ce sont les bords calcifiés de tous les feuillets qui, en se confondant entre eux, constituent la croûte calcaire extérieure de l'écaille.

« Quant aux crêtes concentriques et aux spinules, nous avons vu qu'elles apparaissent successivement sur les bords de l'écaille à mesure que celle-ci s'accroît. »

Les écailles du Thon, du Dactyloptère, etc., présentant à l'intérieur une sorte de tissu spongieux, creusé de lacunes, Baudelot explique cette formation par une résorption graduelle du tissu compact extérieur, au fur et à mesure que de nouvelles couches s'ajoutent en dedans. En somme, pour cet auteur, le tissu des écailles n'est que du tissu conjonctif calcifié, appartenant aux différentes variétés de la substance conjonctive, au même titre que le tissu osseux et le tissu de la dentine.

A côté de la structure, il y a plusieurs points des plus importants qui n'ont pas été abordés par l'auteur : que devient l'ectoderme du jeune Poisson au moment de la production de l'écaille, prend-il une part quelconque à l'évolution ou tombe-t-il tout simplement ? Nous savons combien les couches épidermiques jouent un rôle prépondérant dans le développement des dents, des poils, des plumes, de tous les phanères que nous avons passés en revue chez les divers Vertébrés supérieurs. Il semblerait donc que la classe des Poissons fit exception et que ses formations cutanées ne ressortissent que du mésoderme. C'est l'opinion de G. Pouchet qui, dans des *Recherches*

sur le développement du squelette chez les Poissons osseux, a constaté « que les écailles, les plaques dermiques, etc., sont toujours des dépendances, soit du derme proprement dit (mince membrane anhiste supportant l'épiderme), soit de l'aponévrose sous-dermique à laquelle la peau des Poissons doit sa solidité ».

« Les écailles, les piquants, les plaques osseuses des Poissons ne sont donc jamais assimilables, en aucune de leurs parties, à des productions épidermiques telles que celles qu'on trouve à la surface du corps des Reptiles, des Oiseaux et des Mammifères. Sous ce rapport, les Poissons sont, comme les Batraciens, de véritables animaux à peau nue, mais chez lesquels nombre d'organes plus ou moins volumineux (spinules des écailles, des cténoïdes, etc.) ont une tendance remarquable à faire éruption au dehors, en refoulant, jusqu'à les traverser, le derme et l'épiderme. Chez beaucoup de Poissons, spécialement chez les Lophobranches, cette éruption n'a pas lieu, les plaques restent sous-dermiques. » (*Op. cit.*, p. 86.)

Il ressort de ce qui précède ce fait incontestable que les téguments des Poissons ne nous offrent pas de phanères dont l'évolution et la constitution soient complètement identiques à celles des poils ou des plumes. Mais nous savons combien le milieu a d'influence sur l'apparition de ces organes. Nous connaissons également les analogies des phanères dermiques des Mammifères et des Oiseaux avec les phanères buccaux des divers Vertébrés, tels que les dents. Or les Poissons sont plongés dans un milieu constamment humide, comme c'est le cas de la muqueuse buccale. Nous avons donc à rechercher si les téguments des Poissons ne sont pas capables de produire des organes homologues aux dents.

La marche que nous suivrons consistera à décrire les formations offrant le plus de ressemblance avec les dents pour finir par les organes dermiques dont l'apparence et la composition s'éloignent le plus de ces productions.

A. *Écailles placôïdes ou dents dermiques des Sélaciens.* — Agassiz, un des premiers, émit l'hypothèse que les dents et les

écailles placoïdes des Sélaciens étaient des organes homologues. Oscar Hertwig s'appliqua, dans ces derniers temps, à vérifier cette supposition. Comme ces organes sont situés les uns et les autres assez profondément dans le revêtement cutané, il est nécessaire de donner une courte description de la texture du derme. Celui-ci est constitué chez les Sélaciens, comme d'ailleurs chez tous les Vertébrés inférieurs, à partir des *Pétromyzons*, par une série de lamelles conjonctives superposées les unes aux autres (fig. 16). Chacune des lamelles se compose d'une couche de faisceaux conjonctifs à directions parallèles et se décomposant en fibrilles élémentaires. Cependant il est à noter que les faisceaux de deux couches qui se suivent sont, dans l'une, parallèles au grand axe du corps et, dans l'autre, perpendiculaires à cette direction, de façon à se croiser à angle droit. Ce sont les lamelles les plus profondes qui possèdent la plus grande épaisseur, tandis qu'elles s'aminçissent à mesure qu'elles se rapprochent de l'épiderme. Outre ces faisceaux sus-mentionnés, on en rencontre d'autres qui partent de la couche sous-cutanée et montent perpendiculairement vers l'épiderme pour se terminer là en se divisant et en s'anastomosant avec les premiers. A la surface de ces faisceaux se trouvent appliquées des cellules qu'on observe aisément à l'aide des acides faibles. On voit en outre que celles-ci sont pourvues de prolongements qui vont se mettre en relation avec ceux qui partent des éléments semblables des lamelles voisines.

Les écailles placoïdes sont fixées dans la portion superficielle du derme, et, comme elles arrivent presque à se toucher par leur base élargie, elles ne laissent entre elles que de faibles intervalles de tissu conjonctif. Cependant les écailles ne vont pas au contact même des lamelles dermiques que nous venons de décrire : ces deux tissus sont séparés les uns des autres par une couche plus lâche de tissu conjonctif, riche en éléments cellulaires. Ces derniers figurent des cellules arrondies ou bien polyédriques par pression réciproque. Ils sont pourvus d'un gros noyau et ne possèdent que des



traces de protoplasma. Outre ces dernières cellules, on aperçoit encore des chromoblastes foncés, surtout quand on considère la face dorsale du corps. Ajoutons encore que le derme est limité superficiellement par une *membrane basale* ou *basilaire*.

Sur la membrane basilaire est appliquée une assise de cellules prismatiques (fig. 16), suivie par une ou plusieurs couches de cellules polyédriques. En y joignant les éléments aplatis de la superficie, on a une idée complète de la texture de l'épiderme chez les Sélaciens. Nous n'avons pas à insister ici sur les cellules muqueuses qu'on trouve plus ou moins abondamment dans les couches superficielles.

Telle est la constitution de la peau chez les jeunes Sélaciens; mais il est à remarquer que, sur l'adulte, l'épiderme ne s'étend pas sur toute la surface du corps, puisqu'il n'y recouvre plus le sommet des écailles. Pour faciliter la compréhension de ce qui va suivre, nous avons à donner une courte description des écailles : chacune d'elles est formée de deux portions, l'une représente une plaque carrée, et l'autre figure une sorte d'épine dont la pointe est libre. Nous désignerons la première sous le nom de *plaque basale*, et la seconde, sous le nom d'*épine*. La structure et l'origine de l'une et de l'autre sont bien différentes.

L'épine s'insère sur la plaque basale par une portion élargie ou étranglée, et présente des configurations variées d'un Sélacien à l'autre.

Quelle est la structure des écailles? Williamson la décrit sous le nom de *dent dermique* (*dermal tooth*). Chacune contient, selon cet auteur, une cavité pulpeuse, d'où partent en rayonnant divers canaux. L'un de ces derniers monte verticalement, tandis que les autres, au nombre d'un à quatre, ont une direction plus ou moins horizontale. Voilà la texture de la portion de l'écaille implantée dans le derme. La portion libre ou superficielle est, au contraire, recouverte par une substance brillante, que Williamson appelle *ganoïne*, et qu'il distingue de l'émail des Mammifères en ce qu'elle ne se laisse

pas décomposer comme ce dernier en une série d'éléments prismatiques. Huxley se range de l'avis de Williamson, tandis que Leydig prétend, dans son traité d'histologie, que la substance des écailles possède les modifications de la dentine et nie l'existence de l'émail ou de la ganoïne. Hannover, cependant, dans un travail sur *la structure et le développement des écailles et des épines chez les Poissons cartilagineux*, insiste de nouveau sur la présence d'une substance vitreuse, dure et transparente, qui recouvre la surface des écailles placoïdes.

On voit, par les indications précédentes, combien la structure des écailles était incertaine et remplie de contradictions, avant les recherches que nous allons passer en revue. C'est, en effet, aux investigations d'Oscar Hertwig que nous devons les connaissances les plus complètes en ce qui concerne la composition et l'origine des écailles chez les Sélaciens. Nous citerons, parmi les espèces étudiées : le *Scymnus lichia*, le *Mustelus laevis*, l'*Acanthias vulgaris* et le *Carcharias glaucus*.

La masse principale de l'écaille placoïde est formée d'une substance fondamentale homogène, transparente, traversée par des canalicules (fig. 15, *m*). Ces derniers partent d'une cavité centrale (D), et vont, en rayonnant et en se subdivisant, gagner la surface de l'organe. On trouve, en outre, des espaces globulaires à la base de certaines épines. O. Hertwig montre que cette substance ressemble en tous points à la dentine des Vertébrés supérieurs, comme les canalicules et espaces globulaires rappellent les canalicules et les espaces interglobulaires de l'ivoire des dents.

Si nous considérons maintenant la couche superficielle ou corticale (E), dans laquelle les canalicules ne pénètrent pas, nous voyons qu'elle constitue un revêtement hyalin séparé de la dentine par une ligne très nette. Sous l'influence des réactifs, la substance de la couche corticale se comporte différemment que la dentine. En outre, elle possède les propriétés optiques de l'émail et se trouve recouverte d'une cuticule, comme l'a montré Huxley. Ce qui confirme cette vue, c'est que le développement de l'une et de l'autre est identique. En

d'autres termes, la ganoïne de Williamson est de l'émail qui ne se laisse pas décomposer en prismes.

Quant à la plaque basale (C), elle est formée d'une substance fondamentale homogène qui se continue insensiblement avec la dentine de l'écaïlle. Les faisceaux de tissu conjonctif du derme parviennent jusque dans la plaque basale, et c'est grâce à eux que l'écaïlle est si solidement fixée dans la peau. Ceci nous montre que la plaque basale est constituée par du tissu connectif ossifié passant insensiblement à la den-

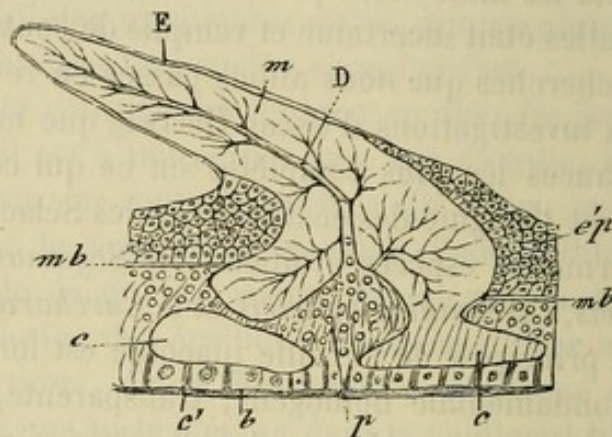


Fig. 15 (1).

tine de l'épine. La plaque basale peut être considérée comme un véritable ciment semblable au cortical osseux de Ténon.

Quel est maintenant le tissu qui remplit la cavité de l'écaïlle? C'est la pulpe (fig. 15, *p*), remarquable par sa richesse en cellules pigmentaires dont la présence rend les recherches assez pénibles. Les relations avec le derme se bornent souvent à un prolongement qui s'y rend perpendiculairement; d'autres fois plusieurs cordons cellulaires à direction plus ou moins horizontale la relient à cette membrane

(1) Écaïlle placôïde de *Mustelus laevis* à un grossissement très faible (d'après Hertwig). — *p* = pulpe; *D* = canal partant de la cavité de la pulpe et donnant des canalicules se ramifiant dans la dentine *m*; *E* = émail; *mb*, membrane basilaire; *ép* = épiderme; *b* = faisceaux conjonctifs du derme à direction horizontale; *c'* = ... à direction perpendiculaire; *CC* = plaque basale constituant le ciment.

(fig. 15). La pulpe se compose d'un tissu cellulaire très vasculaire. Sa portion superficielle se distingue par la disposition de ses éléments, qui affectent une configuration épithéliale. En effet, ces derniers ont la forme de plaques appliquées par l'une des faces contre le chapeau de dentine. La plupart n'envoient pas, dans l'intérieur de cette substance, des prolongements correspondant aux canalicules. A ce point de vue, il n'y a que les cellules situées au sommet de la pulpe et regardant l'épine, qui prennent une forme plus allongée, cylindrique, présentent un gros noyau, et dont l'extrémité périphérique envoie un prolongement dans les gros canalicules qui leur correspondent. Hertwig a vu, en outre, dans l'intérieur des canalicules une ou plusieurs cellules accompagner les prolongements que nous venons de mentionner et qui sillonnent les canaux de la dentine, en simulant l'apparence de fibres.

Les cellules plates ainsi que les éléments allongés peuvent être regardés comme de véritables *odontoblastes* destinés à élaborer la substance de l'écaille et peut-être à lui apporter, par les prolongements protoplasmiques, les matériaux nutritifs.

En résumé, l'écaille placoïde offre, de dehors en dedans : 1° une *cuticule* très résistante; 2° une *couche d'émail*; 3° une couche de *dentine*; 4° une portion de *tissu conjonctif ossifié*, le *cément* de l'écaille. Enfin l'organe producteur et vasculaire est représenté par une véritable papille, la pulpe de l'écaille qui produit les *odontoblastes*.

D'où proviennent ces diverses parties et quelle est leur évolution? Leydig a montré le premier que, si l'on arrache l'épiderme d'un embryon d'*Acanthias*, on aperçoit une série de creux ou de logettes sur sa face profonde. A ces excavations correspondent du côté du derme une série d'élévations sous forme de papilles. Ce sont ces dernières qui élaborent les écailles par le dépôt de sels calcaires et par l'ossification de la substance papillaire. Hannover (*loc. cit.*) se borne à comparer le développement des écailles à celui des dents, sans donner

de plus longs détails sur le processus. Nous devons encore à O. Hertwig d'avoir jeté quelque lumière sur ce point. Il fait remarquer qu'un embryon d'*Acanthias vulgaris* de 8 centimètres de long présente un derme lisse, sans papille. Aux lamelles dermiques fait suite superficiellement une couche assez mince de tissu conjonctif qui se laisse enlever aisément avec l'épiderme, dont elle est pourtant séparée par une membrane basilaire très nette.

Au-dessous de cette dernière et appliquées contre elle, se

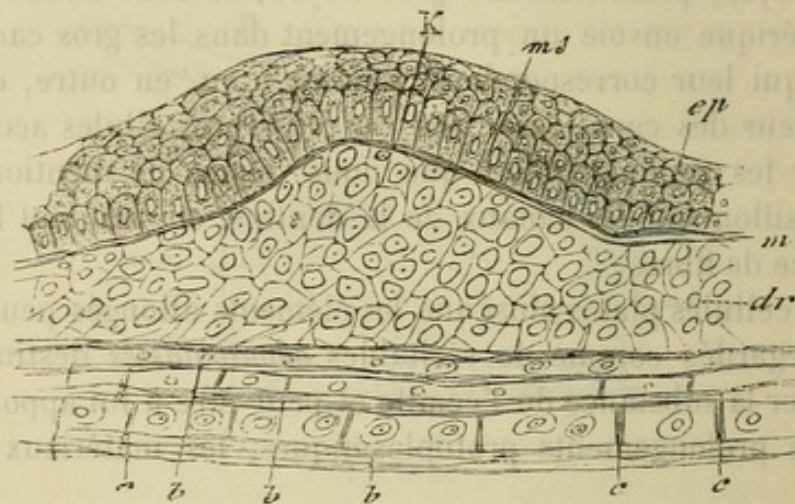


Fig. 16 (1).

trouvent des cellules allongées horizontalement et pourvues de gros noyaux. La texture de cette peau rappelle l'état persistant qu'on retrouve chez les Cyclostomes.

Sur un embryon de 8 centimètres de long, on trouve déjà les indices de l'apparition de l'écaïlle. Le premier changement qui frappe, c'est la présence d'amas cellulaires, qui se sont formés à la limite du derme et de l'épiderme. D'un côté,

(1) Premier stade du développement d'une écaïlle placôïde sur un embryon d'*Acanthias vulgaris* de 8 centimètres de long,  $\frac{200}{1}$  (d'après Hertwig). — K = saillie de la couche superficielle du derme devenant la papille ou bulbe de l'écaïlle; Ms = couche basilaire devenant la membrane de l'émail; ml = membrane amorphe ou basilaire; dr = couche superficielle du derme; bb = faisceaux conjonctifs de la partie profonde du derme et à direction horizontale; c'c' = ...à direction verticale.

ils soulèvent l'épiderme ainsi que la membrane basilaire et, de l'autre, semblent refouler en dedans le tissu conjonctif du derme (fig. 16). Hertwig désigne ce tissu qui les constitue sous le nom d'*épithélioïde* (fig. 16, *k*). Cependant l'origine et les dessins très exacts et très démonstratifs de l'auteur montrent nettement qu'il provient du mésoderme. Au début, la membrane basilaire (fig. 16, *mb*) et l'épiderme sus-jacent s'étendent par-dessus l'éminence sans présenter de modifications structurales; ils sont seulement repoussés par la saillie dermique. Celle-ci est constituée par de grandes cellules à gros noyau, serrées les unes contre les autres (fig. 16, *k*). Les éléments sont nettement limités du tissu conjonctif du derme sans qu'on les voie se continuer avec les fibres lamineuses de ce dernier. L'origine et les caractères de ces cellules montrent qu'elles représentent des cellules conjonctives jeunes ou embryoplastiques. En effet, avant l'apparition de ces saillies, première trace des écailles, la membrane basilaire établissait déjà une ligne de démarcation entre l'épiderme et le derme, et, comme elle continue à persister pendant le développement de l'amas cellulaire, il est de toute évidence que celui-ci ne peut dériver de la prolifération des cellules ectodermiques. En considérant, par contre, ce fait que les cellules pigmentées sont presque au contact de la membrane basilaire sur tout le reste de la peau, sauf au niveau des saillies cellulaires, où elles sont situées plus profondément dans le derme, on peut se convaincre que ces amas résultent de la multiplication très active des éléments conjonctifs les plus superficiels du chorion. Les éléments allongés dont nous avons fait mention plus haut (fig. 19, *p*) paraissent devoir être en jeu dans ce phénomène. Ce sont eux qui représentent les cellules formatrices des écailles.

En suivant l'évolution de ces amas cellulaires sur des embryons de plus en plus âgés, on les voit prendre la forme d'une papille, dont le sommet s'enfonce dans l'épiderme en s'inclinant dans la direction de la queue de l'animal. La présence de cette papille semble influencer les propriétés vitales de l'épiderme, qui, sous cette poussée, augmente à ce niveau

en hauteur et en épaisseur. C'est ainsi qu'au point de vue morphologique l'organe acquiert peu à peu la forme de l'écaille, tout en étant constitué par des tissus mous, qui sont loin de posséder les caractères physiques et chimiques de cette formation sur l'adulte.

En quoi consistent les modifications qui aboutiront à l'achèvement de l'écaille? Les cellules prismatiques basilaires de l'épiderme coiffant la papille s'allongent de telle façon qu'elles finissent par avoir une hauteur de 0<sup>mm</sup>,03 à 0<sup>mm</sup>,04, tandis que les éléments analogues situés dans les espaces interpapillaires sont trois fois moins élevés. En même temps, on les voit subir des changements dans leur constitution intime : la substance qui forme leur base et leurs parties latérales devient plus homogène, comme vitreuse, et elle se teint moins énergiquement par le carmin que les portions centrale et périphérique.

Dans un stade plus avancé (embryon d'*Heptanchus* de 13 centimètres et d'*Acanthias americ.* de 17 centimètres), on voit apparaître une croûte calcaire au niveau de la membrane basilaire et peut-être en partie dans la couche immédiatement sous-jacente. Cette croûte calcaire est l'indice du prochain développement des portions dures de l'écaille. Elle revêt la papille en guise de manteau. La face convexe tournée vers les cellules basilaires est lisse, tandis que la surface concave présente un certain nombre de prolongements. Traitée par les acides, cette croûte calcaire disparaît en laissant à sa place une membrane coiffant la papille. C'est au-dessous de cette croûte calcaire qu'apparaît la *dentine* sous forme d'une substance fondamentale homogène fixant énergiquement le carmin. Mais au début la dentine n'est pas imprégnée de sels calcaires. Remarquons l'analogie de développement de cette substance avec la substance préosseuse, laquelle est élaborée et montre les réactions caractéristiques de l'osséine avant qu'elle se soit chargée de granules calcaires.

Pour en finir avec la croûte calcaire, disons encore qu'elle représente l'ébauche de l'émail (fig. 17).

La pulpe continue à pénétrer jusqu'au sommet de l'émail sur l'embryon de *Carcharias glaucus* de 35 centimètres de long. Elle est constituée par les mêmes cellules que plus haut, mais offre, en outre, des faisceaux de tissu conjonctif ainsi que des vaisseaux sanguins. Le manteau de dentine s'est épaissi et présente déjà des canalicules anastomosés. Sa face interne est revêtue de cellules allongées, ressemblant à des ostéoblastes, dont les prolongements peuvent être suivis jusque dans l'intérieur des canalicules. Peu à peu le sommet de la

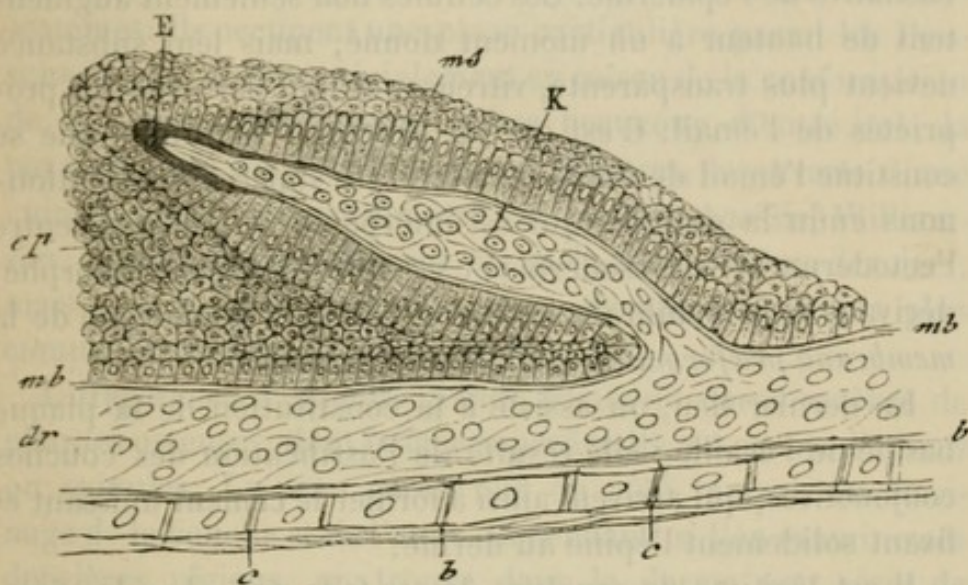


Fig. 17 (1).

pulpe se rétrécit par le développement progressif de la dentine, qui se creuse de canalicules de plus en plus gros et de plus en plus nombreux, dans lesquels on aperçoit çà et là des odontoblastes.

Hertwig estime que la cuticule de l'émail provient, non pas de la transformation de certains éléments cellulaires, comme Kölliker et Waldeyer l'admettent pour la cuticule des dents, mais de la membrane basilaire qui continue à revêtir l'émail.

(1) Coupe longitudinale d'une écaille placode sur un embryon d'*Heptanchus cinereus*,  $\frac{1}{1}$  (d'après Hertwig). Mêmes lettres que figure 16. — E = première couche d'émail.



Chez des embryons plus âgés, il se forme de nouvelles papilles dans l'intervalle des premières, de façon à s'intercaler entre les anciennes, au fur et à mesure que celles-ci sont éloignées les unes des autres, grâce au développement général.

En résumé, l'écaille débute par la formation d'une éminence dermique, dont la superficie offre des odontoblastes élaborant la dentine avec ses canalicules et dont la portion centrale persiste sous forme de pulpe. Quant à l'émail, il résulte de la modification spéciale signalée plus haut (p. 130) des cellules basilaires de l'épiderme. Ces cellules non seulement augmentent de hauteur à un moment donné, mais leur substance devient plus transparente, vitreuse, et finit par avoir les propriétés de l'émail. C'est par un processus identique que se constitue l'émail dentaire des Vertébrés supérieurs. Mentionnons enfin la cuticule qui est interposée, à l'origine, entre l'ectoderme et le mésoderme : c'est une membrane amorphe, dérivant de la membrane basilaire. Elle est l'homologue de la *membrana præformativa* du follicule dentaire.

En dernier lieu, on assiste à la constitution de la plaque basale de l'écaille : elle résulte de l'ossification des couches conjonctives, qui arrivent ainsi à former le ciment unissant et fixant solidement l'épine au derme.

Il est légitime de conclure de ces faits que, chez les Sélaciens, les dents et les écailles dermiques représentent des phanères semblables par leur structure et par leur rôle, qui est d'ordre mécanique. Leur genèse se fait aux dépens des mêmes feuilletts ; il n'y a qu'un point d'évolution morphologique qui les distingue : dans la cavité buccale, c'est le bourgeon épithélial qui va à la rencontre de la papille située profondément ; sur les téguments, c'est le mésoderme qui, en se soulevant, forme l'ébauche primitive du phanère.

Des Sélaciens, nous passons maintenant à l'ordre des Ganoïdes.

B. *Phanères dermiques des Siluroïdes et des Esturgeons.* — Quelles sont les relations des écailles placoides des Sélaciens avec les plaques osseuses des Esturgeons (Acipenser), des

Lophobranches, des Ostracionides, etc., ou bien avec les pièces dermiques de certains Ganoïdes, lesquelles, comme on sait, sont revêtues d'émail? Y a-t-il une analogie de texture entre ces organes et les épines dermiques et les écailles des Plectognathes, ainsi que les écailles cténoïdes et cycloïdes? L'origine de ces divers produits est-elle la même, et, s'il en est ainsi, par quelles transformations successives passent les uns et les autres?

Nous considérerons en premier lieu le squelette dermique des *Siluroïdes*. Ce sont des Téléostéens de la subdivision des Phytostomes. Ils occupent une place particulière parmi les Poissons osseux, et cela spécialement en raison de la conformation de leur revêtement cutané. Chez beaucoup d'entre eux, la peau est nue; mais on la voit, sur d'autres, recouverte d'une cuirasse constituée par des écussons osseux. Agassiz, Williamson, Heinke et Baudelot ont décrit la forme de ces derniers, mais c'est à O. Hertwig que nous devons les notions plus complètes sur leur mode de genèse.

L'*Hypostome* a la plus grande partie du corps revêtue de plaques osseuses, dont la face superficielle est garnie d'épines ou spinules. La peau paraît nue du côté ventral, au voisinage de la bouche et de l'anus. Cependant, si l'on examine ces dernières régions, on trouve dans le derme une série de petites pièces osseuses. Celles-ci sont ovales ou carrées et supportent dans leur centre un anneau osseux circonscrivant un orifice.

Baudelot (*op. cit.*, p. 235) a décrit avec soin ces écussons ou écailles de l'*Hypostome*. Ces écailles sont épaisses, assez grandes, imbriquées et recouvertes de spinules sur toute leur portion libre. Ces spinules ont la forme de petites épines droites ou légèrement arquées. Chaque spinule se trouve implantée sur l'écaille d'une façon remarquable : au-dessous de sa base existe une sorte de tête articulaire (comp. fig. 48), qui pénètre dans une petite cupule arrondie, inclinée sur le plan de l'écaille et offrant sa concavité dirigée en arrière. Au fond de chaque cupule on aperçoit un petit orifice qui fait

communiquer la spinule avec un système de lacunes contenues dans l'épaisseur de l'écaïlle.

Chaque spinule est creusée à l'intérieur d'un large canal, qui est limité par une substance fondamentale transparente traversée de dedans en dehors par une multitude de très fins canalicules simples ou ramifiés, identiques en tous points à ceux de la dentine. Il résulte de cette structure que chaque spinule peut être considérée comme une véritable dent arti-

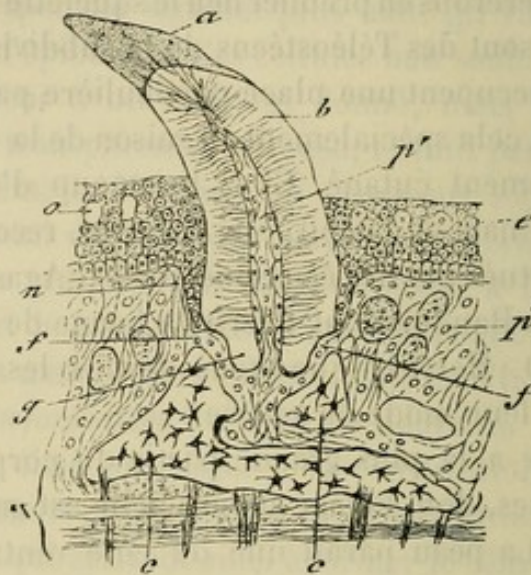


Fig. 18 (1).

culée à la surface de l'écaïlle et pouvant se détacher avec facilité.

La substance de l'écaïlle elle-même est constituée par une masse renfermant de nombreux corpuscules osseux dont les prolongements s'anastomosent avec ceux des corpuscules voisins.

« Par leur forme, par leur imbrication, par la disposition

(1) Coupe à travers une plaque osseuse portant une spinule et provenant de la peau de l'*Hypostoma*, au voisinage de l'anus,  $\frac{100}{1}$  (emprunté à O. Hertwig). — *a* = émail; *b* = dentine; *p* = pulpe ou papille de l'écaïlle; *e* = épiderme; *n* = manchon épidermique autour de la base de la spinule; *f* = ligament annulaire; *c, c* = ciment; *g* = prolongement de la base de la spinule; *r* = lamelles dermiques profondes; *p'* = couche dermique superficielle; *o* = cellules muqueuses.

de leurs spinules, les écailles (de l'Hypostome) ressemblent à celles des Cténoïdes ; par la composition de leur tissu, formé de substance osseuse et de dentine, elles rappellent les scutelles des Squales. En conséquence, les écailles du type Hypostome paraissent établir un passage, une sorte de transition naturelle entre les écailles des Sélaciens et celles des Poissons osseux. » (Baudelot, *op. cit.*, p. 237.)

Quelles sont les connexions des écailles avec le derme ? Ce dernier laisse distinguer comme chez les Sélaciens deux couches : la couche profonde (fig. 18, *r*) se compose de lamelles conjonctives à direction horizontale, traversées par des faisceaux perpendiculaires à la peau. Dans l'intervalle de ces deux sortes de trainées, existent de nombreuses cellules conjonctives. Plus superficiellement (*p'*), cette couche se continue insensiblement avec une assise de tissu lamineux plus lâche où les fibres conjonctives s'entre-croisent d'une façon très irrégulière. Cette dernière couche est très vasculaire. L'épiderme qui vient ensuite est mince et est constitué par des cellules basilaires prismatiques et par plusieurs rangées de cellules aplaties au milieu desquelles on remarque de nombreuses cellules muqueuses (*e*). La plaque osseuse (*e*) adhère par sa base aux lamelles conjonctives de la couche profonde du derme. Le corps de la plaque est en contact avec le tissu conjonctif lâche et vasculaire de la couche superficielle. Vient ensuite la spinule, qui est constamment séparée du tissu conjonctif par un manchon de cellules épithéliales (fig. 18, *n*).

La texture de ces diverses parties est la suivante : la plaque se compose d'une substance fondamentale homogène renfermant de nombreux corpuscules osseux (fig. 18, *cc*). Le tissu osseux se continue directement avec le tissu conjonctif. Au centre de la plaque osseuse, on remarque une cavité, émettant des canaux latéraux et verticaux. Du côté superficiel, elle est en continuité directe avec la cavité de la spinule (*p*). Cette dernière envoie de tous côtés dans la substance de la dentine une série de canalicules dentaires. Le sommet de la spinule

est recouvert par une coiffe d'émail (E), qui elle-même est revêtue d'une cuticule superficielle.

L'adhérence de la spinule à la plaque osseuse est caractéristique : la base de la spinule se rétrécit à ce niveau, et il ne reste qu'un prolongement central (*g*), qui est relié par le ligament (*f*) à la plaque osseuse. C'est une véritable articulation permettant certains mouvements.

Les cavités osseuses de la plaque renferment du tissu conjonctif très vasculaire. De là les vaisseaux sanguins gagnent la pulpe de la spinule, qui montre dans ses portions superficielles une assise des cellules plus ou moins aplaties. Ce sont des odontoblastes qui élaborent la dentine.

Si nous comparons à ces spinules les écussons constituant la cuirasse, nous trouvons que l'écusson osseux occupe toute l'épaisseur du derme et confine directement, par sa face profonde, aux tissus sous-cutanés. Les écussons sont constitués par une substance fondamentale striée en long et contenant de petits corpuscules osseux. Les assises superficielles sont traversées par des espaces vasculaires et des canaux de Havers. Leur surface est recouverte par une couche conjonctive sous-jacente à l'épiderme, se laissant pénétrer par la base des spinules. La seule différence consiste dans la présence d'un grand nombre de spinules, qui hérissent presque tout le champ de l'écusson. Mais les connexions des spinules avec le tissu osseux sont les mêmes que celles que nous avons établies sur les petites pièces osseuses.

De quelle façon se développent ces organes? En comparant des individus (*Hypostoma*) de divers âges, on constate que les spinules des jeunes sont plus petites que chez l'adulte, que souvent elles manquent et semblent avoir disparu par résorption. Le stade le plus jeune de l'évolution d'une spinule est représenté figure 19. Elle est située dans le tissu lamineux lâche sous-jacent à l'épiderme et est entourée par un prolongement circulaire de cellules épithéliales (*n*). Les éléments épithéliaux qui reposent sur le sommet de la spinule figurent une assise de cellules prismatiques très hautes. Elles forment l'organe de

l'émail. Le sommet de la spinule coiffe une papille riche en éléments cellulaires, qui n'est autre chose que le *germe de la spinule* ou *vrai bulbe* dentaire, se séparant du tissu conjonctif voisin par une ligne très nette. Les cellules superficielles du bulbe sont plus hautes, fusiformes, et constituent ainsi une couche d'odontoblastes (*l*) qui se distinguent aisément des éléments plus petits de la masse bulbaire (*p*). Le sommet de la spinule se compose de deux tissus: d'une couche de dentine (*b*) revêtue superficiellement d'une couche d'émail (*a*). Au fur et

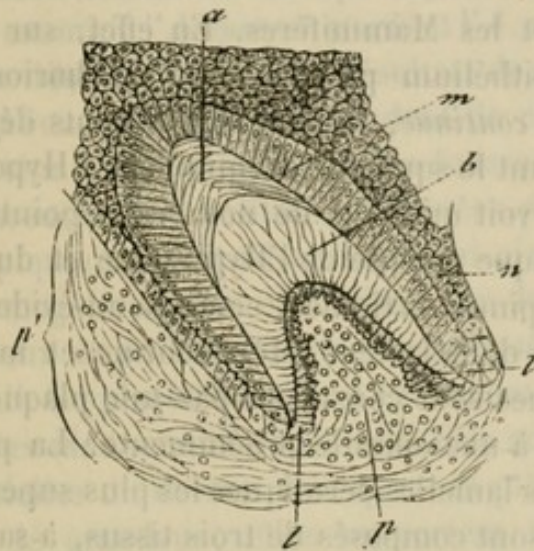


Fig. 19 (1).

à mesure que la spinule s'allonge, elle perce l'épiderme qui continue à l'entourer à sa base.

La genèse des spinules est donc la suivante: il se produit d'abord des bourgeons épidermiques qui pénètrent dans la couche superficielle du mésoderme. Chaque bourgeon deviendra un organe de l'émail, tandis que le germe de la dentine est représenté par une papille conjonctive. C'est le derme lui-

(1) Coupe d'une dent dermique ou jeune spinule (*Hautzahn*) en train de se développer, provenant de la peau de la région ventrale d'un *Hypostoma*,  $\frac{300}{1}$  (emprunté à O. Hertwig). Mêmes lettres que figure 18, ayant même signification. — *l* = couche d'odontoblastes; *m* = couche basilaire devenant la membrane de l'émail.

même qui, en s'ossifiant, formera, soit la plaque osseuse, soit l'écusson.

Ce développement des spinules chez l'Hypostome rappelle l'évolution des dents de la cavité buccale des Téléostéens. On sait, en effet, depuis les observations d'Owen, de Heincke, de Tomes que les dents de remplacement dérivent chez les Poissons osseux, de bourgeons épithéliaux qui s'insinuent et pénètrent dans le mésoderme au milieu de l'intervalle des dents plus anciennes. Ce fait montre que leur développement diffère de l'évolution dentaire chez les Sélaciens, les Amphibiens, les Reptiles et les Mammifères. En effet, sur ces derniers animaux, l'épithélium plonge dans le chorion sous forme d'une *lamelle continue*, en arrière des dents déjà existantes.

En comparant le squelette dermique de l'Hypostome et des Sélaciens, on voit qu'il y a de nombreux points de ressemblance. La plaque osseuse de l'Hypostome et du Callichthys, munie d'une spinule articulée, correspond évidemment à l'écaille placoïde de Sélaciens. Même forme et même origine : les deux organes sont constitués par une plaque basale donnant insertion à une spinule proéminente. La plaque basale est fixée sur les lamelles dermiques les plus superficielles. Les deux organes sont composés de trois tissus, à savoir d'ivoire, de dentine et de tissu osseux.

Les caractères différentiels sont secondaires. C'est ainsi que le tissu osseux renferme des corpuscules osseux chez les Siluroïdes, ce qui n'est pas le cas chez les Sélaciens. Sur ces derniers, la plaque basale et la spinule sont intimement unies, tandis qu'il y a une véritable articulation entre ces deux parties chez les premiers. Cependant ce fait n'exclut en rien la parenté homologique. Hertwig a montré, en effet, que les dents des Amphibiens sont constituées avant leur évolution complète par deux portions séparées l'une de l'autre par un espace annulaire qui ne s'ossifie que plus tard.

C. *Écailles et écussons dermiques des Esturgeons.* — Les Esturgeons forment dans les Ganoïdes une famille dont l'organisation n'a pas acquis un bien haut développement. La

colonne vertébrale est restée cartilagineuse. Les pièces dermiques ont également conservé des caractères spéciaux. Comme chez les Siluroïdes, il y a dans les Acipensérides des groupes dont la peau est nue, et d'autres qui ont une véritable cuirasse cutanée.

Agassiz (*loc. cit.*, p. 277) décrit les écussons qui se trouvent sur le corps des Esturgeons, comme constitués par de la substance osseuse recouverte d'émail. Williamson (*op. cit.*, p. 448) nie la présence de l'émail et pense que tout l'écusson est composé de tissu osseux traversé par des canaux de Havers. O. Hertwig a examiné l'*Acipenser sturio* et l'*A. ruthenus*, longs de 12 à 30 centimètres, et voici les résultats de ses recherches. Cinq séries d'écussons osseux s'étendent de chaque côté du corps, de la tête à la queue. Entre les écussons se trouvent des pièces osseuses plus petites, constituées par une plaque élargie et un piquant qui s'en détache. Celui-ci est formé d'une substance homogène ossifiée et contient vers la base des corpuscules osseux à prolongements anastomosés. Il n'est pas revêtu d'émail. La plaque basale est également constituée par du tissu osseux sans canaux de Havers. Elle adhère aux couches superficielles du derme. Dès que ces pièces dermiques augmentent de grandeur, elles supportent un plus grand nombre de piquants.

Elles nous conduisent insensiblement aux écussons qui sont hérissés de plusieurs séries de piquants ayant la même composition. La seule différence que l'on constate quand on s'adresse à des animaux plus âgés, c'est une épaisseur plus notable de l'écusson dont la substance osseuse a été élaborée aux dépens du derme. Celui-ci peut être complètement ossifié.

Les spinules des Siluroïdes et les piquants des Esturgeons se ressemblent quant à la forme : les uns et les autres sont constitués par une plaque basale et une portion pointue. La première est ossifiée et adhère intimement au derme. La différence essentielle consiste dans la texture et l'origine. Chez les Siluroïdes, la spinule est un organe semblable à une dent ; elle contient en effet un bulbe, et est formée de dentine et d'émail.



Les piquants des Esturgeons ne renferment que du tissu osseux.

Quels sont maintenant les rapports de ces divers organes avec les dents de la cavité buccale ? Nous avons déjà montré (p. 137) que les uns et les autres sont des produits homologues, dérivant d'une forme commune. C'est ainsi que chez les Sélaciens l'ossification du derme est de tous points analogue à la formation des dents dans la bouche. Owen (*Odontography*, p. 68) prétend que les jeunes Esturgeons ont des dents qui disparaissent chez l'adulte. Sur l'*Acipenser ruthenus*, les dents sont absentes sur le maxillaire supérieur et inférieur, mais il en existe de fort petites sur les arcs branchiaux. Chaque dent renferme une cavité contenant le bulbe dentaire, revêtu d'un manteau de dentine et d'une couche d'émail. La base des dents est réunie à celle des dents avoisinantes par une lamelle osseuse.

Ce fait nous montre que l'Esturgeon n'offre pas les ressemblances que nous connaissons chez les Sélaciens entre les productions cutanées et les organes dentaires. Les piquants des Esturgeons seraient-ils des formations analogues à celles des dents, mais ayant subi une atrophie dans certaines parties ? Les cellules épithéliales ne parviendraient plus à produire de l'émail et les canalicules de la dentine ne se développeraient plus. Il est possible que cette interprétation soit la vraie. En effet, nous savons que les écussons du *Callichthys* se distinguent par leur peu d'émail ou son absence totale. Les organes copulateurs des chimères possèdent des spinules privées également de l'émail, quoiqu'elles soient revêtues d'une couche de dentine et qu'elles renferment une cavité pulpaire. Heinke et Tomes ont cité plusieurs exemples de dents buccales sur lesquelles l'émail fait défaut.

Enfin les papilles dentaires subissent une ossification complète chez un grand nombre de Téléostéens, d'Amphibiens et de Reptiles. C'est ainsi que se forme la vasodentine.

Il semble donc légitime de regarder les écailles pla-coïdes des Sélaciens, les spinules des Siluroïdes et les piquants

des Acipensérides comme des phanères dermiques homologues.

D. *Lépidostéides et Polyptérides*. — Hertwig a fait une étude approfondie des pièces formant le squelette dermique des Ganoïdes (*Lepidosteus* et *Polypterus*). Williamson avait déjà décrit sur les écailles et les dents des Sélaciens et des Ganoïdes une substance particulière, qu'il a désignée sous le nom de ganoïne, comme nous avons déjà eu l'occasion de le dire. Hertwig a fait voir qu'il y a chez le *Lepidosteus osseus* diverses espèces de productions dermiques. A la face inférieure de la tête, on trouve un endroit qui semble dépourvu d'écailles. Cependant la peau, examinée au microscope, présente des organes ossifiés. Ils ont une forme carrée, se trouvent insérés dans le derme immédiatement au-dessous de l'épiderme. Leur face externe supporte une spinule en forme de dent. Celle-ci renferme une cavité centrale d'où partent quelques canalicules allant se perdre dans la dentine. Sur d'autres portions de la peau, on trouve des épines pourvues d'une pulpe centrale, et revêtues extérieurement d'une couche d'émail. Le reste du corps du Lépidostéus est recouvert d'une cuirasse constituée par de grandes écailles. Celles-ci ont une forme rhomboïdale et sont disposées en séries très bien figurées par Agassiz. Elles sont formées de deux substances : de tissu osseux et d'émail. Le tissu osseux en constitue la masse principale; il est représenté par une série de lamelles parallèles à la surface. Les corpuscules osseux, qui y sont contenus, émettent de nombreux canalicules. Nous ne faisons que signaler certains tubes qui partent de la superficie pour se ramifier dans le tissu osseux et qui caractérisent les écailles de Lépidostéus. Ces tubes creux ressemblent aux canalicules de la dentine, quoiqu'ils soient plus larges; leur diamètre est de 0<sup>mm</sup>,004 à 0<sup>mm</sup>,005 en moyenne. Ils renferment du côté de la face inférieure de l'écaille de petites cellules, qui ont la valeur d'odontoblastes. En un mot, la substance fondamentale des écailles réunit chez le Lépidostéus les caractères du tissu osseux et de la dentine. Cette

propriété se retrouve fréquemment sur les os des Ganoïdes et des Téléostéens.

Les canaux de Havers n'existent qu'au centre de l'écaille du Lépidostéus, tandis que sur le Polyptérus ils se trouvent répandus dans tout l'organe.

Du côté superficiel, le tissu osseux est revêtu d'une couche d'émail, qui caractérise les pièces osseuses dermiques des Ganoïdes. L'émail a une constitution totalement amorphe et ressemble à l'émail dentaire des Vertébrés inférieurs.

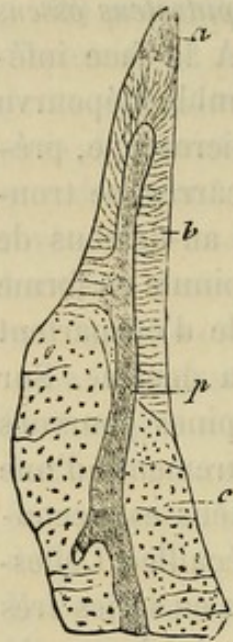


Fig. 20 (1).

Il existe encore une autre espèce d'écailles au pourtour de la ceinture thoracique. Celles-ci sont recouvertes de spinules, possédant une cavité centrale, d'où partent des canalicules dentaires. La base des spinules traverse l'émail et se continue directement avec le tissu osseux de l'écaille.

Notons enfin les pièces osseuses qui sont disposées en double série sur le bord antérieur des nageoires et se recouvrent les unes les autres comme des bardeaux. Elles sont allongées et pointues aux deux extrémités. Elles ont la texture d'écailles qui seraient munies de dents visibles à l'œil, qui arment leur surface. Ces dents dermiques ont la composition des dents de la cavité buccale; elles sont en effet creusées d'une cavité centrale (*p*), remplie de pulpe, elles possèdent une couche de dentine (*b*) avec canalicules et un chapeau d'émail à leur extrémité. L'inspection de la figure 20 fait saisir ces analogies bien mieux que toute description.

Chez le *Polypterus bichir*, il n'existe qu'une cuirasse formée d'écailles rangées en séries comme sur le Lépidostéus. Cependant la structure offre de grandes différences. La substance

(1) Dent dermique (*Hautzahn*) au sommet d'un fulcre de la nageoire pectorale du *Lepidosteus osseus*,  $\frac{29}{1}$  (empunté à O. Hertwig). — *a* = émail; *b* = dentine; *c* = substance osseuse du fulcre; *p* = cavité de la spinule ou dent dermique.

osseuse de l'écaïlle est traversée par un réseau de Havers qui manque totalement chez le Lépidostéus. De nombreux canalicules de la dentine partent de ce réseau. L'émail constitue une couche épaisse et se laisse pénétrer non seulement par les canalicules de la dentine, mais encore par les vaisseaux sanguins qui dérivent des canaux de Havers et qui parviennent jusque près de la superficie. Enfin, par-dessus l'émail, on trouve encore les couches épidermiques.

On voit, par conséquent, que la présence de l'émail constitue le caractère essentiel des écaïlles des Ganoïdes. L'émail est une élaboration de la couche basilaire de l'épiderme, tandis que le reste de la pièce squelettique est constitué par l'ossification du derme. Quand il y a des dents ou spinules sur ces écaïlles, elles partent de la substance osseuse même.

En comparant cet état avec ce qui existe chez les Sélaciens, on peut supposer que primitivement le squelette dermique des Ganoïdes devait être pourvu de productions dentiformes et peut-être de véritables dents.

E. *Pédiculés*, *Plectognathes*. — O. Hertwig (*Ueber das Hautskelet der Fische Morph.*, Jahrbuch, 1881-1882, t. VII) a continué l'étude des écaïlles, qui ont un certain rapport avec celles des Sélaciens ou les épines des Esturgeons.

Les *Pediculati* (*malthe*, *anthennarius*, etc.) ont le corps couvert de spinules qui s'élèvent sur des plaques basales. Chaque écaïlle est creusée d'une cavité qui loge une papille ou bulbe provenant des couches superficielles du derme. Elle est essentiellement formée de tissu osseux homogène et est reliée directement aux faisceaux conjonctifs du derme. On remarque quelquefois, comme c'est le cas chez l'*Halieutæa*, que la base de l'écaïlle est supportée par une lame de tissu cartilagineux. Mais, dans beaucoup de groupes (*Centriscidés*), les plaques basales peuvent se réunir par l'extension de l'ossification, et il en résulte une véritable cuirasse osseuse hérissée de crêtes, de dents ou d'épines.

Chez les *Plectognathes* (*Gymnodontes*, *Sclérodermes*, *Balistides*, *Monacanteus*), les ossifications du derme sont des plus

variées. Néanmoins on reconnaît une forme commune à laquelle on peut ramener aisément les autres formes. Elles ne figurent qu'une papille ossifiée du derme, dont la base s'est élargie en une plaque qui la fixe aux lamelles connectives. Chez les *Gymnodontes*, les ossifications partielles restent distinctes, et là c'est surtout la spinule qui prend un grand développement. Chez les Sclérodermes, c'est le contraire qui a lieu : l'épine a avorté le plus souvent, tandis que la plaque basale s'est fusionnée avec les voisines. C'est le même phénomène qui a lieu chez les Acipensérides et les Siluroïdes.

F. *Autres Téléostéens*.— Il reste acquis par ces observations que les écailles, chez ces Poissons osseux, résultent d'une ossification du derme et représentent ainsi des organes protecteurs où le mésoderme intervient uniquement. Qu'arrive-t-il maintenant dans le cas où le derme reste plus ou moins lisse sur les Poissons et produit également des formations dures, telles que les écailles ?

Nous devons à G. Pouchet (*loc. cit.*) les renseignements les plus complets sur le développement des écailles chez les Téléostéens, qui sont dans ces conditions. Voici comment l'auteur comprend la texture du derme des Poissons : « Au-dessous de l'épiderme on découvre sur les coupes normales à la surface, bien faites, une mince lame de substance homogène, hyaline, transparente, non striée dans la plupart des cas, nettement délimitée, en dehors aussi bien qu'en dedans, épaisse de 6 à 8  $\mu$  au plus. Cette mince membrane qui porte l'épithélium est le *derme* proprement dit ; il est dépourvu de papilles, sauf de rares exceptions. Il livre passage, chez les Poissons, à un nombre considérable d'organes qui font irruption à travers l'épithélium qui le recouvre, exactement comme les dents traversent les gencives. C'est au-dessous de ce derme que se trouvent chez les Poissons, les Batraciens et les Reptiles, les différents éléments anatomiques qui concourent à leur coloration : les lames irisantes des Poissons, les corps coerulescents des Reptiles, les chromoblastes, etc. Tous ces éléments sont contenus dans un tissu dont la trame est, en

général, assez lâche et qui peut être plus ou moins développé.

« Au-dessous du derme et de ce tissu sous-dermique on trouve généralement une couche épaisse, formée de nappes de fibres lamineuses, tantôt croisées (Gobius, Caméléon), tantôt parallèles (Raies), qui forme la véritable enveloppe cutanée de l'animal.

« Le derme lui-même aussi bien que cette aponévrose sous-dermique peuvent devenir l'un et l'autre l'origine des pièces squelettiques. De l'aponévrose sous-dermique dérivent les écailles de la plupart des espèces. Dans d'autres cas enfin, les organes squelettiques du tégument apparaissent au milieu d'un tissu spécial, dont parfois ils restent entourés pendant toute la vie et qui n'est aussi qu'une variété de tissu lamineux. Ce tissu, auquel nous donnons le nom de tissu *générateur*, est uniquement constitué de noyaux ovoïdes rapprochés à se toucher, mais toutefois sans éprouver aucune déformation par pression réciproque. » (*Journal de l'anatomie et de la physiologie*, 1875.)

Il est infiniment probable que ces noyaux ovoïdes sont entourés d'un corps cellulaire très réduit, comme c'est le cas des cellules embryoplastiques chez les autres Vertébrés, bien que la petitesse des éléments sur les Poissons osseux en rende la démonstration difficile. Nous pouvons ainsi considérer le tissu générateur comme du tissu conjonctif jeune, analogue à celui de la couche superficielle dermique des Sélaciens.

De quelle façon interviennent les couches dermiques ainsi composées dans la constitution des plaques dermiques et des écailles chez les Téléostéens ?

« On trouve sur différents points du squelette des Poissons des dents uniquement formées de la même substance spiculaire que les os sur lesquels elles reposent, et dont elles ne sont qu'un prolongement (La substance *spiculaire* (G. Pouchet), ou *ostéïde* (Kölliker), est la substance osseuse des Poissons où l'on ne découvre point d'ostéoplastes non plus que de canalicules osseux (du moins en général) et qui, d'autre part, n'a pas une organisation analogue à celle de la

dentine). Vers la pointe, le tissu de ces sortes de dents peut être légèrement modifié, plus dur, plus réfringent, plus résistant à l'action des acides; mais ce ne sont pas là des caractères suffisant à établir une distinction histologique.

« L'individualisation des dents dont nous parlons se fait par un procédé pareil à celui des os spiculaires. Elles apparaissent comme ceux-ci dans le tissu générateur sous-dermique, puis font éruption au dehors à travers le derme et l'épiderme. Elles n'ont pas de bulbe et sont en général creuses, offrant dans toute leur étendue une même épaisseur. Elles résultent d'un soulèvement, etc. »

Comment se fait la genèse des plaques dermiques et des écailles des Téléostéens comparativement à celle des Sélaciens? Si l'on examine la peau d'un jeune Syngnathe, on voit, au-dessous de l'épiderme et du derme, le *tissu générateur*, formé des mêmes éléments embryoplastiques que nous avons signalés plus haut. Les noyaux dont il est constitué sont légèrement ovoïdes, mesurant  $2\ \mu\ 1/2$  à  $3\ \mu$  dans un sens et  $5\ \mu$  dans l'autre.

« C'est au milieu de ces éléments qu'apparaît la plaque, avec la signification d'une substance intercellulaire. Au début, les noyaux semblent simplement s'écarter, et la plaque doit avoir en ce moment une forme très irrégulière. »

Sur une petite Raie longue de 15 centimètres environ de l'extrémité de la tête à l'extrémité de la queue, on voit une structure analogue. « Les épines, saillantes, acérées, sont implantées sur une plaque osseuse de forme losangique, ce qui augmente leur ressemblance. Sous le derme, épais au plus de  $2\ \mu$ , se trouvent comme chez le Syngnathe, des chromoblastes, puis une couche de tissu lamineux : ces parties sont traversées ainsi que l'épiderme par les pointes des lames osseuses, qui reposent, d'autre part, à la surface et au milieu d'une couche de tissu fibreux à fibres extrêmement serrées. En dessous la lame est excavée; la dépression se prolonge par un canal étroit qui monte jusqu'au deux tiers environ de la longueur de l'épine. L'excavation est remplie de tissu lami-

neux embryonnaire à cellules munies de fins prolongements, soutenues dans une matière amorphe peu dense. »

Le développement des écailles proprement dites paraît offrir la plus grande analogie avec celui des plaques dermiques. Les écailles des jeunes *Gobius* sont garnies sur leur bord libre de spinules en nombre variable. Elles sont tout à fait semblables à des dents. Elles naissent, comme l'écaille elle-même, dans le tissu générateur. Quand le *Gobius* atteint la longueur de 18 millimètres, les écailles qu'il offre alors sont munies de trois à quatre spinules. L'écaille, du moins sur ses bords, est entourée de tissu générateur. Celui-ci forme d'abord *un bourgeon qui précède la spinule*. Au sein du bourgeon se développe la spinule exactement comme se forment les filaments spiculaires sur les arcs branchiaux de l'athérine (G. Pouchet, *op. cit.*, p. 95).

En rapprochant ces faits de développement des descriptions d'Hertwig, et en les comparant les uns avec les autres, on saisit aisément les ressemblances et les dissemblances des plaques dermiques et des écailles chez les Sélaciens et les Ganoïdes, d'un côté, chez les Téléostéens en général, de l'autre. Dans les deux premiers groupes, les phanères dermiques résultent de l'intervention du mésoderme et de l'ectoderme; chez les autres, le mésoderme seul participe à cette formation. Dans le premier cas, l'épiderme fournit une couche d'émail; dans le second cas, l'émail ou ganoïne est absent. Mais qu'il y ait production de papilles ou non, le mésoderme évolue toujours comme il fait dans les dents, c'est-à-dire il élabore soit de la dentine, soit du tissu osseux avec ou sans ostéoplastes. Malgré ces différences, des liens étroits rattachent ses organes protecteurs les uns aux autres.



## XI

## HOMOLOGIES DES PHANÈRES DANS LA SÉRIE DES VERTÉBRÉS

Parvenu au terme de cette étude, nous tenons à récapituler les résultats généraux qui découlent de cette série de faits. Les téguments des Vertébrés vivant dans l'atmosphère, dans un milieu sec, subissent de bonne heure et généralement pendant la vie fœtale, des modifications qui consistent essentiellement dans la formation de papilles sur la surface de la peau et dans la transformation des couches épidermiques superficielles en une couche cornée. Ces saillies dermiques constituent ainsi la première ébauche des phanères. De lisse qu'elle était à l'origine, la surface du derme se garnit peu à peu d'élévations, dont la forme est variée, mais qui ont pour but de multiplier l'étendue nutritive et sensitive des téguments. Quand elles figurent des prolongements assez allongés pour que l'épiderme ne puisse plus combler les intervalles, nous assistons à l'évolution des *odontoïdes* à proprement parler. Avec ce développement notable du tissu mésodermique, coexiste l'évolution plus avancée de l'épiderme, qui recouvre ces phanères d'une véritable couche cornée. Nous retrouvons ces organes dans les régions les plus diverses et sous les formes les plus variées, aussi bien chez les Mammifères que chez les Oiseaux et les Reptiles. Chez les premiers, ils constituent les épines cornées du gland de certains Carnivores, les papilles cornées de la langue et les lamelles cornées de la voûte palatine des Ruminants et des Carnivores, ainsi que les fanons des Baleines. Sur les Reptiles et les Oiseaux, les phanères homologues sont représentés par les dents et les lamelles cornées du bec, par les plaques cornées du gésier, par les écailles des pattes chez les Oiseaux et des téguments chez les Reptiles. Le tissu mésodermique phanérophore commence, dans tous ces organes, par du tissu lamineux embryonnaire et devient peu

à peu du tissu conjonctif ordinaire, accompagné d'un réseau élastique.

Dans certaines régions, la constitution de ces phanères reste la même ; mais, comme ils deviennent des organes offensifs ou défensifs, on remarque que le tissu conjonctif du centre évolue de façon à constituer une charpente osseuse. Celle-ci est en continuité avec les pièces squelettiques, comme c'est le cas des cornes des Ruminants, de l'éperon du Coq, des écailles des Tortues, etc. D'autres fois la plaque osseuse des phanères reste indépendante du squelette interne (bouclier des Tatous, certains écussons dermiques des Crocodiles).

En passant des scutelles et des écailles des Oiseaux et des Reptiles aux phanères qui garnissent et arment les extrémités digitales, on remarque que les ongles, les griffes et les sabots débutent également par des plis ou par des involutions de l'épiderme. En s'enfonçant dans le mésoderme, elles délimitent des surfaces dermiques sur lesquelles il se produira de la substance cornée très dure. Ici encore nous voyons le tissu phanérogène commencer par un tissu lamineux embryonnaire, mais dans la suite il sera fibreux dans sa plus grande épaisseur, sauf à la surface mésodermique où il conservera les caractères du tissu conjonctif plus jeune.

Nous arrivons maintenant aux phanères les plus complets des Vertébrés : nous voulons parler des poils, des plumes et des dents. Malgré les différences notables dans leur configuration et leur composition à l'état de développement complet, leur évolution embryonnaire est la même. L'origine est représentée le plus souvent par une éminence mésodermique dans laquelle pénètre un cordon ectodermique. Bientôt le mésoderme l'entoure plus ou moins de tous côtés (*follicule pileux, plumeux ou dentaire*), puis soulève le fond du bourgeon épithélial en produisant le bulbe ou papille pileuse, plumeuse ou dentaire. En ne considérant que ce stade initial et le lien qui rattache les ongles aux poils, on pourrait répéter avec les philosophes de la nature que les dents ne sont que les *ongles du squelette intestinal*.

Mais, eu égard au milieu dans lequel se trouvera plus tard l'un ou l'autre de ces organes, nous voyons le follicule rester ouvert à sa superficie (poil, plume) ou constituer un sac complet (dent). La paroi conjonctive du follicule restera à l'état de tissu lamineux plus ou moins développé pour les deux premiers phanères, tandis que pour le troisième, le tissu phanérophore évoluera de façon à devenir tissu osseux (cément) en passant sur certains animaux par le stade cartilagineux. La papille restera pendant toute l'existence à l'état de tissu lamineux jeune (poil, plume), ou bien ses couches superficielles subiront des transformations parallèles à celles de la substance osseuse (dentine). Le bourgeon épithélial lui-même continuera à produire des couches cornées comme dans les odontoïdes ou les ongles (poil, plume), ou bien il élaborera les prismes de la dentine. Le mécanisme de ce développement est identique, mais les résultats sont variés, puisque les parties constituantes à l'état de développement complet diffèrent considérablement. Ajoutons cependant avec Quinet (*Revue odontologique*, 1884) que sur les dents du Fourmilier, du Paresseux et de certains Poissons, comme par exemple, le Maquereau, le Narval, il n'y a pas d'émail, parce que les cellules de l'*organe de l'émail* se sont presque complètement atrophiées.

Certaines anomalies ou aberrations de développement montrent, à un autre point de vue, combien sont intimes les rapports entre le système dentaire et le pileux.

E. Magitot (*les Hommes velus*, in *Gaz. méd. de Paris*, 15 novembre 1873 et art. DENT, *Dictionn. des sciences méd.*, p 124) a montré, par plusieurs observations, qu'une exagération dans le développement des poils peut s'accompagner d'une réduction des pièces du système dentaire; il rappelle ce groupe d'individus qui étaient nés en Russie, à Kostroma, et qui ont été étudiés par les Sociétés d'anthropologie de Berlin et de Paris. L'anomalie simultanée par augmentation des poils et diminution des dents était héréditaire chez eux depuis trois générations. Sedwick et Crawford ont signalé des faits analogues observés en Birmanie; Lombroso en a décrit un autre en Italie.

Quinet (*loc. cit.*, p. 140, 1886) a cité d'autres exemples de cas bien constatés, dans lesquels une augmentation numérique du développement du système pileux chez l'homme était accompagnée d'une diminution totale du système dentaire.

D'autres fois il existe une décroissance proportionnelle des poils avec des dents. Darwin, puis Magitot rapportent, à cet effet, l'exemple des Chinois et des Turcs, qui offrent en même temps une réduction numérique des poils et des dents.

« Ainsi se trouve confirmée aujourd'hui la célèbre théorie du phanère de de Blainville qui, entrevue déjà en 1822 par ce grand naturaliste d'une manière synthétique, a reçu dans l'école anatomique moderne les preuves analytiques rigoureuses, qui lui manquaient pour être érigée en doctrine » (Quinet). Ch. Robin a rattaché le premier au tissu phanérophore des dents, celui des papilles dermiques en général, et nous avons montré les analogies qui permettent d'y comprendre également les odontoïdes si variées dont sont munis les téguments dermo-papillaires des Vertébrés supérieurs.

Les écailles et les écussons osseux des Vertébrés inférieurs montrent dans leur développement et leur constitution des analogies évidentes avec les dents en général. On peut passer, par des transitions insensibles, de ces formations les plus compliquées aux plus simples. Elles résultent d'une adaptation spéciale des téguments au milieu dans lequel se trouvent ces organismes. Les attributs des uns et des autres sont identiques.

« Si nous jetons un coup d'œil rapide dans la série des êtres, nous voyons en effet que les poils, les dents, les épines dentaires ont été placés sur les téguments ou à l'entrée du tube digestif, comme des sentinelles avancées chargées de recueillir les impressions pour avertir le système sensitif ou défensif : telles sont les dents cutanées et branchiales des Poissons cartilagineux, tels sont les poils tactiles des animaux autour des cavités qui logent les organes des sens » (Quinet, mai 1886, *loc. cit.*).

Les odontoïdes, les écailles cornées ou dermiques représen-

tent des organes de protection qui sont destinés manifestement à remplir un rôle analogue dans l'économie; leur évolution et leur constitution sont en relation avec les circonstances extérieures dans lesquelles se trouvent placés les téguments des animaux. Mais les uns et les autres, malgré leur différence morphologique considérable, sont l'expression d'une appropriation de la peau et des muqueuses, dont le fonctionnement aboutit à la persistance et à la conservation de l'individu ou de l'espèce dans la lutte pour l'existence.

Quant à ce qui concerne le *tissu phanérophore*, nous pouvons dire qu'il a partout une origine commune, puisqu'il est de provenance mésodermique. Au début il est composé de tissu lamineux jeune (éléments embryoplastiques ou cellules connectives arrondies avec substance amorphe). Mais, selon la nature du phanère qu'il est destiné à nourrir et à constituer, il formera presque autant de variétés qu'il existe de tissus de substances conjonctives sur un même animal et dans les organismes de divers Vertébrés. Il restera à l'état de tissu conjonctif plus ou moins développé dans les papilles du derme, dans les odontoïdes, les fanons, etc., dans les papilles pileuses et plumeuses, dans les follicules des poils et des plumes. Il deviendra tissu fibreux dans la plus grande portion du derme qui supporte les ongles, les griffes, les sabots, l'éperon, etc. Il sera fasciculé dans le repli dermique des écailles des Oiseaux et de certains Reptiles. Il sera réticulé dans la portion centrale du bulbe dentaire, tandis que la couche périphérique élaborera la dentine. Il passera, dans le sac dentaire de certains Mammifères, à l'état de tissu cartilagineux, auquel se substituera plus tard le tissu osseux. Cette modification du tissu phanérophore se fait de prime abord dans le follicule dentaire de la plupart des Mammifères, ainsi que dans les plaques dermiques et les écailles des Vertébrés inférieurs. En un mot, l'évolution du tissu phanérophore dépend du rôle qu'il est destiné à remplir : il reste à l'état de tissu conjonctif embryonnaire, quand il ne doit servir qu'à fournir les matériaux nutritifs au phanère auquel il appartient; mais, dès qu'il intervient d'une façon

active dans la constitution de cette formation, il peut passer par toutes les phases que peut parcourir la substance conjonctive dans l'organisme.

---

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

- CUVIER et VALENCIENNES. — *Histoire naturelle des Poissons*, 1837.
- KNER. — *Ueber den Flossenbau der Fische*, in *Sitzungsbericht der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, vol. XLII, p. 759-763, 1861.
- GUNTHER. — *Catalogue of the Acanthopterygian Fishes in the Collection of the British Museum*, vol. III, p. 178-205, 1861.
- GEGENBAUR. — *Untersuchungen der vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien*. Leipzig, 1862.
- POUCHET et CHABRY. — *Contribution à l'odontologie des mammifères*, in *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, 1884.
- AGASSIZ (L.). — *Recherches sur les Poissons fossiles*, t. II.
- REISSNER (E.). — *Ueber die Schuppen von Polypterus und Lepidosteus*, in *Archiv für Anat. und Physiologie*, 1859, p. 254-267.
- LEYDIG (F.). — *Die Molche der würtem. Faune*, in *Archiv. f. Naturgeschichte*, 1867.
- In *Morph. Jahrbuch*, 1876, t. II.
- *Ueber die allgemeinen Bedekungen der Amphibien*, in *Archiv f. mik. Anatomie*, XII, vol. II.
- *Histol. Bemerkungen über den Polypterus bichir.*, in *Zeitschrift f. wissenschaft. Zoologie*, vol. V.
- *Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie*. Leipzig, 1852.
- *Lehrbuch der Histologie*, 1857.
- *Die Zähne einheimischer Schlangen nach Bau und Entwicklung*, in *Archiv f. mik. Anatomie*, t. IX, 1872-1873.

- KOLLIKER. — *Mikroskopische Anatomie*, II, 2, p. 115.
- MULLER (Joh.). — *Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoïden*, in *Abhand. der Berliner Akademie*, 1840, p. 149.
- WILLIAMSON. — *On the microsc. Structure of the Scales and dermal Teeth of some Ganoïd and placoid Fishes*, in *Philosophical Transaction*, 1849.
- HUXLEY. — In *Todd's Cyclopaedia of Anatomy and Physiology*, vol. V, supplément.
- HERTWIG (Oscar). — *Ueber den Bau und Entwicklung der Placoid-schuppen und der Zähne der Selachier*, in *Jena'sche Zeitschrift*, 1874.
- *Ueber das Hautskelet der Fische*, in *Morphol. Jahrbuch*, 1879, t. V.
- *Ueber das Hautskelet der Fische*, in *Morpholog. Jahrbuch*, 1876, Bd II.
- In *Morphol. Jahrbuch*, 1881-1882, t. VII.
- *Zahnsystem der Amphibien*, in *Archiv für mikr. Anatomie*, 1874, vol. II.
- ESCHRICHT. — *Untersuchungen über die nordischen Wallthiere*, Bd I. Leipzig, 1849.
- ESCHRICHT u. REINHARDT. — *Om Nordhvalen (Balæna mysticetus L.)*, in *k. Danske Vidensk. Selskabs Skrifter. 5 Række. Natur. og Mathem. Afd.*, Bd V, 1861, p. 433.
- HUNTER. — *Observations on the Structure and OEconomy of Whales*, in *Philos. Trans.*, vol. 77, 1887.
- ROSENTHAL. — *Ueber die Barten des Schnabel-Walfisches*, in *Abhand. der kgl. Akademie der Wissenschaften*. Berlin, 1829.
- RAVIN. — *Observations anat. sur les Fanons, etc.*, in *Ann. des sc. nat.*, 2<sup>e</sup> série, t. V, 1836.
- RAPP. — *Die Cetaceen*. Stuttgart u. Tübingen, 1837.
- HESSE. — *De unguarum barbæ balæna, dentium ornithorhynchi corneorum penitiori structura*, in *Diss.* Berlin, 1839.
- BRANDT (J.-F.). — *Symbolæ sirenologicæ*. In *Mém. académ. des sciences de Saint-Petersbourg*, 6<sup>e</sup> série, *Sc. math., phys. et nat.*, t. VII. 2<sup>e</sup> partie : *Sc. nat.*, t. V, 1846.
- SANTI SIRENA. — *Ueber den Bau und die Entwicklung der Zähne bei*  
ARTICLE N° 3.

*den Amphibien und den Reptilien*, in *Verhandlung phys. med. Gesellschaft in Würzburg*. Neue Folge, vol. II, 1871.

HEINCKE. — *Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbelthiere*, in *Zeitsch. f. w. Zoologie*, vol. XXIII, 1873.

PETERS. — *Ueber die Batrachier Gattung Hemiphractus*, in *Monatsbericht der königl. preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1862.

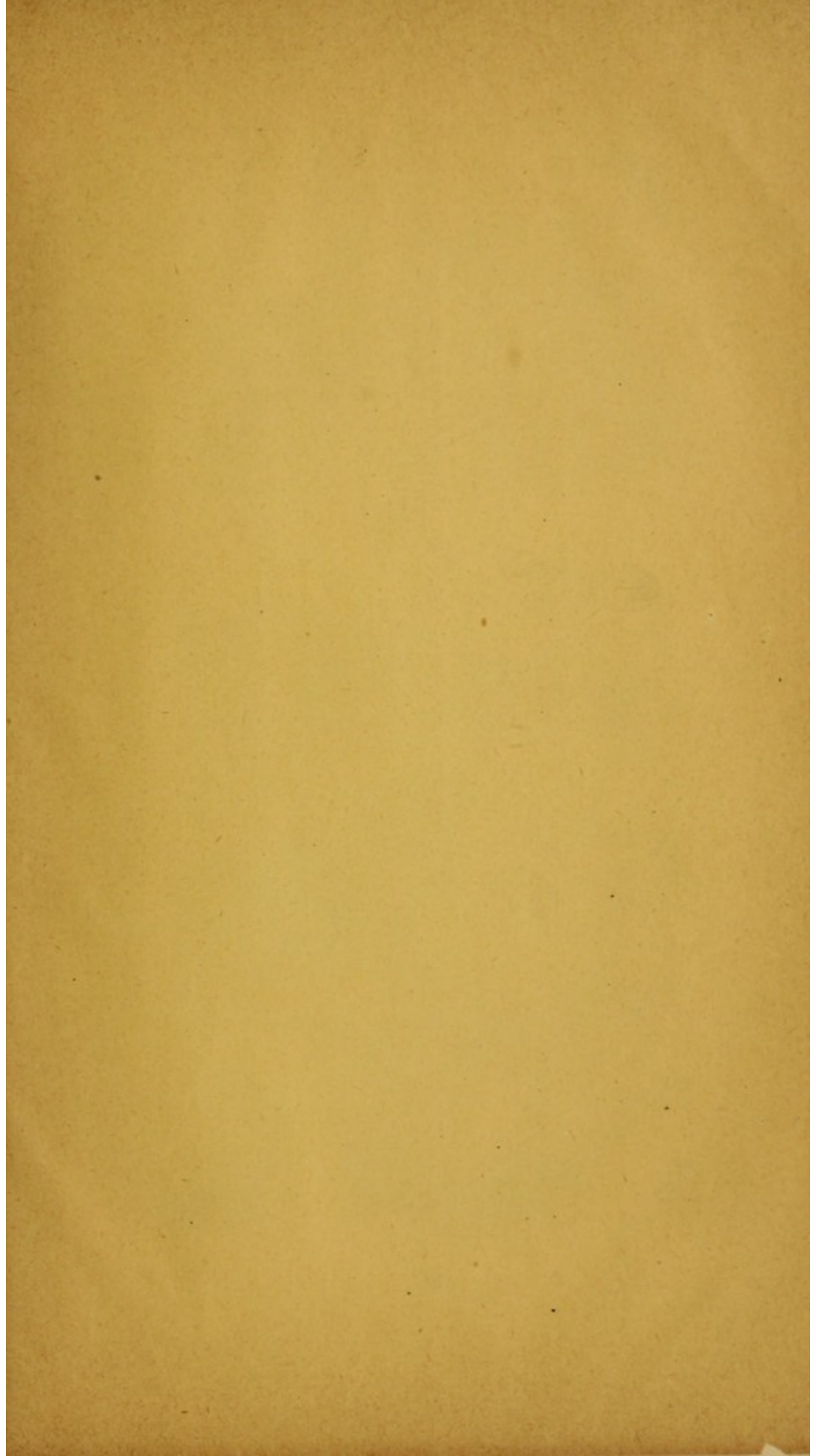
TOMES (Ch. S.). — *On the Development of the Teeth of the Newt, Frog, Slowworm and green Lizard*, in *Philos. Trans.*, vol. 165, 1875.

DELAGE (Yves). *Structure et accroissement des fanons des Balénoptères* (*Comptes rendus Acad. des sciences*, 1885, p. 86).

---









COLUMBIA UNIVERSITY LIBRARIES  
[REDACTED]

