Traité d'embryologie des vertébrés / A. Brachet.

Contributors

Brachet, A. 1869-1930.

Publication/Creation

Paris : Masson, 1921.

Persistent URL

https://wellcomecollection.org/works/yhdhyrtd

License and attribution

Conditions of use: it is possible this item is protected by copyright and/or related rights. You are free to use this item in any way that is permitted by the copyright and related rights legislation that applies to your use. For other uses you need to obtain permission from the rights-holder(s).

wellcome collection

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


22500545096

Med
K7436

Digitized by the Internet Archive
in 2017 with funding from
Wellcome Library

https://archive.org/details/b29821344

TRAITÉ
D'EMBRYOLOGIE
DES VERTÉBRÉS

WCL "21" B
Buck"

A. BRACHET

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE BRUXELLES.

CORRESPONDANT DE L'INSTITUT

TRAITÉ D'EMBRYOLOGIE DES VERTÉBRÉS

AVEC 567 FIGURES

UNIVERSITY
COLLEGE
LONDON

MASSON ET C^IE^, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS-VI^e^

1921

Tous droits de reproduction, de traduction et d'adaptation réservés pour tous pays

Copyright 1921 by Masson et Cie

11979278

WELLCOME INSTITUTE LIBRARY
Coll. WelMOmec
Coll.
No. QS

26747

PRÉFACE

Depuis la publication déjà lointaine des « Eléments d'Embryologie » de A. Prenant dont, aujourd'hui encore, bien des chapitres peuvent être lus avec profit, il n'a guère paru en France, en fait de livres exclusivement consacrés à l'embryologie des Vertébrés, que le « Précis » de J. P. Tourneux. Mais cet ouvrage, excellent d'ailleurs, est presque entièrement consacré aux Mammifères et à l'Homme ; l'organogénèse y tient par conséquent une place prépondérante et la partie générale, interprétative des premiers stades est, de par l'objet même du livre, forcément incomplète.

Il est vrai que le traité d'Anatomie humaine de Poirier, Charpy, Nicolas, celui de Testut, le traité d'Histologie de Prenant, Bouin et Maillard, les Eléments de Morphologie de Vialleton renferment une Introduction embryologique générale et souvent des Introductions particulières pour les chapitres importants. Mais dans ces livres l'Embryologie n'est envisagée que comme un moyen, comme une base indispensable aux développements histologiques ou anatomiques ; elle y est donc exposée de façon sommaire et souvent unilatérale, les auteurs n'ayant en vue que le but principal qu'ils se sont proposé.

En France et en français, l'Embryologie n'a donc plus été mise à la portée du public qu'à une date déjà éloignée ou bien d'une façon incomplète et fragmentaire.

En outre l'Ontogénèse des Vertébrés étant à l'heure actuelle une science avancée, où nombre de faits et d'idées peuvent être considérés comme définitivement acquis, nous avons cru, MM. Masson et C^ie^ et moi, que la publication du présent Traité serait utile à ceux qu'intéressent les questions de Morphogénèse.

Le plan suivant lequel il a été conçu diffère complètement de celui des œuvres similaires publiées en Allemagne et surtout des nombreux

« Textbooks » parus dans ces dernières années en Angleterre et aux Etats-Unis. La partie générale, consacrée aux premières phases de l'évolution ontogénétique des Vertébrés et à l'établissement des grandes lois fondamentales dont elles sont la conséquence, a reçu tous les développements que comporte l'importance d'un tel sujet. Dans la partie spéciale, les chapitres qui ont un intérêt proprement embryologique sont également exposés avec toute l'ampleur nécessaire, tandis que d'autres, qui ne sont guère que des préliminaires à l'étude de l'Histologie ou de l'Anatomie comparée, ont été plus sommairement écrits. Ainsi, en aucune de ses parties, ce traité ne fait double emploi avec l'Histologie de Prenant et Bouin, ni avec la Morphologie de Vialleton, ni même avec les Introductions embryologiques des grands traités d'Anatomie humaine.

D'autre part, une carrière déjà longue consacrée à l'Embryologie comparée des Vertébrés, m'a permis d'observer par moi-même beaucoup de choses, de vérifier bien des points discutés, de me faire une opinion personnelle sur maintes questions. Ce Traité dans toutes ses parties en ressentira l'empreinte ; les conclusions qui y sont formulées sont souvent le reflet de mes propres opinions : le lecteur jugera du crédit qu'il convient de leur accorder.

Mais un Traité d'Embryologie ne vaut pas seulement par son texte et par les idées qui y sont émises : une bonne illustration est absolument indispensable. On pourra juger que MM. Masson et C^ie^ dont j'ai plaisir à louer ici la haute courtoisie, n'ont rien négligé, malgré les difficultés de l'heure présente, pour que ce desideratum fût entièrement satisfait. J'ai pu disperser dans le texte de très nombreuses figures prises dans les travaux des auteurs ou dans mes propres publications, et que le dessinateur Van Wetter a reproduites avec un soin et un souci d'exactitude dont je tiens à le remercier.

Un mot, pour finir, des références bibliographiques. Je ne pouvais songer à dresser la liste des innombrables recherches consacrées depuis un demi-siècle à l'embryologie des Vertébrés; aussi me suis-je contenté de noter dans un Index, à la fin de chaque chapitre, les ouvrages que j'ai le plus spécialement utilisés, ceux qui sont les plus récents et où le lecteur pourra trouver un exposé historique des questions traitées.

A. Brachet.

Bruxelles, 15 mai 1921.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

Préface v
Introduction. 1

PREMIÈRE PARTIE

EMBRYOLOGIE GÉNÉRALE

LIVRE PREMIER

CELLULES SEXUELLES ET FÉCONDATION

CHAPITRE PREMIER

Notions générales sur la reproduction des animaux 9
Modes de reproduction ; caractères sexuels primaires et secondaires. . . 9
Ponte, accouplement, conditions extérieures et durée du développement. Nutrition de l'embryon 11
Index bibliographique 13

CHAPITRE II

Structure des cellules sexuelles males et femelles 14
Structure des spermatozoïdes mûrs. 14
Structure, composition et classification des œufs. 16
Index bibliographique 21

CHAPITRE III

Développement et histogénèse des cellules sexuelles males et femelles. Spermatogénèse et oogénèse 22
Spermatogénèse 22
Spermatogonies 23
Accroissement des spermatogonies ; spermatocytes de premier ordre. 24
Division du spermatocyte de premier ordre ; formation des spermatocytes de second ordre. 28
Division des spermatocytes II ; formation des spermatides . . . 29
Transformation des spermatides ; histogénèse des spermatozoïdes. 30

Pages

Oogénèse et maturation de l'oocyte. 33
Période d'accroissement ; évolution de l'oocyte de premier ordre . . 33
Changements nucléaires 34
Changements cytoplasmiques 36
Division de l'Oocyte de premier ordre ; formation des oocytes de second ordre 39
Division des oocytes de second ordre ; formation de l'œuf mûr et du second globule polaire 40
Questions controversées relatives à la maturation des produits sexuels . . 44
Index bibliographique 45

CHAPITRE IV

FÉCONDATION 47
Réaction propre de l'œuf ; manifestations dynamiques de la fécondation . 47
Phénomènes morphologiques de la fécondation ; formation de l'énergide spermatique ; copulation des pronucléi 53
Localisation des processus de la fécondation ; polyspermie physiologique 55
Rôle de la fécondation dans la détermination du sexe. 56
Interprétation et signification des processus de la fécondation. 57
Index bibliographique 60

LIVRE II

SEGMENTATION ET FORMATION DE LA BLASTULA

CHAPITRE PREMIER

DÉFINITION. INFLUENCE DE LA COMPOSITION DE L'ŒUF SUR L'ALLURE DE LA SEGMENTATION. 63
Notions préliminaires 63
Définition et signification de la segmentation 64
Influence de la composition de l'œuf sur la marche de la segmentation. 66

CHAPITRE II

FORMATION DE LA BLASTULA ET DE LA CAVITÉ DE SEGMENTATION DANS LES ŒUFS HOLOBLASTIQUES 74
Amphioxus. 74
Segmentation inégale 76
Type Rana fusca. 76
Type Dipneuste 79
Segmentation intermédiaire. 79

CHAPITRE III

FORMATION DE LA BLASTULA DANS LES ŒUFS MÉROBLASTIQUES. SYNCYTIUM VITELLIN. 83
Sélaciens. 83
Téléostéens 88
Sauropsidiens 92

Pages

CHAPITRE IV

Segmentation atypique de l'œuf des mammifères. Conclusions 98
Monotrèmes et Marsupiaux 98
Mammifères placentaires 103
Quelques conclusions relatives à la signification de la segmentation . . . 107
Index bibliographique des chapitres I à IV 110

LIVRE III

GASTRULATION ET FORMATION DE L'ÉBAUCHE EMBRYONNAIRE

CHAPITRE PREMIER

Définition de la gastrulation. Notions préliminaires 113
Croissance et différenciations 113
Facteurs déterminants de l'embryogénèse 114
Application des notions histologiques à l'embryologie 115
Gastræa et gastrula 116
Index bibliographique 118

CHAPITRE II

Gastrulation et fermeture du blastopore chez les anamniotes 119
Gastrulation et fermeture du blastopore dans les œufs holoblastiques . . 119
Amphioxus. 120
Cyclostomes 122
Amphibiens urodèles et anoures 125
Clivage gastruléen et épibolie 132
Amphibiens urodèles et anoures à gros œufs. Dipneustes, Gymnophiones, Ganoïdes 133
Gastrulation et formation de l'embryon dans les œufs méroblastiques des Téléostéens et des Sélaciens 139
Considérations générales 147
Index bibliographique 151

CHAPITRE III

Gastrulation et formation de l'embryon chez les Amniotes 152
Reptiles. 153
Oiseaux. 159
Mammifères 163
Marsupiaux 163
Monotrèmes 165
Mammifères placentaires 165
Index bibliographique 177

LIVRE IV

FORMATION DES FEUILLETS DÉFINITIFS ET DE LA CHORDE DORSALE. ACROGÉNÈSE, CÉPHALOGÉNÈSE, NOTOGÉNÈSE

CHAPITRE PREMIER

Pages

NOTIONS PRÉLIMINAIRES. FORMATION DES FEUILLETS, DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL ET DE LA CHORDE DORSALE CHEZ L'AMPHIOXUS 179
Définition de l'acrogénèse, de la céphalogénèse et de la notogénèse . . . 179
Formation des feuillets, du système nerveux central et de la chorde dorsale chez l'Amphioxus 184
Index bibliographique 188

CHAPITRE II

PREMIÈRES ÉTAPES DE L'ACROGÉNÈSE, DE LA CÉPHALOGÉNÈSE ET DE LA NOTOGÉNÈSE CHEZ LES VERTÉBRÉS ANAMNIOTES. FORMATION DES FEUILLETS DÉFINITIFS ET DES ORGANES AXIAUX 189
Amphibiens urodèles et anoures. 190
Apparition de la zone de croissance notogénétique. Formation des feuillets dans la zone troncale 194
Différenciations de l'ectoblaste deutentérique. Formation de l'épiblaste et des ébauches du système nerveux central et périphérique . . . 199
Différenciations de l'ectoblaste notogénétique 201
Cyclostomes. 202
Région deutentérique. 202
Région notogénétique 205
Gymnophiones. Urodèles et Anoures à gros œufs très chargés de deutoplasme. Dipneustes. Ganoïdes 206
Sélaciens. 210
Téléostéens 215
Notogénèse. 217
Mésoblaste périphérique. 219
Différenciations de l'ectoblaste 219
Index bibliographique 220

CHAPITRE III

PREMIÈRES ÉTAPES DE L'ACROGÉNÈSE, DE LA CÉPHALOGÉNÈSE ET DE LA NOTOGÉNÈSE CHEZ LES AMNIOTES. FORMATION DES FEUILLETS ET DES ORGANES AXIAUX . . . 221
Reptiles 221
Evolution de la zone céphalogénétique 223
Evolution de la zone notogénétique 225
Achèvement de la formation de la chorde, du mésoblaste et de l'hypoblaste dans les régions céphalogénétique et notogénétique 227
Evolution de l'ectoblaste embryonnaire. Formation du système nerveux et de l'épiblaste. 230
Mammifères. 233

Pages

Oiseaux 238
Remarques. 241
Développement de l'hypochorde ou cordon hypochordal 243
Index bibliographique 245

CHAPITRE IV

DÉVELOPPEMENT DE LA BOUCHE ET DU MÉSOBLASTE DE LA TÊTE ANTÉRIEURE (ACROMÉRITE). FORMATION DE L'ANUS. DÉVELOPPEMENT DES FORMES EXTÉRIEURES DU CORPS. 246
Développement de la bouche et du mésoblaste de la tête antérieure . . . 246
Développement de l'anus, du canal neurentérique et du bourgeon caudal . 252
Développement de la forme extérieure. 258
Index bibliographique 261

LIVRE V

MÉSOBLASTE ET MÉSENCHYME. THÉORIE DES FEUILLETS. DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL VASCULAIRE. FORMATION DES ANNEXES FŒTALES ET DU PLACENTA

CHAPITRE PREMIER

DÉRIVÉS DU MÉSOBLASTE COMMUNS A LA TÊTE ET AU TRONC 263
Généralités 263
Segmentation du mésoblaste en somites primordiaux 265
Notion du mésenchyme 267
Origine et mode de formation du mésenchyme. Sclérotome et myotome 269
La théorie des feuillets 274
Index bibliographique 276

CHAPITRE II

DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL VASCULAIRE 277
Généralités 277
Développement du sang et des vaisseaux dans les divers groupes de Vertébrés 280
Cyclostomes (Ammocète), Amphibiens urodèles et anoures, Dipneustes . 280
Formation du sang. 285
Croissance et extension de l'appareil vasculaire sanguin primaire . 287
Sélaciens 288
Développement du sang et des vaisseaux extraembryonnaires. . 290
Téléostéens. 293
Développement du cœur et des vaisseaux de la région céphalique de l'embryon 293
Développement du sang et des vaisseaux dans le tronc et dans la queue 296

Pages

Amniotes 299
Développement du sang et des vaisseaux extraembryonnaires . . 304
Achèvement de l'appareil vasculaire sanguin 306
Appareil vasculaire lymphatique. 308
Index bibliographique. 309

CHAPITRE III

DÉVELOPPEMENT DES ANNEXES FŒTALES ET DU PLACENTA. 311
Annexes fœtales des Sauropsidiens. Séreuse de von Baer et proamnios. 312
Annexes fœtales et placenta des Mammifères. 317
Développement du placenta. 322
Index bibliographique 327

DEUXIÈME PARTIE

EMBRYOLOGIE SPÉCIALE

LIVRE PREMIER

DÉVELOPPEMENT DE LA TÊTE

CHAPITRE PREMIER

NOTIONS PRÉLIMINAIRES. DÉVELOPPEMENT DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL . . . 329
Notions préliminaires. 329
Développement du système nerveux central 332
Organogénèse du système nerveux central. 338
Appareil pinéal 345
Achèvement du diencéphale. Région infundibulaire 347
Développement du télencéphale 349
Index bibliographique 350

CHAPITRE II

ÉVOLUTION DU MÉSOBLASTE ET DE L'HYPOBLASTE CÉPHALIQUES 351
Exposé général des faits. Mésoblaste et hypoblaste céphaliques des Sélaciens 351
Segmentation de la tête des Sélaciens 356
Cyclostomes 362
Téléostéens 366
Ganoïdes 366
Amphibiens et Dipneustes 367
Amniotes 368
Cœlome des arcs viscéraux. 372
Résumé et Conclusions 372
Somites céphaliques et fentes viscérales. 375
Index bibliographique 376

Pages

CHAPITRE III

DÉVELOPPEMENT DES NERFS CRANIENS ET DE LEURS GANGLIONS. 377
Principes généraux du développement et de l'histogénèse des nerfs. . . 378
Développement des nerfs craniens dorsaux 380
Première étape. 380
a) Trijumeau 383
b) Acoustico-facial 384
c) Glosso-pharyngien, vago-spinal. 384
Remarques et notions complémentaires 385
Seconde étape. Développement des ganglions et des nerfs définitifs . . . 387
Trijumeau 389
Acoustico-facial 391
Glosso-pharyngien 393
Vago-spinal 393
Valeur anatomique et fonctionnelle des différents nerfs craniens. . . . 395
Index bibliographique 397

CHAPITRE IV

DÉVELOPPEMENT DES ORGANES DES SENS ET DE L'HYPOPHYSE. 398
Généralités. 398
Développement de l'œil 400
Développement de l'organe olfactif et des fosses nasales 406
Cyclostomes 407
Sélaciens 409
Téléostéens et Ganoïdes 410
Dipneustes 411
Amphibiens 412
Amniotes 414
Développement du stomodaeum. Modelage de la face. Palais antérieur. . 415
Formation du palais postérieur et des choanes définitifs. Achèvement des fosses nasales 419
Bec de lièvre, Gueule de loup 422
Développement de l'hypophyse. 423
Développement de l'organe auditif 428
Index bibliographique 433

CHAPITRE V

DÉVELOPPEMENT ET ÉVOLUTION DE L'APPAREIL BRANCHIAL ET DU PHARYNX. DÉRIVÉS BRANCHIAUX. LANGUE. FORMATION DU COU 435
Traits généraux de l'évolution de l'appareil branchial. 436
Développement de l'appareil branchial chez les Poissons et les Amphibiens. 439
Corps thyroïde, Thymus. 442
Involution de l'appareil branchial chez les Vertébrés à respiration aérienne. Développement du thymus et des corpuscules épithéliaux 447
Fente hyomandibulaire. 448
Fentes branchiales vraies 450
Formation du cou 454

Pages

Caractères propres aux divers groupes d'Amniotes 454
Reptiles 454
Oiseaux 457
Mammifères 458
Développement de la langue. 462
Organes accessoires et larvaires. 462
Index bibliographique 464

LIVRE II

DÉVELOPPEMENT DU TRONC

CHAPITRE PREMIER

DÉVELOPPEMENT DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL ET PÉRIPHÉRIQUE ET DU SYSTÈME SYMPATHIQUE DÉVELOPPEMENT DE LA MUSCULATURE DU TRONC ET DES MEMBRES. 467
Notions générales sur l'évolution de l'épiblaste. 467
Système nerveux central et périphérique 468
Développement du système sympathique. 472
Système larvaire de Rohon-Beard 474
Evolution des myotomes dans le tronc ; développement des nageoires et des membres 475
Histogénèse des fibres musculaires striées. 480
Index bibliographique 483

CHAPITRE II

DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL EXCRÉTEUR 484
Notions générales. Pièce intermédiaire et lames latérales 484
Evolution de la pièce intermédiaire du somite 485
Constitution anatomique et signification des reins des vertébrés. . 485
Développement de l'appareil excréteur des Gymnophiones. 488
Développement de l'appareil excréteur des Amphibiens urodèles et anoures 497
Pronephros et uretère primaire 497
Mesonephros et portion métanéphritique du rein 501
Développement de l'appareil excréteur des Cyclostomes 502
Myxinoïdes 502
Pétromyzontes 504
Développement de l'appareil excréteur des Sélaciens 507
Développement de l'appareil excréteur des Téléostéens, des Ganoïdes et du Polyptère 511
Pronephros et uretère primaire 512
Mesonephros 515
Ganoïdes 517
Polyptère 518
Développement de l'appareil excréteur des Amniotes 519
Pronephros, néphrotomes et plaque néphrotomiale. 519
Mesonephros et metanephros 524
Index bibliographique 527

Pages

CHAPITRE III

DÉVELOPPEMENT DES CELLULES SEXUELLES, DES ORGANES GÉNITAUX ET DES ORGANES INTERRÉNAUX 528
Gonocytes et organes génitaux 528
Origine et développement des gonocytes 529
Cyclostomes 530
Sélaciens, Téléostéens, Ganoïdes. 531
Amphibiens urodèles et anoures 532
Amniotes 536
Organogénèse du testicule et de l'ovaire 539
Cyclostomes 539
Téléostéens 539
Sélaciens, Amphibiens, Amniotes 540
Précisions et conclusions 543
Signification de la période d'indifférence sexuelle. 548
Tractus uro-génitaux. Formation des voies d'excrétion du sperme. Involution de la partie génitale du mesonephros. 549
Derniers vestiges du mesonephros. Destinée du canal de Muller . 552
Développement des organes interrénaux et de la portion corticale des capsules surrénales 553
Index bibliographique 558

CHAPITRE IV

DÉVELOPPEMENT DU TUBE DIGESTIF ET DE SES ANNEXES. CLOISONNEMENT DU CŒLOME. DÉVELOPPEMENT DU CLOAQUE ET DES ORGANES GÉNITAUX EXTERNES 560
Tube digestif 560
Premières transformations de la cavité viscérale. Formation des mésentères et du septum transversum 563
Développement de la vessie natatoire et des poumons 567
a) Vessie natatoire 567
b) Poumons 569
Conclusions 571
Développement du foie et des pancréas 572
Foie 575
Pancreas dorsal. 576
Pancréas ventraux 576
Croissance du foie. Développement de la membrane pleuro-péricardique et du diaphragme 577
Diaphragme dorsal 581
Développement de la rate. 588
Développement du cloaque et du sinus urogénital 589
Index bibliographique 592

TRAITÉ D'EMBRYOLOGIE

INTRODUCTION

L'Embryologie a pour objet l'étude du développement ontogénétique des Etres vivants ; elle les suit dans les innombrables transformations qu'ils subissent, depuis le germe initial d'où chacun d'eux tire son origine, jusqu'à l'état adulte. Ce germe initial, nommé *zygote*, est une cellule complète, au sens morphologique du mot ; il procède lui-même chez tous les animaux de l'union de deux gamètes qui sont, eux, morphologiquement des cellules incomplètes et qui, de plus, diffèrent physiologiquement l'un de l'autre par une série de caractères dont l'ensemble constitue la sexualité. Le gamète mâle s'appelle *spermatozoïde* ou *spermie* ; le gamète femelle est *l'œuf mûr* ou *ooïde*. Chez tous les Métazoaires, l'union des deux gamètes est une fécondation, c'est-à-dire une activation de l'œuf mûr effectuée par le spermatozoïde ; leur zygote est donc un œuf fécondé. Celui-ci entre en développement ; sa fonction est, en effet, de donner naissance, par une suite continue de divisions et de différenciations, à un individu nouveau de la lignée à laquelle il appartient, et porteur des organes nécessaires à la formation des gamètes mâles ou femelles qui recommenceront le cycle.

On pourrait conclure de cette définition, que le développement d'un individu se déroule entre deux fécondations : l'une initiale d'où il naît, l'autre terminale par laquelle il se continue dans un ou plusieurs descendants. Cette conclusion n'aurait cependant qu'une valeur relative, car sa vérification n'est pas absolument rigoureuse dans la majorité des cas. En effet si, en règle générale, le pouvoir de former des gamètes mûrs caractérise bien l'état adulte des animaux, il n'en est pas toujours ainsi ; certaines formes arrivent à maturité sexuelle pendant leur vie larvaire (Néoténie) ; on en trouve des exemples parmi les Amphibiens urodèles. Mais de plus, chez la plupart des animaux et notamment chez les Vertébrés, l'aptitude à la reproduction se prolonge pendant une période étendue au cours de laquelle l'organisme achève de se modifier. Que l'on rapporte ou non ces modifications au vieillissement ou à la sénilité, elles n'en sont pas moins la continuation directe de l'ontogénèse et suivent les voies qu'elle a tracées. Enfin, nombre d'animaux survivent

encore plus ou moins longtemps après que leurs organes génitaux sont flétris et ne s'acheminent que lentement vers la mort. Cette dernière phase, de sénilité vraie, est accompagnée, elle aussi, de changements structuraux qui ne sont que la suite et la conséquence de ceux qui les ont précédés et on peut en déduire, qu'en principe au moins, l'ontogénèse ne se termine qu'à la mort de l'individu.

Néanmoins, et malgré les réserves qui viennent d'être faites, la notion, peut-être un peu spéculative, des trois grandes étapes de la vie : la fécondation initiale, le développement individuel et la possibilité d'une fécondation terminale, est extrêmement précieuse, parce qu'elle permet de définir les trois ordres de processus qui sont l'objet propre de l'embryologie : la formation des produits mûrs ou gamètogénèse, la fécondation ou zygotogénèse et le développement de l'embryon ou embryogénèse.

Malgré le lien qui réunit étroitement ces groupes de faits biologiques, chacun d'eux soulève des questions particulières dont la portée n'a pas toujours le même degré de généralité. L'observation des faits a montré par exemple, depuis longtemps, non seulement que tous les animaux forment des spermatozoïdes ou des œufs, que chez tous le développement est mis en marche par une fécondation et que celle-ci assure, par conséquent, la continuité de la vie, mais encore que tous ces actes se déroulent suivant des processus anatomiques et physiologiques identiques partout et qui se retrouvent, avec des modifications qui n'en altèrent ni le sens ni la portée, dans le règne végétal et dans le monde des Protistes. Aussi peut-on affirmer sans commettre d'exagération qu'il suffit, pour comprendre la signification profonde de l'oogénèse, de la spermatogénèse et de la fécondation, de l'étude complète d'un seul type, quel que soit le groupe zoologique auquel il appartienne ; les notions générales qui en découleront seront applicables à tout autre objet et les différences ne porteront que sur des détails, complications ou simplifications, des faits fondamentaux. Sans doute ces différences ne sont pas dépourvues d'intérêt ; elles suscitent des problèmes nouveaux et précisent des données déjà acquises, mais ce qui leur donne surtout de la valeur, c'est que, convenablement interprétées, elles démontrent que si chaque animal a *sa* spermatogénèse, *son* oogénèse, *sa* fécondation, celles-ci ne sont que des cas spéciaux de faits biologiques d'une généralité absolue.

De cette généralité même il découle que les grands problèmes de la sexualité, des propriétés des gamètes et des changements qu'y apporte la fécondation, débordent du cadre de l'embryologie proprement dite et forment ensemble l'un des chapitres principaux de la Biologie générale. Les formuler c'est poser devant la pensée l'énigme de l'origine actuelle des êtres vivants, c'est soumettre à l'analyse scientifique le grand fait de la pérennité de la vie opposée à la mortalité de l'individu ; c'est encore rechercher les causes de la différenciation des sexes ou de son remplacement par la génération agame ; c'est en un mot tracer le programme d'une étude complète de l'hérédité, de ses sources et de son mécanisme. Dans un traité consacré à l'embryologie des Vertébrés, il faut réserver à l'examen de ces questions une place importante, sans prétendre pourtant les traiter avec toute l'ampleur désirable ; il y aura

lieu d'insister notamment sur les documents objectifs, aussi nombreux que décisifs, fournis par les recherches sur les Vertébrés.

L'embryogénèse, la troisième des grandes subdivisions établies dans l'embryologie, se présente sous un angle assez différent des deux autres. Quand les cellules sexuelles se forment, quand la fécondation s'opère, on peut dire que l'hérédité se prépare à agir, qu'elle s'organise ; pendant l'ontogénèse individuelle, elle se déroule, elle s'étale dans toutes ses conséquences sous les yeux de l'observateur. L'embryogénèse est donc, au fond, l'hérédité en action ; un simple exemple le prouvera. Que l'on place l'un près de l'autre dans le même aquarium d'eau douce, un œuf de grenouille et un œuf de truite, ils donneront toujours, quoique l'on fasse, un têtard et un alevin. L'expérimentateur peut évidemment, dans un but d'analyse scientifique, agir sur le développement, le modifier ; il produira ainsi des monstres dont l'analyse contribuera parfois à expliquer des processus normaux, mais ce seront toujours des monstres de grenouille ou de truite. Si donc, placé dans des conditions de milieu normales, un œuf suit régulièrement le cours de son ontogénèse et aboutit à un organisme semblable à celui dont il provient, c'est qu'il possède une organisation spécifique, c'est qu'il est le siège de processus qui se déroulent et ne peuvent se dérouler que dans un ordre et dans un sens déterminés par sa composition même. Dès lors, pour l'embryologiste, le mot hérédité prend un sens très large ; l'hérédité, c'est la totalité des potentialités évolutives d'un œuf fécondé ; c'est l'ensemble des causes, des facteurs et des lois qui font que cet œuf, mis dans des conditions de milieu adéquates, produit un organisme nouveau ayant tous les caractères de l'espèce à laquelle il appartient. Ainsi entendue, l'hérédité est le véritable objet de l'embryologie ; la connaître à la fois dans son origine, dans ses manifestations et dans les mécanismes qu'elle met en œuvre pour se réaliser est son but final. C'est dire que sa tâche est lourde ; nous allons essayer de montrer, en un bref aperçu, jusqu'à quel point elle l'a déjà accomplie.

L'ontogénèse d'un organisme (*l'embryogénèse*) est un déroulement continu de changements et de différenciations de plus en plus complexes, qui s'enchaînent étroitement ; pour en avoir une représentation exacte, l'observation devrait, elle aussi, être continue ; or, techniquement, c'est irréalisable chez les Vertébrés plus encore que chez certains Invertébrés ; pour bien connaître la structure et la composition d'un embryon à un moment quelconque de son évolution, il faut le tuer et le préparer suivant les méthodes habituelles de l'histologie. Pour faire œuvre utile, l'embryologiste doit donc disposer d'un grand nombre d'œufs, dont il connaît l'instant précis de la fécondation, et les tuer à des intervalles très rapprochés afin de réduire au minimum l'hiatus entre deux fixations successives ; chacune de celles-ci, selon la terminologie usuelle, représente un *stade*.

On s'est aperçu très tôt que dans ce tout continu qu'est l'ontogénèse d'un animal quelconque, il y a des étapes plus caractéristiques, plus significatives que les autres ; ce sont les grands stades, ceux que crée la nature ; ils représentent une phase où s'achève une série de processus ontogénétiques de même ordre pour laisser la place à d'autres, d'un ordre quelque peu différent.

Evidemment, aucun de ces stades naturels ne se présente à l'état de pureté parfaite ; les processus qui s'achèvent et ceux qui commencent sont toujours plus ou moins enchevêtrés et à ce point de vue la notion même du « stade naturel » est plus virtuelle que réelle. Elle n'en est pas moins extrêmement utile, comme on le verra, à cause de la commodité qu'elle apporte pour l'exposé des faits et, peut-être plus encore, pour leur interprétation.

En effet, l'embryologie, usant largement de la méthode comparative, mettant en parallèle le développement d'espèces voisines et éloignées appartenant à des groupes ou à des classes différents, a pu établir que dans les débuts de son développement, l'œuf de tous les Métazoaires — sauf peut-être celui des Spongiaires — subit une série de processus et revêt une série de formes étroitement apparentées et qui témoignent ainsi d'une remarquable similitude des causes qui les provoquent. Partout l'œuf commence par se segmenter et la segmentation s'achève à un stade auquel on donne conventionnellement le nom de blastula ; celle-ci est elle-même l'origine d'une forme commune plus avancée appelée gastrula, dont la caractéristique est d'être une larve composée de deux couches ou de deux amas cellulaires nettement différenciés ; bientôt encore la gastrula se complique par l'apparition d'une troisième couche de cellules interposée entre les deux premières.

Certes, ces étapes fondamentales revêtent une très grande diversité d'aspects selon les formes où on les étudie ; il en est où elles sont claires, nettes, évidentes ; dans beaucoup d'autres elles sont obscurcies pour des causes diverses, dont les plus fréquentes sont liées aux conditions de nutrition de l'œuf en développement et par conséquent à son adaptation au milieu dans lequel il vit. Néanmoins, on peut considérer comme un des plus beaux résultats de l'embryologie moderne de pouvoir établir en principe que la segmentation, la blastulation, la gastrulation et la formation des trois feuillets primaires de l'embryon, sont la manifestation tangible de lois fondamentales et générales, applicables à l'ensemble des Métazoaires. Mais à partir du point où la gastrula se transforme et où commence la différenciation des feuillets, le développement se spécialise ; sans doute des traits communs subsisteront longtemps encore, les animaux étant tous composés en somme des mêmes systèmes anatomiques ; seulement leur groupement et leur répartition en organes se diversifient tellement que l'embryologie des Vertébrés devient différente de celle des Invertébrés, et que, dans ceux-ci, celle des Vers n'a presque plus rien de commun avec celle des Arthropodes, et ainsi de suite.

Les lois morphologiques générales des premiers stades, cèdent donc la place à d'autres, de plus en plus spéciales ; à celles qui ont présidé à la constitution du type Vertébré, s'en substituent de nouvelles, grâce auxquelles le Vertébré devient un Poisson, un Amphibien, un Reptile, un Oiseau ou un Mammifère.

La connaissance de ces lois ontogénétiques est le résultat synthétique du labeur des embryologistes de la fin du XIX^e^ siècle. C'est elle qui a élevé l'embryologie au-dessus du rang d'un simple catalogue de descriptions anatomiques et en a fait une Science. Or, pour la démonstration de cette notion fondamentale, l'ontogénèse des Vertébrés, ou plus généralement des Chordés, a été d'un secours inestimable ; on peut affirmer sans exagération que c'est

d'elle qu'est née l'embryologie générale, que c'est sa connaissance qui a donné une signification aux recherches portant sur les autres groupements zoologiques. De l'*Amphioxus* à l'Homme, en effet, les grandes étapes de la segmentation, de la gastrulation, de la formation des feuillets se rencontrent suivant une gamme de modalités extrêmement variée ; parfois elles se déroulent avec une pureté et une simplicité idéales, ailleurs elles sont masquées par le maximum des complications possibles et entre ces deux extrêmes existent de nombreux intermédiaires qui permettent de les rattacher solidement l'un à l'autre. C'est là ce qui fait surtout l'intérêt historique, et d'ailleurs encore actuel, de l'embryologie des Vertébrés ; mais cet intérêt grandit encore par le fait que l'Homme est un Vertébré et que par son développement il se rattache si étroitement aux autres Mammifères, que c'est à peine s'il mérite une mention spéciale dans un exposé d'ensemble.

Une précision s'impose immédiatement : quel sens faut-il attacher à ce terme de loi que nous avons employé jusqu'ici ? A s'en tenir simplement aux faits d'observations, il veut dire que le développement d'un organisme n'est pas quelconque, ne peut pas être prévu par la connaissance de sa structure définitive, qu'il suit au contraire un chemin tracé d'avance ; ce chemin peut être libre et droit, comme il peut être obstrué et sinueux, mais il existe toujours. Quand on dit que ce tracé est fixé par l'Hérédité, on ne fait en somme que changer les mots et reculer un peu les données du problème, car, qu'on les appelle lois ontogénétiques ou lois de l'Hérédité, la question de leur origine se pose dans les mêmes termes.

Or, cette origine, l'esprit scientifique ne peut la trouver que dans l'évolution historique des organismes ; le transformisme, seul jusqu'ici, permet de comprendre la complexité des phases du développement embryonnaire et donne un sens aux recherches d'embryologie comparative. Au point de vue où nous nous plaçons, peu importe d'ailleurs le mécanisme que l'évolution a mis en œuvre : il suffit qu'elle se soit produite, ce dont personne ne doute plus aujourd'hui.

Il est vrai qu'on a prétendu, et que certains prétendent encore, que les causes vraies des aspects que revêt le germe au cours du développement embryonnaire, n'ont pas leur source en lui, mais sont le résultat des interactions existant entre lui et le milieu dans lequel il vit. Semblable interprétation est insoutenable et en contradiction avec tous les faits descriptifs et expérimentaux connus. Il est démontré surabondamment que quand un œuf se segmente et évolue en un embryon, le milieu n'agit sur lui qu'en tant que facteur nécessaire et nullement en tant que cause déterminante.

L'Hérédité a donc son substratum dans l'œuf fécondé ; elle y est représentée par un ensemble de potentialités, par un dynamisme fondé sur la composition physico-chimique, ou si l'on préfère, sur l'organisation du protoplasme et du noyau. Mais cette organisation est l'état dernier d'une matière qui a subi d'innombrables changements, qui ne s'est modelée que lentement et qui a gardé l'empreinte tantôt profonde, tantôt légère, d'une longue série d'états antérieurs. L'œuf fécondé a derrière lui un passé très chargé dont il ne reste que des vestiges, mais qui l'a cependant fait ce qu'il est.

Ainsi comprises les lois ontogénétiques générales prennent une signification profonde ; puisque dans leur expression générale elles sont les mêmes chez tous les métazoaires, c'est qu'une parenté proche les unissait à l'origine ; de même les lois spéciales à chaque grand groupement démontrent que les formes qui les composent ont été soumises ensemble et de façon identique aux facteurs de l'évolution. En découvrant l'existence des lois ontogénétiques, l'embryologie a donc donné une preuve du transformisme plus puissante peut-être que ne l'a fait la paléontologie, puisque l'évolution seule les rend intelligibles.

Il semble bien qu'ainsi formulée, la valeur de l'embryologie en tant que science explicative soit inattaquable, mais on a voulu aller beaucoup plus loin ; on a pensé que les grands stades et sans doute aussi un nombre considérable de petits pourraient être l'image plus ou moins exacte de formes ancestrales réelles, et l'idée est venue que le développement embryonnaire d'un organisme serait la récapitulation rapide de l'évolution phylogénétique de l'espèce à laquelle il appartient.

Cette notion, énoncée par Fritz Müller et déjà clairement exposée par Serres, a été érigée par Haeckel au rang de théorie explicative sous le nom de *loi biogénétique fondamentale*. Elle a eu dans la science un immense succès, qui n'est pas encore épuisé de nos jours. Dans cette conception, l'œuf mûr, l'œuf fécondé, l'aggrégat de blastomères, la gastrula, etc., devenaient des images de formes ancestrales dont on s'efforçait de retrouver dans la nature actuelle des représentants plus ou moins exacts. C'était, il est à peine besoin de le dire, extrêmement séduisant. La loi de récapitulation justifiait l'espoir de pouvoir reconstituer, avec un degré très grand d'approximation, l'histoire complète des animaux depuis l'apparition de la vie sur le globe. Aussi a-t-elle suscité un nombre incalculable de recherches et fait faire à l'embryologie des progrès qui sans elle, eussent été plus tardifs.

Malheureusement on est tombé dans des exagérations inadmissibles, surtout dans le dernier quart du XIX^e^ siècle ; les schémas d'évolution, les arbres généalogiques complets, les descriptions de formes souches qui datent de cette époque ont perdu beaucoup de leur intérêt et souvent nous apparaissent plutôt comme des produits de l'imagination que comme des déductions scientifiques véritables. De nombreux auteurs ont réagi contre ces excès et parmi eux il convient de citer spécialement O. Hertwig et Vialleton ; toutefois il ne faudrait pas que la réaction allât trop loin et fît perdre de vue le noyau sain qu'il y a dans la loi de récapitulation. Nous tenons à insister sur ce point : l'œuf fécondé ne se développe pas selon une modalité quelconque qui serait le plus court chemin pour arriver à l'état adulte ; il le fait suivant des lois fixes qui lui imposent de nombreux détours, toujours les mêmes, pour atteindre le but ; ces lois ne sont intelligibles que si elles tirent leur origine de l'histoire phylogénétique des organismes, si elles sont la manifestation de facteurs héréditaires lentement accumulés. Il est évident que cela n'autorise pas à conclure que l'ontogénèse est une récapitulation, même rapide, même incomplète de la phylogénèse, mais ce qui reste incontestable, c'est que l'évolution du Phylum a imprimé sa marque à celle de l'œuf fécondé actuel et qu'elle en

suit le développement comme une ombre. L'ontogénèse ne reproduit pas d'ancêtres, mais elle témoigne de leur existence et permet parfois de leur assigner certains caractères précis. L'embryon de tous les Vertébrés à respiration exclusivement aérienne emprunte toujours le détour des fentes branchiales pour édifier le thymus et les glandes parathyroïdiennes. Ces fentes branchiales, dans leur première ébauche ne diffèrent en rien de celles des Poissons du même stade, chez qui elles deviendront fonctionnelles ; dans la formation de leur pharynx les Mammifères commencent donc par suivre la voie commune à tous les Vertébrés et on a le droit d'en déduire qu'ils ont eu, dans leur lignée généalogique, des ancêtres à respiration aquatique. C'est là, non seulement une interprétation légitime, mais c'est la seule qu'il soit possible de tirer des faits ; seulement, cela ne nous donne aucun droit de comparer ces ancêtres aux Poissons actuels, ni surtout d'en donner les caractères spécifiques. N'est-il pas d'ailleurs beaucoup plus important de prouver la réalité de l'évolution que d'en décrire toutes les étapes successives ?

Nous venons d'examiner une des formes sous lesquelles l'embryologie s'est élevée au rang d'une science qui cherche à enchaîner et à expliquer les faits. Elle fut, comme on vient de le voir, très féconde, mais il résulte de cette fécondité même, tout comme de la délimitation de son objet et de l'uniformité de sa technique, qu'elle est actuellement très avancée. Sans doute n'a-t-elle pas dit son dernier mot ; sans doute aussi bien des questions spéciales n'ont-elles reçu encore que des solutions provisoires que l'avenir remaniera sûrement ; néanmoins telle qu'elle est à l'heure actuelle, elle constitue un édifice assez solide et assez achevé pour qu'on puisse tenter d'en rassembler les éléments dans un traité.

Cependant, depuis un certain nombre d'années déjà, beaucoup d'embryologistes ont cherché à rajeunir leur science et en ont abordé les problèmes sous un angle nouveau. Il est acquis que l'ontogénèse des organismes est telle que nous la constatons pour des raisons historiques, mais il n'en est pas moins vrai que le développement d'un œuf est un phénomène actuel qui se répète constamment sous nos yeux. Il consiste dans la mise en marche d'un mécanisme dont la constitution doit être étudiée et analysée ; peu importe, dans cet ordre d'idées, qu'elle soit le résultat d'une série de transformations longuement échelonnées dans le temps ; ce qu'il faut connaître, ce sont les causes *actuellement* agissantes, qui font que les produits sexuels mûrissent, qu'un œuf meurt s'il n'est fécondé tandis que s'il l'est, non seulement il a la vie sauve, mais il en use pour former un organisme nouveau, en subissant à cet effet une infinité de divisions cellulaires, de différenciations et de transformations en régions, en organes, en tissus.

Sous cet aspect l'embryologie se rapproche de la physiologie, à laquelle elle emprunte ses principales méthodes de recherches ; elle considère l'embryogénèse comme la *fonction* de l'œuf fécondé et elle en recherche les rouages, les modalités d'action, la diversification aussi, à travers tous les stades du développement. On reconnaîtra que cette fonction, qui recouvre l'une des plus grandes énigmes de la biologie, n'est pas éclaircie par ce seul motif que son origine historique a pu être retrouvée ; et si, comme le disait

Claude Bernard, elle est liée à l'organisation même de la matière vivante et de ce fait échappe, dans son essence, à l'analyse expérimentale, elle met en œuvre pour se manifester, des moyens qui n'y échappent pas et qu'il importe à la science de connaître.

D'ailleurs la preuve de la valeur de l'embryologie causale (*Entwicklungsmechanik* de W. Roux) — c'est le nom qui lui convient le mieux — est faite. Depuis plus de vingt-cinq ans elle a donné, dans les mains de nombreux chercheurs une ample moisson de résultats positifs et d'idées fructueuses. Elle a, comme ses fondateurs (W. Roux, Chabry) l'espéraient, rajeuni l'embryologie et ce n'est pas l'un de ses moindres mérites de l'avoir dégagée des exagérations de la pure spéculation phylogénétique pour la ramener, avec des idées neuves, sur le terrain solide des faits et de leurs causes immédiates.

Toutefois, l'embryologie causale n'est pas encore une science avancée, comme l'est l'embryologie comparée. Dans ce livre, sa place sera beaucoup plus modeste et il n'en sera fait mention qu'en de rares chapitres. Tous seront cependant imprégnés de son esprit ; nous voulons dire par là que nous nous sommes toujours abstenu de donner des faits des explications purement subjectives et non contrôlables par l'observation ou l'expérience. C'est ainsi que, laissant à l'embryologie causale la lourde tâche d'expliquer ce que sont réellement les potentialités évolutives de l'œuf, nous avons considéré l'hérédité comme un fait simplement historique en attendant mieux et nous avons jugé inutile d'exposer, avant d'entrer en matière, les théories cependant fort intéressantes et parfois bien conçues qui lui donnent un substratum anatomique défini et unique. L'idioplasme de Nägeli et d'O. Hertwig, les déterminants ou les ides de Weismann nous paraissent exprimer la même idée que nos potentialités de l'œuf et ils ont le grand défaut de couvrir notre ignorance d'un semblant d'explication.

D'ailleurs, un traité d'embryologie ne doit emprunter à la biologie générale que ce qui est nécessaire. Par la nature même des sujets qu'il aborde, il doit être surtout et avant tout morphologique et ce sont les lois qui président à l'établissement de la forme qu'il doit avoir pour but de dégager et de classer par ordre d'importance.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

A. Brachet, *L'œuf et les facteurs de l'ontogénèse*. Paris, 1917. — M. Caullery. *Les problèmes de la sexualité*. Paris, 1913. — C. M. Child. *Senescence and rejuvenescence*. Chicago, 1915. — Y. Delage. *L'Hérédité et les grands problèmes de la Biologie générale*. Paris, 1903. — Y. Delage et M. Goldsmith. *Les théories de l'évolution*. Paris, 1909. — A. Giard. *Controverses transformistes*. Paris, 1904. — O. Hertwig. *Allgemeine Biologie*. Iena, 4e édit., 1912. — Idem. *Lehrb. der vergleich. u. experim. Entw. der Wirbelthiere. Schlusskapitel*. Iena, 1906. — Idem. *Das Werden der Organismen*. Iena, 1916. — Korschelt et Heider. *Lehrbuch der vergleich. Entw. der wirbellosen Tiere*. Allg. Teile. Iena. — T. H. Morgan. *The physical basis of Heredity*. Philadelphie et Londres, 1919. — A. Prenant. *Journ. anat. et physiol.* 1911. — E. Rabaud. *Recherches sur l'hérédité et la variation*. Paris, 1919. — W. Roux. *Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft*. Leipzig, 1905. — L. Vialleton. *Un problème de l'évolution*. Paris, 1908.

Voir aussi les articles généraux et les comptes rendus spéciaux dans les divers volumes de l'*Année biologique* et dans la *Bibliographia evolutionis* du Bull. biol. France et Belgique.

PREMIÈRE PARTIE

EMBRYOLOGIE GÉNÉRALE

LIVRE PREMIER

CELLULES SEXUELLES ET FÉCONDATION

CHAPITRE PREMIER

NOTIONS GÉNÉRALES SUR LA REPRODUCTION DES ANIMAUX

MODES DE REPRODUCTION; CARACTÈRES SEXUELS PRIMAIRES ET SECONDAIRES

La reproduction des animaux se fait selon deux modes très différents dans les aspects qu'ils revêtent : la *génération sexuée* et la *génération asexuée ou agame*. Dans la seconde qui est la plus simple, un individu quelconque, à lui seul et par ses propres ressources, engendre des germes, extrêmement variables par leur constitution et leur structure qui, en se développant, donneront naissance à des individus nouveaux. Dans la première, il y a disjonction des sexes, et deux individus, l'un mâle et l'autre femelle, concourent à la formation du germe.

La génération agame, si elle est largement répandue chez les animaux inférieurs, ne se rencontre jamais chez les Vertébrés ; dans l'ensemble des Chordés, il n'y a que les plus dégénérés d'entre eux, les Tuniciers, qui puissent se reproduire par bourgeonnement et donner naissance à des colonies ou à des associations d'individus issus d'un même générateur.

Les deux modes de reproduction sont d'ailleurs loin d'avoir la même importance et la même signification biologique. Il n'existe probablement pas, dans

la nature actuelle, d'espèce animale qui soit capable de se propager indéfiniment par génération agame ; celle-ci n'apparaît jamais qu'à titre épisodique, comme la partie moyenne d'un cycle qui commence et s'achève par deux fécondations. La sexualité est donc le fait biologique essentiel grâce auquel sont assurées la continuité de la vie et la perpétuité de l'espèce ; tous les animaux, à un moment donné de leur vie, forment des cellules sexuelles qui ont, chez tous, la même valeur et jouissent des mêmes propriétés.

En règle générale, la sexualité implique la disjonction des individus adultes en mâles et en femelles ; l'hermaphroditisme vrai est rare, et ne se rencontre chez les Vertébrés qu'à titre d'anomalie exceptionnelle. Les Myxinoïdes ne sont pas des hermaphrodites protandriques, comme on l'avait cru : ils sont à sexes parfaitement séparés (K. E. Schreiner).

La présence de testicules dans le mâle, d'ovaires dans la femelle et d'organes génitaux externes correspondants, constituent ce que l'on appelle les caractères sexuels *primaires*. Mais ils sont souvent associés à d'autres, dits *secondaires*, qui sont d'une tout autre nature. Ils offrent une grande variété d'aspect : différences dans la coloration de la peau, dans le plumage, le pelage, apparition d'ornements chez le mâle, variations de la voix, du cri ou du chant, variations dans l'instinct ou le psychisme, etc. Nous n'avons pas à les décrire ici, mais nous devons cependant noter le fait, très intéressant, que les caractères sexuels primaires et secondaires sont étroitement associés physiologiquement, alors qu'anatomiquement ils paraissent complètement indépendants. C'est une sécrétion interne, une hormone, formée dans le testicule ou dans l'ovaire qui provoque, par une véritable action formative, l'apparition des signes extérieurs distinctifs du sexe mâle ou femelle (Bouin et Ancel, Steinach, Athias, Pézard, etc.). Tous les caractères sexuels de quelque ordre qu'ils soient se ramènent donc en dernière analyse, à la présence d'un testicule ou d'un ovaire ; ils impriment à celui qui en est porteur, un faciès spécial qui se surajoute aux caractères généraux de l'espèce, si bien que ceux-ci n'apparaissent plus dans toute leur pureté que chez l'individu neutre, c'est-à-dire châtré (Pézard).

On sait d'autre part que chez la plupart des Vertébrés sinon chez tous, la formation des œufs et des spermatozoïdes n'est pas continue ; il y a des périodes cycliques d'activité génitale, reconnaissables à un habitus spécial que prennent les femelles aussi bien que les mâles, à un désir de rapprochement sexuel, aux manifestations diverses qui caractérisent, chez les Mammifères le rut. On est mal fixé encore sur les causes déterminantes de ces cycles sexuels et sur les mécanismes qu'elles déclanchent ; il n'est pas douteux cependant qu'ici aussi intervienne la sécrétion interne des organes génitaux (Marshall, Jolly, etc.).

PONTE, ACCOUPLEMENT, CONDITIONS EXTÉRIEURES ET DURÉE DU DÉVELOPPEMENT, NUTRITION DE L'EMBRYON

L'œuf n'est pas seulement le substratum des potentialités nécessaires à la formation d'un organisme ; il est aussi un être qui vit dans un milieu déterminé, qui doit donc y être adapté ; sa fonction essentielle est de subir une ontogénèse, mais pour qu'il puisse l'accomplir, il faut qu'il respire, qu'il se nourrisse, qu'il secrète aussi des hormones mettant en corrélations fonctionnelles les groupements cellulaires auxquels il donne naissance et les organes qui progressivement se forment et se différencient. Si les causes du développement résident dans la composition physico-chimique et l'organisation de l'œuf fécondé, l'efficacité de leur action n'est assurée que si certaines conditions sont réalisées. Or celles-ci diffèrent fortement selon que la mère est ovipare ou vivipare, selon la nature du milieu dans lequel l'œuf se développe, selon la durée de ce développement et selon l'état de perfection qu'a atteint la larve quand elle peut vivre librement et se nourrir par elle-même.

L'œuf, par sa structure, doit satisfaire à toutes ces conditions, et comme elles ne sont pas les mêmes pour tous les groupes, l'allure qu'elles impriment au développement embryonnaire proprement dit varie dans la même mesure. C'est l'adaptation de l'œuf aux conditions nécessaires à sa vie et au déroulement de ses potentialités qui rend si ardue la tâche de l'embryologie comparée en masquant, par des phénomènes accessoires ou contingents, les traits propres de l'ontogénèse et les lois héréditaires qui la dirigent. Il est donc utile d'en toucher un mot ici, à titre d'entrée en matière, et sans entrer dans des détails que le lecteur pourra trouver aisément ailleurs.

A un moment donné, quand il est mûr ou en tout cas quand il a atteint sa taille définitive, l'œuf se détache de l'ovaire. C'est la ponte interne ; il tombe alors dans la cavité générale du corps (Poissons) ou dans un oviducte dans lequel il reste chez les vivipares et d'où il est expulsé en une ponte externe chez les ovipares. Souvent (Poissons, Reptiles, Oiseaux) dans l'intervalle entre les deux pontes, il s'entoure d'enveloppes très diverses, dont la structure et la composition déterminent la nature des relations qui s'établiront entre lui et le milieu où il est appelé à vivre.

La fécondation est, elle aussi, interne ou externe, selon qu'elle se fait avec ou sans copulation. Elle est interne chez un grand nombre d'ovipares, précède souvent de longtemps la ponte externe et fréquemment aussi est déjà effectuée avant que celle-ci ne se produise : les œufs des Oiseaux et des Reptiles ovipares sont à un stade plus ou moins avancé de la segmentation quand ils sont pondus.

Il est autrement important de savoir dans quel milieu va se faire le développement. Chez les Ovipares, ce milieu est l'eau douce ou salée, parfois la terre humide ; l'œuf dans ces conditions ne demande à son milieu qu'une température favorable, de l'oxygène pour assurer son activité vitale, de l'eau pour

permettre sa croissance. Chez les Vivipares, deux cas sont à distinguer. Le premier a trait à tous les Vertébrés à l'exception des Mammifères placentaires : l'œuf se développe effectivement dans l'organisme maternel, mais il ne lui réclame, non plus, que de banales conditions de température, d'aération, d'humidité ; il n'est même nullement certain que l'œuf d'une Salamandre ou d'un Scyllium vive en aérobie ; il ne s'établit en tout cas aucune connexion anatomique quelque peu intime entre sa mère et lui ; il séjourne dans l'oviducte comme un corps étranger, ne faisant pas plus appel à son milieu que ne le ferait un œuf de grenouille ou de truite. Rien d'étonnant dès lors, à ce que cette forme de viviparité n'exerce aucune influence sur la marche du développement, et en fait il n'y a aucune différence importante entre l'embryogénèse d'une Salamandre vivipare et celle d'un Triton ovipare.

Il n'en est pas de même chez les Mammifères placentaires, qui sont vivipares dans la pleine acception du terme. Ici l'œuf ou l'embryon se comporte vis-à-vis de la mère comme un véritable parasite : il se nourrit entièrement à ses dépens. Il développe par toute sa surface un puissant organe de nutrition larvaire, le placenta, qui s'enfonce dans la muqueuse utérine, la détruit, s'étale au contact du sang maternel et y puise tous les matériaux nécessaires à sa nutrition.

Cette forme de viviparité est une véritable symbiose, et il est évident qu'au point de vue embryologique elle doit avoir des conséquences importantes. En réalité elle imprime au développement de l'œuf des Mammifères des caractères tellement aberrants, surtout dans les premières phases, que ce n'est qu'avec peine qu'on y retrouve les lois fondamentales de l'embryologie des Vertébrés.

On aura remarqué que, dans les conditions spéciales de viviparité des Mammifères, la durée de la gestation n'est nullement liée à la composition initiale de l'œuf, mais relève d'autres causes qui seront examinées plus tard ; ce n'est pas le cas chez tous les autres Vertébrés, dont l'œuf ne puise dans le milieu où il vit que de l'eau, de l'oxygène et peut-être des sels. Il doit donc, pendant tout son développement et jusqu'à l'éclosion de la larve, vivre sur son propre fonds, tirer de lui-même les substances nécessaires à son métabolisme, à sa croissance et à ses différenciations : albumines, hydrates de carbone, graisses, etc. Or, tous ces matériaux s'accumulent dans l'œuf au cours de l'oogénèse Pendant une période prolongée, l'œuf ovarien amasse des réserves et les mélange à son protoplasme ; il les emprunte naturellement au sang maternel, les élabore sous des formes diverses qui prennent l'aspect d'enclaves et constituent ce qu'on appelle le deutoplasme (Ed. van Beneden).

La quantité, les qualités et la répartition du deutoplasme sont extrêmement variables comme on le verra dans un prochain chapitre et ont servi de base à une classification morphologique des œufs. Chez les Chordés, on trouve tous les degrés possibles dans l'abondance du deutoplasme : l'œuf d'Amphioxus en a très peu, les gros œufs des Sélaciens, des Reptiles et des Oiseaux en ont une masse énorme qui constitue le jaune et entre ces deux extrêmes existent d'innombrables intermédiaires.

La présence du deutoplasme exerce une double influence sur le dévelop-

pement des œufs : sur la durée d'abord, qui ne peut pas dépasser l'utilisation des réserves, sur son allure morphologique ensuite qui en subira l'empreinte. Le deutoplasme trouble la marche régulière des processus morphogénétiques de façon très appréciable, comme on le verra plus loin ; il les complique et en rend l'analyse plus délicate. C'est surtout la marche de la segmentation, de la gastrulation, de la formation des feuillets qu'il modifie et cela à la fois par sa quantité et par sa localisation. Pour employer les expressions de Haeckel, en modifiant un peu le sens qu'il leur avait donné, le développement d'un œuf riche en matériaux de réserve est toujours *cœnogénétique*, c'est-à-dire modifié, dévié de sa voie normale ; il est *palingénétique* au contraire, c'est-à-dire, clair, typique, quand le cytoplasme de l'œuf se compose de protoplasme presque pur.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Athias. *C. R. Soc. biol.*, 79, 1916. *Arch. biol.*, 1919. — Balfour. *Traité d'embryologie comparée.* — Bouin et Ancel. *Journ. physiol. et pathol. gén.*, 1904. — Caullery. *Ouvr. cité.* — Pézard. *Bull. biol. France et Belgique*, 1918. — Steinach. *Pflueger's Arch.* 1912.

CHAPITRE II

STRUCTURE DES CELLULES SEXUELLES MALES ET FEMELLES

Il ressort de ce qui a été dit au chapitre précédent, que la structure et la composition des œufs sont très variables d'un groupe à l'autre et que les variations portent sur des caractères importants.

Les spermatozoïdes des Vertébrés présentent, au contraire, une très grande uniformité; non pas qu'ils soient tous semblables, mais les différences sont minimes et valent à peine d'être notées. Partout, le spermatozoïde est une cellule flagellée, très mince, très effilée, capable de se mouvoir dans l'eau ou les liquides organiques, de perforer les membranes de l'œuf ou de s'insinuer à travers un orifice micropylaire. Sa petitesse et sa mobilité forment un contraste frappant avec le volume et l'inertie de l'œuf.

STRUCTURE DES SPERMATOZOIDES MURS

Un spermatozoïde est un filament long de 10 à 100 μ et même davantage, mais très mince (1 à 2 ou 3 μ), et animé sur le vivant de mouvements ondulleux. Fixé et convenablement préparé, on reconnaît qu'il se compose de trois parties : la tête, le col et la queue (fig. 1).

La tête est, selon les espèces, effilée en pointe aiguë, taillée en lame de sabre ou allongée en ovale; elle peut être cylindrique ou aplatie en lamelle. Ces variations sont d'ailleurs de minime importance et n'influent pas sur la composition anatomique qui est toujours la même.

La tête comprend deux parties : l'une terminale, le perforateur, l'autre basale, emboîtée dans la première et qui est le noyau du spermatozoïde. C'est généralement le perforateur qui donne à la tête sa forme spécifique; parfois il est long, fin ou aplati en cimeterre; d'autres fois il est court, plutôt tranchant que pointu; il peut aussi n'être que vaguement indiqué. Le noyau, allongé, ou en forme de lame aplatie, est très riche en chromatine et se teinte vivement par les colorants basiques; le plus souvent il est d'aspect homogène; mais il peut être parcouru par un filament axile (Champy) ou pourvu d'une sorte de charpente kinoplasmique (Koltzoff).

Le perforateur est nu, homogène, sans structure visible. Le noyau, au contraire, est revêtu d'une très mince cuticule cytoplasmique, extrêmement difficile à voir sur le spermatozoïde complètement achevé ; sur sa base, au point où il se continue dans le col (fig. 1), est appliqué un petit corpuscule, en forme de grain, de bâtonnet court, ou disque : c'est le centrosome proximal. Il peut être double ou triple.

Le col est la partie la plus courte ; il ne mesure que quelques μ. Tendu entre la tête et la queue, il apparaît (fig 1 et 21) comme une petite pièce cylindrique, délimitée par une très fine gaine anhiste et parcourue par un ou plusieurs filaments très ténus, qui vont du centrosome proximal à un autre corpuscule, situé à la naissance de la queue, et qui est la portion proximale du centrosome distal. Dans certains cas, chez le rat notamment, les filaments du col sont totalement invisibles.

La queue se décompose en trois segments : un proximal, court, appelé pièce de réunion ou intermédiaire ; un moyen, très long ou pièce principale, enfin une pièce terminale effilée en une pointe aiguë. Elle est parcourue tout entière en son axe par un mince filament, le flagellum (fig. 24), homogène dans les conditions ordinaires d'observation, mais qui cependant est composé d'un pinceau de très fines fibrilles. Le flagellum est à nu dans la pièce terminale, il forme à lui seul l'extrémité libre du spermatozoïde. La pièce intermédiaire, de dimensions assez variables selon les espèces, va du fragment proximal du centrosome distal à son fragment distal ; celui-ci est un petit corpuscule en forme d'anneau dans lequel passe le flagellum et au delà duquel commence la pièce principale Le flagellum après avoir traversé toute la pièce intermédiaire vient s'insérer à la limite du col sur le segment proximal du centrosome distal. Il est entouré d'une très mince gaine hyaline (Meves, Duesberg) que l'on peut appeler la gaîne propre du flagellum ; en dehors d'elle, s'enroule en spirale un fin filament composé de grains alignés ou

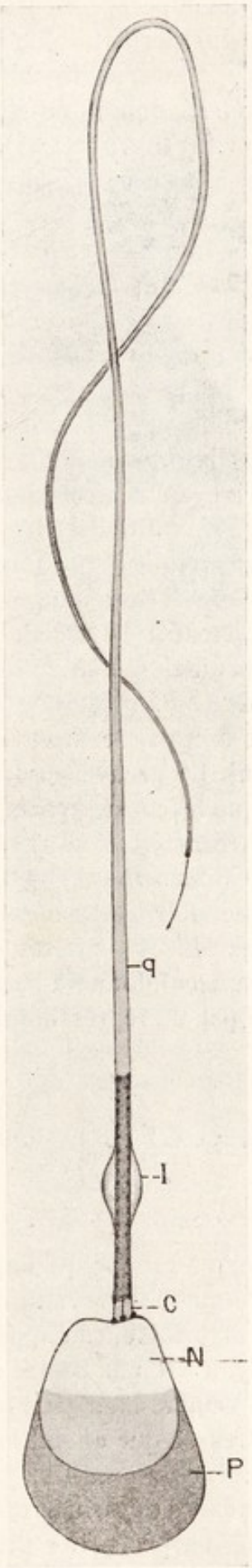


Figure 1. — Spermatozoïde mûr de cobaye (d'après Meves). *C*, col ; *I*, pièce intermédiaire ; *N*, noyau ; *P*, perforateur ; *Q*, pièces principale et terminale de la queue.

de disques superposés enrobés dans une substance unissante : c'est le chondriome du spermatozoïde (Benda, Meves, Duesberg, Leplat, etc.). Enfin, l'enveloppe externe du col se prolonge sur toute l'étendue de la pièce intermédiaire, en dehors du chondriome et semble venir s'insérer sur l'anneau centrosomial (fig. 23 et 24).

Quant à la pièce principale elle n'est formée que du flagellum entouré de sa gaîne propre (fig. 1). Parfois, notamment chez les Amphibiens, cette gaine s'étale en une lame aplatie, dentelée, insérée sur le flagellum suivant une ligne spiraloïde ; on l'appelle alors la *membrane ondulante* en raison du rôle qu'elle joue dans la locomotion du spermatozoïde.

En résumé le spermatozoïde est une cellule mobile, qui se déplace la tête en avant grâce aux mouvements d'un flagellum. Elle possède tous les éléments qui caractérisent la cellule : noyau, centrosome, chondriome, cytoplasme. Son flagellum, comme dans toute cellule ciliée est inséré sur un corpuscule qui dérive du centrosome (Henneguy); son cytoplasme est extrêmement réduit en quantité ; il n'en est pas moins représenté par les gaines du col et des deux premières portions de la queue. Il ne serait donc qu'une forme très particulière et très adaptée de cellule ciliée, si un caractère fondamental, qu'avec l'œuf il est seul à posséder, n'en faisait un élément sans analogue dans aucun tissu : le nombre des chromosomes qui entrent dans la constitution de son noyau n'est que la moitié du nombre normal de l'espèce à laquelle il appartient; en d'autres termes, il n'a qu'un demi-noyau (Ed. Van Beneden). La preuve en sera donnée dans un prochain chapitre, en même temps que les conséquences en seront dégagées.

A ce caractère s'en ajoute un autre, que rien ne trahit non plus dans le simple examen au microscope des spermatozoïdes même les plus volumineux : il y a probablement chez tous les Vertébrés — la preuve n'est faite encore que chez les Mammifères — deux catégories de spermatozoïdes en nombre égal, et un œuf donnera naissance à un mâle ou à une femelle selon qu'il sera fécondé par un représentant de l'une ou de l'autre de ces catégories.

STRUCTURE, COMPOSITION ET CLASSIFICATION DES ŒUFS

A quelque groupe qu'il appartienne, l'œuf mûr est toujours une très grosse cellule, immobile, revêtue d'enveloppes simples ou compliquées. A l'inverse du spermatozoïde, son appareil centrosomial est rudimentaire ou inexistant. Son noyau est par contre réduit de moitié comme celui de l'élément mâle. Enfin il semble bien qu'il n'y ait qu'une seule catégorie d'œufs, indifférents ou neutres et que ce soit la qualité du spermatozoïde fécondant qui détermine le sexe du produit.

Cependant ces caractères généraux et constants recouvrent une très grande diversité d'aspects. Les dimensions de l'œuf, notamment, varient dans des limites extrêmement étendues : celui des Mammifères, celui de l'Amphioxus

sont régulièrement sphériques et n'ont guère que 1/10 de millimètre de diamètre. Tout le monde connaît le volume énorme de l'œuf de poule, de l'œuf d'autruche ; les Sélaciens ont aussi des œufs volumineux, ovalaires, dont le grand axe mesure plusieurs centimètres ; parmi les Téléostéens, comme parmi les Amphibiens, il y a toute une gamme de dimensions variées allant de quelques dixièmes de millimètre à un centimètre ou même davantage.

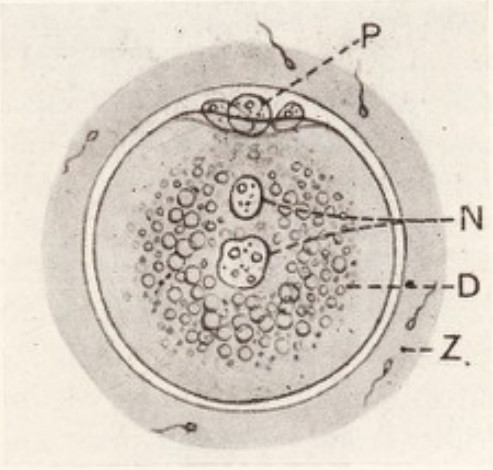


Figure 2. — Œuf fécondé de chauve-souris (d'après Ed. Van Beneden). *D*, deutoplasme ; *N*, pronucléi ; *P*, globules polaires ; *Z*, zone pellucide.

Ces mesures sont celles de la cellule-œuf, débarrassée des enveloppes souvent épaisses et compliquées qui la revêtent : coques calcaires ou chitineuses, albumineuses, muqueuses, etc. Elles représentent les dimensions du cytoplasme ovulaire, dans lequel est plongé le noyau dénommé, dans l'œuf mûr, pronucléus femelle (Ed. Van Beneden). Celui ci, toujours petit, réticulé, occupe une position variable, déterminée par la composition même du cytoplasme, et qui représente le centre protoplasmique de la cellule (Balfour).

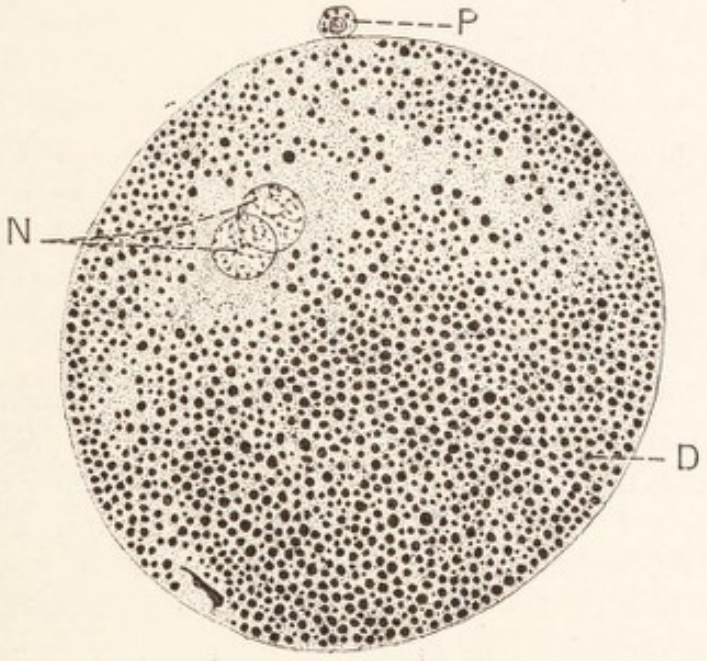


Figure 3. — Coupe verticale d'un œuf fécondé d'Amphioxus (d'après Cerfontaine). *D*, deutoplasme ; *N*, pronucléi ; *P*, globule polaire occupant le pôle supérieur de l'œuf.

Or, la composition du cytoplasme, exprimée par le rapport de la quantité relative du protoplasme et du deutoplasme qu'il contient, subit une variation progressive et toujours dans le même sens, du bas en haut de l'échelle des Chordés. Il suffit de repérer les principales étapes de cette variation pour établir une classification très simple, mais très suffisante, englobant tous les œufs (Balfour, Henneguy, Hallez, etc.).

Au premier terme de cette classification se place l'œuf de l'Amphioxus, et, par une anomalie apparente mais que les considérations énoncées au chapitre précédent expliquent parfaitement, celui des Mammifères placentaires. Tous deux sont petits, le premier parce que son développement est rapide et son

éclosion précoce, le second parce que l'embryon qu'il forme est nourri par la mère. La masse du cytoplasme est relativement peu considérable (fig. 2) et surtout la quantité de deutoplasme est très faible. Il y apparaît sous forme de grains ou de goutteletles, intimement mélangé au protoplasme. On a qualifié ces œufs d'alécithiques, ce qui est inexact ; le terme d'oligolécithiques est plus conforme à la réalité, et c'est celui que nous retiendrons. Mais le protoplasme et le deutoplasme ne forment pas un mélange homogène ; d'un pôle à l'autre, la quantité de deutoplasme va en augmentant légèrement en même temps que le protoplasme devient moins abondant (fig. 3). Ainsi se traduit, morphologiquement comme chimiquement, une différenciation polaire : l'œuf oligolécithique est polarisé, il possède un pôle protoplasmique et un pôle deutoplasmique, et comme celui-ci est réellement le plus lourd, il est commode de l'appeler inférieur, son opposé étant supérieur. Enfin, l'œuf étant sphérique, on peut lui distinguer un équateur et des hémisphères, des méridiens, etc. Le noyau, avons-nous vu, occupe toujours le centre de la masse totale du protoplasme (loi de Balfour) ; il siégera donc dans l'hémisphère supérieur, mais assez loin du pôle (fig. 3).

A cette description générale, il ne reste plus à ajouter que quelques détails. Une mince membrane vitelline, sorte d'exoplasme différencié, revêt toute la surface de l'œuf et le sépare des membranes extérieures proprement dites. Sous elles, spécialement dans l'œuf des Mammifères, règne, même dans l'hémisphère inférieur, une mince couche finement granuleuse et riche en mitochondries (O. Vander Stricht, Lams, etc.) ; enfin la masse principale du chondriome est, comme il fallait s'y attendre, dans l'hémisphère supérieur.

Telle est la composition morphologique générale de l'œuf le plus simple. Si nous avons utilisé, pour en établir les caractères, l'Amphioxus, qui n'est pas un Vertébré, c'est parce que son aspect est presque schématique, et surtout parce que nous serons amené à l'utiliser largement, dans de prochains chapitres, pour saisir dans toute leur pureté les premières grandes lois de l'ontogénèse des Vertébrés ; c'est en effet chez le Chordé le plus simple et le plus primitif qu'il convient de les rechercher tout d'abord.

Chez les Cyclostomes, et plus encore chez les Dipneustes, les Amphibiens urodèles et anoures, les caractères que nous venons de reconnaître se précisent et s'accentuent. Leurs œufs sont beaucoup plus gros : 6 à 7 dixièmes de millimètre chez Petromyzon, de 1 à 10 millimètres chez les Amphibiens ; plus encore chez Myxine et Bdellostoma. L'augmentation du volume de l'œuf est due tout entière à l'abondance du cytoplasme et surtout du deutoplasme qui encombre davantage les diverses régions de l'œuf. Néanmoins, ici comme dans les oligolécithiques, partout, du pôle supérieur au pôle inférieur, il y a mélange mais en proportions différentes, des deux composants du cytoplasme.

Au pôle supérieur et dans les parties voisines, le protoplasme est abondant mais intimement mêlé à du deutoplasme formé de granulations, de petits grains, ou de plaquettes. Plus on se rapproche du pôle inférieur, plus le deutoplasme devient abondant : des grains de plus en plus gros, des boules, de larges plaquettes, remplacent progressivement les fines granulations dès que

l'on entre dans l'hémisphère inférieur; le protoplasme n'est plus représenté que par d'étroites travées courant entre les éléments vitellins. Dans les œufs des Amphibiens, le deutoplasme compact à gros grains atteint l'équateur, et ce n'est qu'à la surface de l'œuf qu'une mince couche corticale à granulations fines s'étend en s'effilant dans l'hémisphère inférieur.

Il est clair que dans ces œufs, que nous appellerons *lécithiques*, la différenciation polaire est plus accusée que dans les oligolécithiques ; le noyau est dans l'hémisphère supérieur, à mi-distance entre l'équateur et le pôle, plus près encore de ce dernier dans les plus gros d'entre eux (Salamandre, etc.).

Une forme extrême du type lécithique qui nous conduit directement aux œufs *télolécithiques*, terme de la série, est fournie par les Ganoïdes osseux : Amia, Lepidosteus (Eycleshymer et Whitman, Bashford Dean), dont le développement est aujourd'hui assez bien connu. La prédominance du deutoplasme est plus accusée encore que chez le Petromyzon ou les Amphibiens urodèles et anoures. Chez Amia, par exemple, l'œuf, volumineux, est légèrement ovalaire, son axe vertical l'emportant sur les autres ; la zone des grosses plaquettes lécithiques, du deutoplasme condensé, dépasse de beaucoup l'équateur, et la partie plus riche en protoplasme simplement parsemé de fins grains vitellins est rejetée au pôle supérieur et dans son voisinage, où elle apparaît sous forme d'une sorte de calotte ou de disque qui se distingue au simple examen extérieur. Le noyau occupe le centre de cette calotte, en vertu de la loi de Balfour. La polarité dans ces œufs a donc atteint un très haut degré et sa conséquence la plus importante est que, tandis que le pôle supérieur est resté riche en protoplasme pur, actif, les parties moyennes et inférieures de l'œuf n'en sont que très pauvrement pourvues.

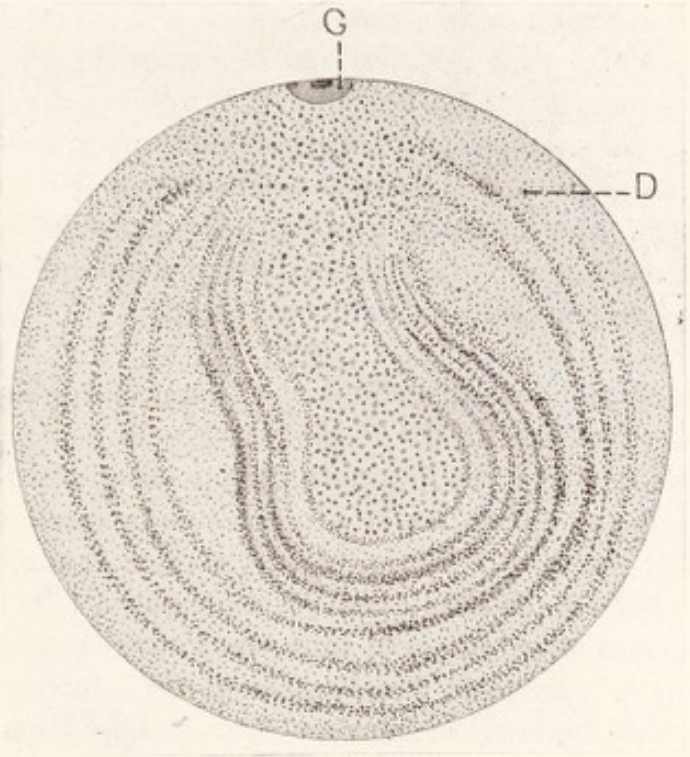


Figure 4. — Coupe verticale d'un œuf mûr de Torpedo marmorata (d'après Rückert). *D*, masse deutoplasmique ; *G*, disque germinatif.

Il est extrêmement probable que l'œuf des Myxinoïdes et celui des Gymnophiones (B. Dean, Sarrazin, Brauer) est constitué sur un type analogue, mais nos connaissances, en ce qui les concerne, sont encore fort incomplètes.

Enfin l'œuf est devenu télolécithique chez les Sélaciens, les Téléostéens, les Reptiles et les Oiseaux ; c'est encore l'œuf d'Amia, mais les dispositions y

sont poussées à l'extrême (fig. 4). Une énorme masse de deutoplasme pur ou presque pur, occupe non seulement l'hémisphère inférieur, mais encore la plus grande partie de l'hémisphère supérieur : c'est le jaune de l'œuf de poule. Le protoplasme actif, encore parsemé d'ailleurs de fins grains vitellins, est localisé dans la région du pôle supérieur en une calotte appliquée par sa face inférieure sur le deutoplasme sous-jacent, dans lequel elle se continue par transition brusque. Cette calotte, ou disque germinatif (cicatricule des anciens auteurs) renferme le noyau ; son bord marginal va s'amincissant pour se perdre peu à peu.

Dans ces gros œufs, la composition chimique et l'aspect morphologique de la masse deutoplasmique sont très variables non seulement selon les groupes, mais même selon les espèces : il y a des graisses, des lécithines, des albuminoïdes combinés diversement ; parfois la masse est entièrement homogène, ou finement granuleuse (certains Téléostéens) ; d'autres fois elle est vacuolisée, parsemée de gouttelettes d'huile de volume variable ; ou bien encore, ce sont de grosses plaquettes, des grains mêlés de granulations plus fines (Sélaciens). La masse n'est d'ailleurs jamais homogène ; elle est souvent répartie en strates (fig. 4) et apparaît un peu différente sous le centre du disque germinatif ; mais ce sont là des détails qui n'ont qu'un intérêt très spécial et dont nous ne pouvons encombrer notre étude.

Il résulte de la description purement morphologique qui vient d'être exposée, qu'entre l'œuf d'Amphioxus et celui de la poule, il n'y a qu'une différence de degré. La différenciation polaire existe dès le début et elle ne fait que s'exagérer au fur et à mesure de la surcharge deutoplasmique : c'est là le fait essentiel, celui qui permet d'affirmer que l'œuf est toujours une cellule, que le terme de cellule-œuf est applicable à tous les Vertébrés sans exception. Pourtant on verra par la suite, que l'accentuation de la différenciation polaire a sur la marche du développement une influence considérable, si bien qu'il a fallu de longues recherches pour établir l'homologie de la gastrulation de l'Amphioxus ou du Petromyzon et de celle d'un Sélacien, d'un Reptile ou d'un Oiseau. Il est clair, en outre, que l'utilisation du deutoplasme par l'œuf en développement ne peut s'effectuer de la même façon dans un oligolécithique et dans un télolécithique ; dans le premier les réserves sont partout au contact de protoplasme qui peut les élaborer et les absorber directement ; dans le second elles sont pour la plus grande partie extraprotoplasmiques, et le processus de leur digestion est forcément plus compliqué. Nous verrons en effet que dès les derniers stades de la segmentation, il se forme dans tous les œufs télolécithiques, en annexe à l'ébauche embryonnaire proprement dite, un véritable organe de nutrition, adapté à cette fin ; le syncytium vitellin, ainsi qu'on l'appelle, joue physiologiquement le rôle dévolu au placenta chez les Mammifères. Enfin, chez tous les Amniotes, comme complication ultime destinée à faciliter l'achèvement d'un développement de très longue durée, il se forme un ensemble de structures que l'on désigne sous le nom d'annexes fœtales.

La classification des œufs en oligolécithiques, lécithiques et télolécithi-

ques, n'est pas seulement applicable aux Chordés ; elle l'est encore à l'ensemble des Métazoaires. On trouve seulement, chez certains Insectes, une forme spéciale d'œuf télolécithique, dans laquelle le disque germinatif protoplasmique n'est pas seulement localisé à l'un des pôles, mais s'étend sur toute la surface de la masse deutoplasmique en lui formant un revêtement continu : de tels œufs sont centrolécithiques. Il suffit que nous en signalions l'existence, car nous n'aurons pas à nous en occuper.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Voir les divers traités d'embryologie : Kölliker, O. Hertwig, A. Prenant, Balfour, Ch. S. Minot, Tourneux, Gr. Kerr, etc. Henneguy, *Leçons sur la cellule*. Paris, 1896. — Edm. B. Wilson. *Cell in development and inheritance*, Columbia Univ. Series 1906. — Waldeyer, article dans le *Lehrbuch d'O. Hertwig*. — Ballowitz et Retzius ont publié des recherches sur la structure des spermatozoïdes dans de nombreuses espèces, mais elles n'ont qu'un médiocre intérêt malgré leur minutie.

CHAPITRE III

DÉVELOPPEMENT ET HISTOGÉNÈSE DES CELLULES SEXUELLES MALES ET FEMELLES. SPERMATOGÉNÈSE ET OOGÉNÈSE

SPERMATOGÉNÈSE

C'est dans le testicule que la spermatogénèse commence et s'achève ; les spermatozoïdes mis en liberté ont tous les caractères que nous leur avons reconnus, bien que dans certains cas et notamment chez les Mammifères, ils semblent subir une sorte de parachèvement, peu important d'ailleurs et dont le résultat le plus manifeste est de rendre moins visibles des détails encore aisément reconnaissables dans le tube séminifère.

Que la spermatogénèse se fasse dans des cystes ou des ampoules, comme chez les Sélaciens et les Amphibiens, ou dans des tubes, comme chez les Amniotes, elle est partout la même dans ses traits essentiels, comme elle est la même chez tous les Métazoaires. Pour l'étudier, le choix d'un objet de recherches dépend moins de la position zoologique du groupe, que de la grandeur des cellules, du nombre des chromosomes, des commodités que la structure de l'organe génital ou l'allure du cycle sexuel offrent à l'observateur. C'est pour cette raison que, parmi les Chordés, l'Amphioxus, les Cyclostomes, les Ganoïdes, les Téléostéens ont été jusqu'ici fort délaissés ; c'est pour des motifs analogues que les Reptiles et les Oiseaux n'ont enrichi la littérature scientifique que d'un petit nombre de travaux (Loisel, Guyer). En revanche, *Myxine glutinosa* (K. E. et A. Schreiner), les Sélaciens (Swaen et Masquelin, Herrmann, Sabatier, K. E. et A. Schreiner, etc.), les Amphibiens urodèles et anoures (Meves, Janssens, Schreiner, Broman, Champy, etc.) et surtout les Mammifères (Swaen et Masquelin, Meves, von Lenhossek, Schoenfeld, Regaud, Duesberg, de Winiwarter, Branca, etc., etc.) ont fait l'objet de travaux nombreux et très pénétrants.

Pourtant, en dépit du grand nombre de recherches publiées et de la diversité des matériaux étudiés, lorsque l'on veut donner une description d'ensemble de la spermatogénèse, prendre position sur des questions encore controversées, interpréter et unifier les opinions émises, on doit avoir présents à l'esprit certains faits, plus clairs et plus nets, observés avec une grande sûreté,

chez certains Invertébrés : *Tomopteris onisciformis* (K. E. Schreiner) et une foule d'autres formes parmi lesquelles les Insectes sont largement représentés (Grégoire, Sutton, Montgommery, N. M. Stevens, Edm. B. Wilson, P. Gérard, O. L. Mohr, etc., etc.). En partant de ces points de vue, la spermatogénèse des Vertébrés rentre facilement dans le même schéma général que celle de tous les autres animaux, et il devient possible d'en faire un exposé général très exact. Nous adopterons ici, comme tout le monde le fait depuis longtemps, la terminologie proposée par Boveri.

a) ***Spermatogonies.*** — On donne le nom générique de spermatogonies aux cellules-souches, en apparence indifférentes, qui par une série de transformations et de multiplications donneront naissance aux spermatozoïdes. Elles sont donc au point de départ de ce qu'avec Cl. Regaud, nous appellerons la lignée séminale.

Ce sont toujours des cellules volumineuses, à grand noyau arrondi pourvu d'un reticulum chromatique et d'un nucléole nucléinien. Dans le cytoplasme sont disséminées des mitochondries groupées en plus grand nombre autour d'un ou de deux centrosomes, situés au centre d'une masse arrondie, homogène, appelée *idiosome*. En somme, ces spermatogonies ne diffèrent guère d'une cellule somatique quelconque que par leur taille et leur forme assez régulièrement sphérique. Chez les Amniotes elles constituent la couche la plus profonde des tubes séminifères, appliquée contre la membrane propre ; chez les Amphibiens ou les Sélaciens dont la spermatogénèse s'accomplit dans des cystes ou des ampoules, elles sont amassées dans une région déterminée du testicule, et chacune d'elles, entourée d'une mince couche de cellules folliculeuses, est la cellule originelle d'un cyste ou d'une ampoule. Toutes ces cellules-souches, isolées ou au repos, sont appelées spermatogonies primaires.

Au moment d'une poussée spermatogénétique, un groupe de spermatogonies primaires entre en prolifération ; chacune d'elles se divise un certain nombre de fois, variable selon l'espèce envisagée, par les processus ordinaires de la mitose. En raison du volume de la cellule et des dimensions du noyau, on a pu, dans quelques cas, compter assez exactement le nombre des chromosomes : 35 chez le chat ; 47 chez l'Homme (de Winiwarter) ; notons simplement que ce nombre est impair. Il convient toutefois de n'attacher à ces numérations, même aux plus précises, qu'une valeur relative ; toutes ont été contestées ; elles portent d'ailleurs, chez les Vertébrés, sur des chiffres trop élevés pour que de nombreuses erreurs ne soient pas inévitables ; or, comme on le verra plus loin, une différence en plus ou en moins d'un seul chromosome peut avoir une importance énorme. Impossible d'affirmer non plus, avec cette certitude qu'autorisent les observations chez certains Insectes, que les chromosomes soient disposés par paires d'individus de même forme et de même taille ; dans l'état actuel de nos connaissances, on ne peut que considérer cette répartition comme probable.

Les spermatogonies *secondaires*, issues de la division des primaires, sont de taille un peu plus réduite, mais leur constitution générale reste la même. On y a décrit (Regaud, Duesberg, Winiwarter, etc...), spécialement chez les

Mammifères, des aspects assez complexes du noyau (croûtelleux, poussiéreux, etc.), dont on n'a donné jusqu'ici aucune interprétation suffisante.

b) ***Accroissement des spermatogonies ; spermatocytes de premier ordre.*** — Après un certain nombre de mitoses, les spermatogonies cessent de se diviser ; puis commence pour chacune d'elles une nouvelle période relativement longue, dite d'*accroissement*, et pendant laquelle le corps cytoplasmique augmente de volume tandis que le noyau devient le siège d'une série de processus très compliqués. On donne à la spermatogonie secondaire, pendant toute la durée de cette période d'accroissement, le nom de spermatocyte de premier ordre ou plus simplement de spermatocyte I.

L'évolution du spermatocyte I est une phase capitale dans la spermatogénèse. Pendant qu'elle se déroule se prépare la réduction numérique des chromosomes qui, ne laissant plus au spermatozoïde qu'un demi-noyau, en fait une cellule à part, qu'on ne peut comparer à aucune autre, si ce n'est à l'œuf mûr.

La réduction des chromosomes est malheureusement extrêmement compliquée, et l'accord n'est pas fait sur sa véritable signification, malgré le grand nombre de travaux qui lui ont été consacrés. Pourtant, de la lecture des descriptions, de l'examen des figures publiées, se dégage l'impression nette que les faits sont essentiellement les mêmes dans tout le règne animal, que les différences ne portent que sur des détails accessoires et que les divergences de vue reconnaissent surtout comme cause la netteté plus ou moins parfaite des matériaux étudiés. Chez beaucoup d'Invertébrés, l'histoire du spermatocyte de premier ordre a pu être tracée avec une clarté qui impose la conviction ; parmi les Vertébrés, il en est, telle la Myxine, qui ne sont guère moins démonstratifs. Il semble dès lors, qu'on soit autorisé à se dégager du chaos des opinions particulières, et à exposer la question d'un point de vue uniforme pour l'ensemble des Vertébrés.

Le spermatocyte I est donc une spermatogonie secondaire qui s'accroît et se transforme sans se diviser. L'accroissement, dont il ne faut pas s'exagérer l'importance, porte à la fois sur le corps cellulaire et sur le noyau. Les constituants du cytoplasme restent toutefois les mêmes : le chondriome, abondant, se répartit uniformément en fines mitochondries ; l'idiosome (centrosome) souvent difficile à voir dans la spermatogonie, grandit et devient très distinct. Un élément nouveau apparaît cependant dans les derniers moments de cette période : c'est le corps chromatoïde ou pyrénoïde. On n'en connaît pas exactement l'origine ; certains le font venir du noyau ou du nucléole (K. E. Schreiner, Benda, Champy), d'autres du cytoplasme ou des mitochondries (Regaud). Son rôle est encore énigmatique, et on ne peut, provisoirement, qu'en signaler l'existence.

Les changements que subit le noyau sont beaucoup plus complexes. Selon les espèces, ils commencent, soit immédiatement après la télophase de la dernière division spermatogoniale, soit après une courte phase de repos. Le nucléole disparaît ; aux dépens du reticulum chromatique, ou des croûtelles du noyau télophasique, se constitue un système compliqué de filaments longs

et grêles (fig. 5), à contours irréguliers, unis entre eux par de courtes branches transversales (filaments leptotènes de Winiwarter). Bientôt ces filaments

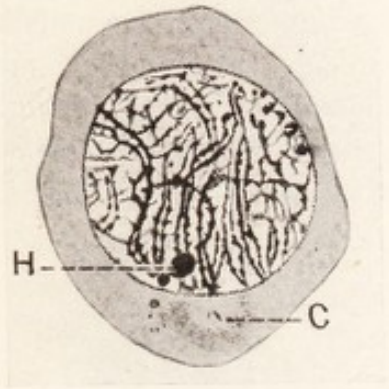


Figure 5. — Myxine glutinosa. Jeune spermatocyte de premier ordre (d'après A. et K. E. Schreiner). Stade leptotène *C*, centrosome. En *H*, peut-être l'hétérochromosome.

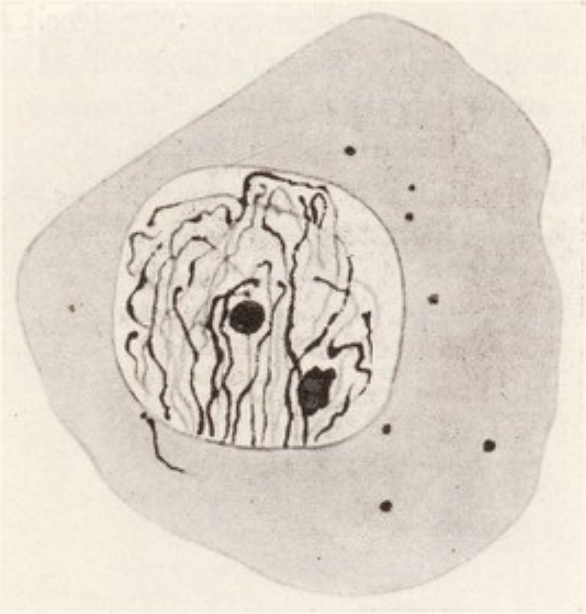


Figure 6. — Jeune oocyte de chatte (d'après H. de Winiwarter). Stade leptotène et centrotaxie ; le centrosome n'est pas visible sur la préparation.

s'orientent en de larges anses dans l'aire nucléaire agrandie et claire, et leurs



Figure 7. — Jeune oocyte de chatte (d'après H. de Winiwarter). Appariement des chromosomes en longues anses doubles.

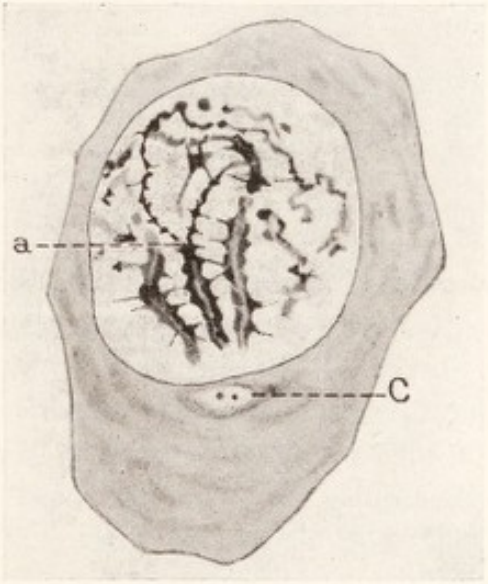


Figure 8. — Spermatocyte de premier ordre de Salamandra Maculata (d'après K. E. Schreiner). Montrant le mécanisme de l'appariement des filaments leptotènes, très net en *a*. *C*, centrosome.

bouts libres convergent vers le pôle du noyau le plus rapproché de l'idiosome (fig. 5 et 6). Cette concentration vers le centre cellulaire a reçu le nom de

centrotaxie (de Winiwarter). Il est, à ce stade, très difficile de compter exactement le nombre des anses ; il semble cependant qu'il soit pair, et égal à celui des chromosomes de la spermatogonie moins un (34 chez le chat, 46 chez l'Homme ? de Winiwarter). On a décrit avec beaucoup de précision chez les Mammifères (de Winiwarter) et avec une évidence moins grande chez les Oiseaux (Guyer), un dernier chromosome, impair (le 35e chez le chat, le 47e chez l'Homme ?) qui fait bande à part ; épais, compact, allongé mais non recourbé en anse, il reste accolé à la membrane nucléaire, mais dirige aussi vers l'idiosome une extrémité effilée. Nous lui donnerons dès maintenant le nom d'*hétérochromosome* ; il est en effet complètement identique à l'élément

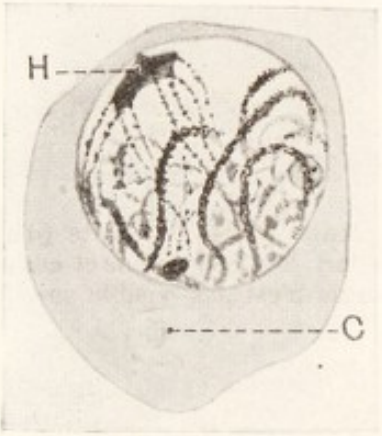


Figure 9. — Spermatocyte de premier ordre de Myxine glutinosa (d'après K. E. et A. Schreiner). Début des filaments pachytènes. *C*, centrosome, *H*, probablement hétérochromosome.

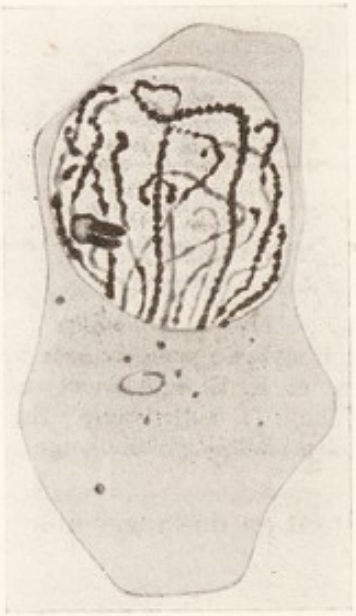


Figure 10. — Jeune oocyte de chatte (d'après H. de Winiwarter). Stade des filaments pachytènes. Centrotaxie.

de même nom et de même signification, découvert et bien étudié chez une foule d'Insectes et d'autres Invertébrés (Edm. B. Wilson, Montgommery, N. M. Stevens, P. Gérard, O. L. Mohr, etc., etc).

Bientôt l'aspect change, et un phénomène très intéressant se produit, qu'illustrent bien les fig. 5 à 10, choisies à dessein dans des espèces très éloignées pour en montrer la généralité. Les fines anses chromosomiales s'accolent deux à deux, et s'apparient ; ce mouvement s'ébauche le plus souvent à leurs extrémités pour se propager au milieu de leur convexité (fig. 8). Quand est achevée cette *conjugaison des chromosomes*, le bouquet d'anses grêles est remplacé par un système d'anses épaisses, dont le nombre est naturellement réduit de moitié (stade pachytène de Winiwarter). L'hétérochromosome reste inchangé et ne prend aucune part à ce processus.

Puis les anses pachytènes se rétractent, se raccourcissent en devenant plus compactes. La fente qui, en les parcourant indiquait encore leur dualité originale, devient indistincte. Disparaît-elle vraiment, ou se maintient-elle vir-

tuellement, comme le pensent certains auteurs (K. E. et A. Schreiner, P. Gérard) ? La question n'a peut-être pas l'importance qu'on lui attribue. Quoi qu'il en soit, le processus se poursuit : la centrotaxie disparaît ; les anses se déploient et prennent la forme de boyaux épais qui se dispersent dans le suc nucléaire (fig. 11) ; leur nombre reste toujours la moitié de celui des chromosomes primitifs, mais l'hétérochromosome se joint à eux et comme son aspect ne l'en distingue plus guère, il augmente, en fait, ce nombre d'une unité.

Cet état dure peu ; chaque boyau pachytène se dédouble suivant son grand axe (stade diplotène de Winiwarter) (fig. 11 et 12), mais ce dédoublement ne s'opère pas de la même façon pour tous. Tantôt c'est par le milieu qu'il débute

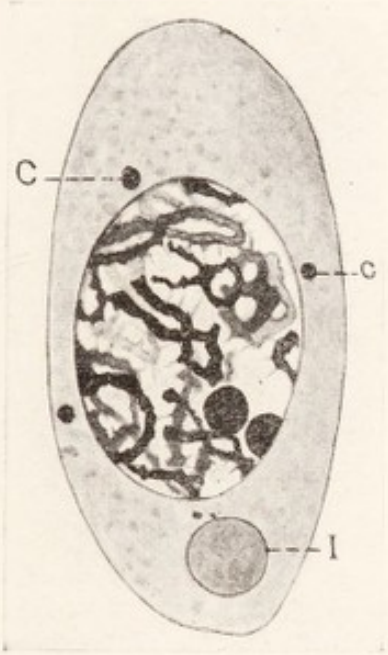


Figure 11. — Spermatocyte de premier ordre du rat (d'après Cl. Regaud). Stade des boyaux chromatiques épais. *C*, corps chromatoïde. *I*, idiosome.

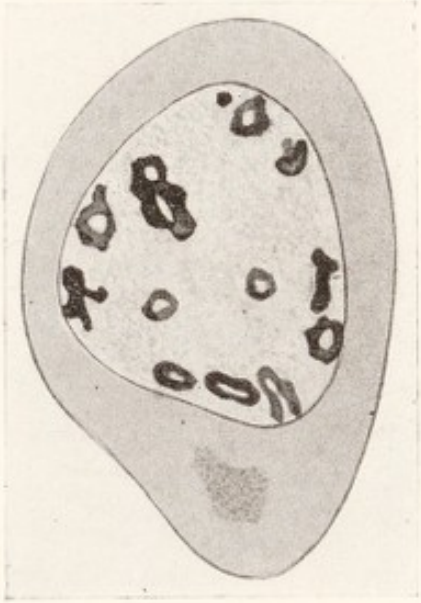


Figure 12. — Spermatocyte de premier ordre du rat (d'après Regaud). Chromosomes bivalents dispersés dans l'aire nucléaire.

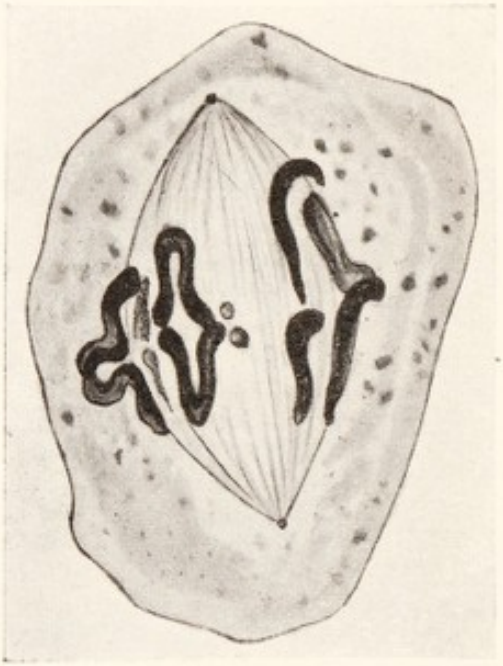
et le boyau prend l'aspect d'un anneau ; d'autres fois c'est l'inverse qui se produit et il en résulte une figure en forme d'X ; ou bien encore les deux composants ne restent unis que par une de leurs extrémités, en V ; parfois encore ils s'enroulent en 8, etc. Ces variantes sont vraisemblablement plus que de simples détails sans importance ; on les retrouve dans toutes les cellules du même stade avec une grande uniformité. Il est même possible que l'apparition de ces divers aspects, par lesquels on a tenté d'expliquer partiellement l'hérédité mendelienne (théorie de la Chiasmatypie de Janssens), soient régis par une loi.

Ce stade est de courte durée ; toutes les masses chromatiques dédoublées se placent à l'équateur d'un fuseau de division mitotique ordinaire pourvu à ses deux pôles d'un centrosome (fig. 13 et 14) ; l'hétérochromosome, resté

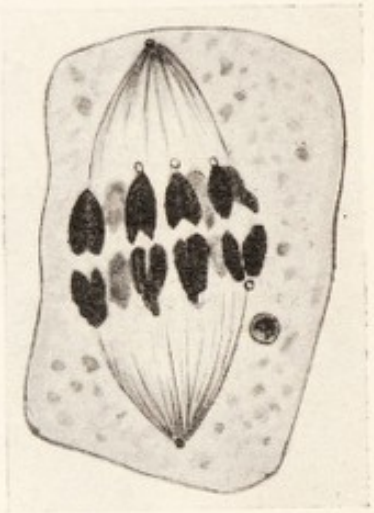
indivis, entre comme les autres chromosomes dans la composition de la plaque équatoriale.

Ainsi s'achève la période d'accroissement ; le spermatocyte de premier ordre va se diviser en deux et une nouvelle étape de la spermatogenèse commence.

c) ***Division du spermatocyte de premier ordre ; formation des spermatocytes de second ordre***. — Cette période est moins compliquée que la précédente. La division du spermatocyte se fait de telle sorte que chacun des deux composants des masses chromatiques qui sont à l'équateur, gagne l'un des pôles du fuseau, tandis que l'hétérochromosome, toujours indivis, passe tout entier, souvent même en précédant légèrement les autres, dans l'une des deux cellules-filles (fig. 13, 14, 15). Tous, dès qu'ils quittent la plaque



13



14

Figures 13 et 14. — Deux aspects de la mitose du spermatocyte de premier ordre (d'après Champy). Fig. 13 chez le triton ; fig. 14, chez le crapaud (Bufo). En 13, les chromosomes doubles se disjoignent ; en 14, la disjonction est effectuée.

équatoriale et souvent même avant, se fendent longitudinalement, préparant ainsi la mitose suivante (fig. 16). La cytodiérèse n'offre rien de particulier.

Ainsi donc se forment, aux dépens de chaque spermatogonie secondaire, deux spermatocytes de second ordre, ou spermatocytes II. Il résulte des processus qui ont présidé à leur formation, que le noyau de la spermatogonie et du spermatocyte I a réparti ses chromosomes par moitié dans chacun des spermatocytes II, et que ceux-ci n'ont par conséquent qu'un noyau réduit. La mitose, de caractère tout à fait spécifique par laquelle s'achève la période d'accroissement est donc une mitose réductionnelle, et le processus même dont elle est l'aboutissant porte le nom de *réduction karyogamique*.

Mais malgré cette unité d'origine, les deux spermatocytes II ne sont pas équivalents : l'un d'entre eux renferme dans son noyau l'hétérochromosome, l'autre ne possède que les chromosomes ordinaires (*allosomes*). Chez le chat,

par exemple, la formule chromosomiale des deux spermatocytes est respectivement : 17 et 18 (17 + 1 hétérochromosome).

d) ***Division des spermatocytes II; formation des spermatides.*** — Pendant une courte période d'interkinèse (Grégoire) le spermatocyte II conserve les caractères qu'il tient de son origine même. Il est plus petit que le spermatocyte I et ne s'accroît pas ou guère. Son noyau prend l'aspect habituel du noyau au repos ; dans son cytoplasme, les mitochondries, l'idiosome, le corps chromatoïde reparaissent avec les caractères que nous leur connaissons.

Puis le spermatocyte se divise ; mais cette seconde et dernière division de

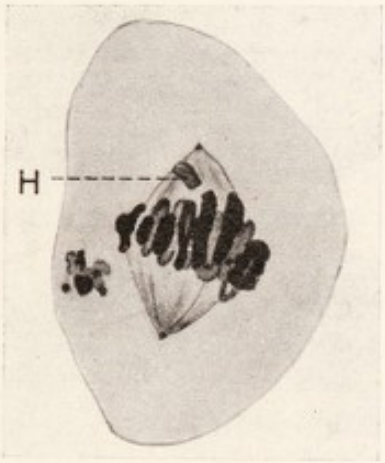


Figure 15. — Fuseau de division d'un spermatocyte de premier ordre chez l'homme (d'après de Winiwarter). *H*, hétérochromosome.

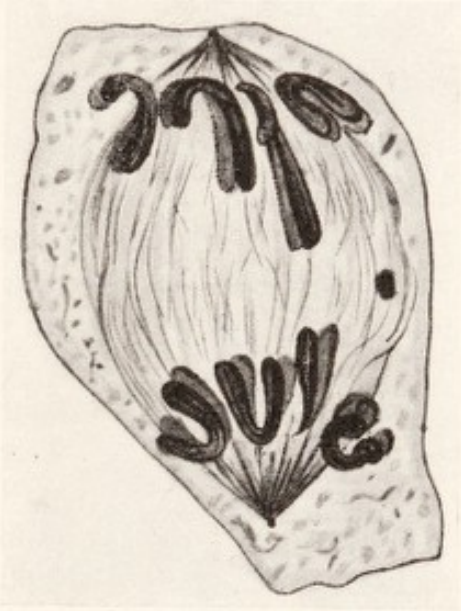
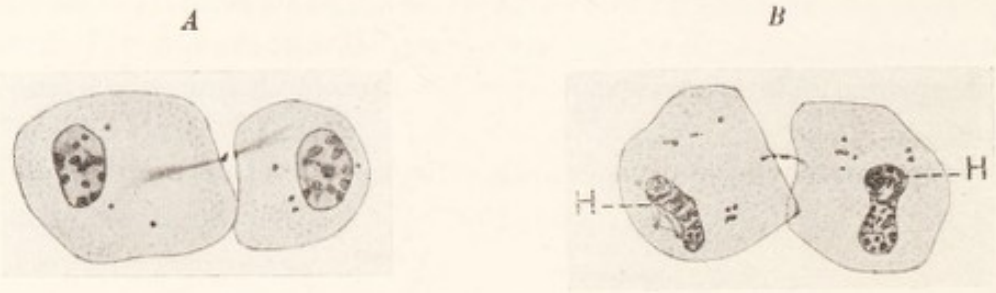


Figure 16. — Anaphase de la division du spermatocyte de premier ordre chez la Salamandre (d'après Champy).

la spermatogonie secondaire, ne diffère en rien d'une mitose ordinaire ; elle n'est plus réductionnelle, elle est équationnelle. Les prophase, métaphase, anaphase, télophase se succèdent suivant le cycle habituel, et il n'y a pas lieu de s'y arrêter davantage. Il nous suffira de mentionner que tous les chromosomes, y compris l'hétérochromosome, se clivent longitudinalement, et se répartissent par moitiés dans chaque cellule-fille. Chacune de celles-ci reçoit aussi, comme dans toute mitose cellulaire, sa part des mitochondries et du cytoplasme, et chacune renferme un idiosome.

On appelle spermatides les cellules nées de la division du spermatocyte II. Chaque spermatogonie secondaire, après avoir franchi le stade spermatocyte de premier ordre et subi deux divisions successives, donne naissance à quatre spermatides. Celles-ci ne se diviseront plus ; chacune d'elles va se transformer en un spermatozoïde ; la maturation des produits sexuels mâles est alors achevée et les deux divisions qui la préparent portent le nom de divisions de maturation.

De même que les deux spermatocytes II n'avaient pas une formule chromosomiale identique, de même les quatre spermatides sont inéquivalentes : deux d'entre elles se sont partagé l'hétérochromosome, les deux autres en sont dépourvues. *Il existe donc un dimorphisme cytologique des spermatides, et par conséquent un dimorphisme des spermatozoïdes* (fig. 17 *a* et *b*).



Figures 17 a et b. — Quatre spermatides provenant de la division des deux spermatocytes de second ordre, chez l'homme (d'après de Winiwarter). *A*, deux spermatides sans hétérochromosomes, achevant de se diviser ; *B*, deux spermatides contenant chacune l'hétérochromosome *H*.

e) ***Transformations des spermatides ; histogénèse des spermatozoïdes.*** — L'histogénèse des spermatozoïdes, bien que très délicate en raison de la petitesse de l'objet, est aujourd'hui bien connue, grâce surtout aux recherches de Meves confirmées et étendues par Benda, Duesberg, Schreiner, Leplat, et bien d'autres encore.

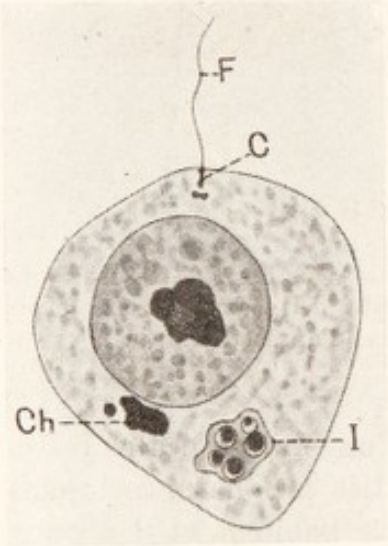


Figure 18. — Spermatide de cobaye (d'après Meves). *C*, centrosomes ; *Ch*, corps hromatoïde ; *F*, flagellum ; *I*, idiosome.

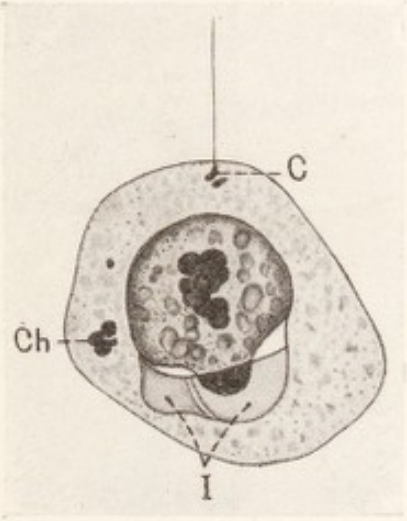
Chaque spermatide se compose d'un noyau, réticulé, à membrane nette, et d'un corps cytoplasmique renfermant des mitochondries, l'idiosome avec ses deux centrosomes et généralement un corps chromatoïde.

Chacun de ces éléments évolue de façon très caractéristique (fig. 18 à 24). Les centrosomes quittent l'idiosome et se placent dans le cytoplasme de telle sorte que l'un d'entre eux, désigné comme proximal, soit contre le noyau, tandis que l'autre, distal, en reste éloigné. Bientôt le centrosome proximal s'accole à la membrane nucléaire, la refoule légèrement, et s'aplatit en un petit disque. En même temps, le centrosome distal se divise en deux fragments : l'un profond, l'autre qui reste superficiel (fig. 18). Du premier part un mince flagellum, dont il est en réalité le corpuscule basal (Henneguy), et qui se projette hors de la cellule (fig. 21 à 23) ; le second prend la forme d'un anneau dans lequel passe le flagellum ; la distance qui les sépare, courte d'abord, s'agrandit dans la suite jusqu'à prendre les dimensions du premier segment de la queue (fig. 23, 24).

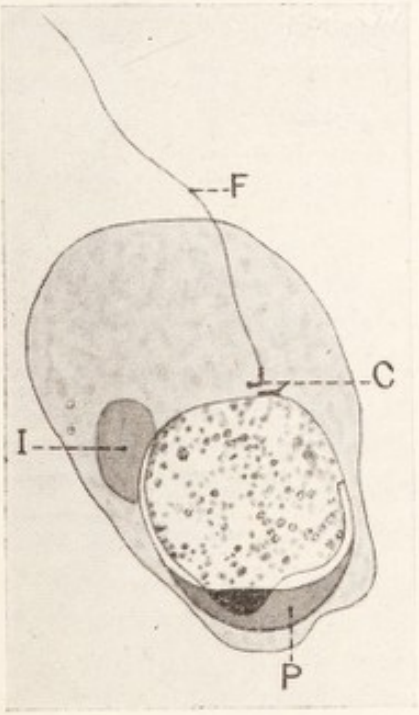
Le noyau s'allonge et s'effile ; il devient homogène et se colore vivement par les réactifs appropriés (fig. 24).

L'idiosome, pendant ce temps, évolue de façon assez inattendue (fig. 18 à 21). Il s'accroît d'abord, puis s'éclaircit en son centre comme s'il y subissait une transformation hyaline ; celle-ci peut s'opérer d'abord en de petites plages disséminées, qui confluent ensuite (cobaye). Un grain, très colorable par l'hématoxyline occupe le centre de la masse hyaline ; il peut aussi provenir de la confluence de grains plus petits. On en ignore l'origine ; certains le dérivent du centrosome de la spermatide (Champy), mais cette filiation est loin d'être établie.

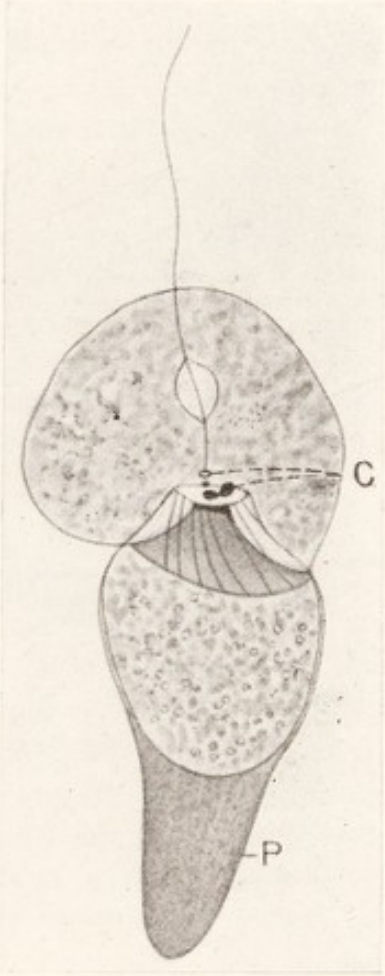
Quoi qu'il en soit l'idiosome, composé



19



20



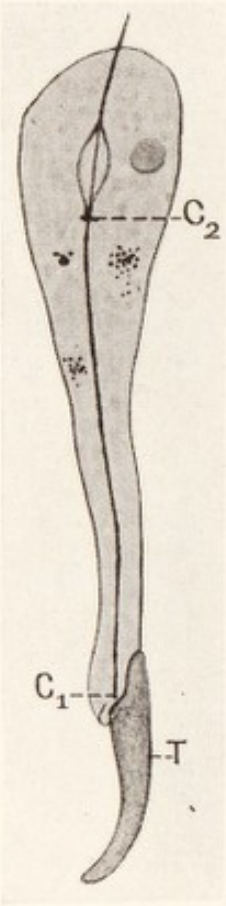
21

Figures 19 à 21. — Trois stades de l'histogénèse des spermatozoïdes chez le cobaye (d'après Meves). *P*, perforateur. Pour le reste même légende que fig. 18.

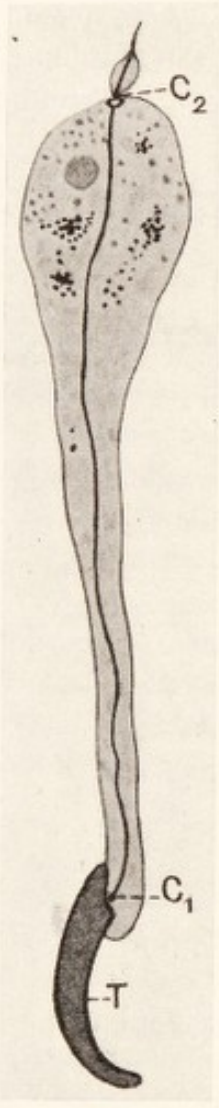
de ses trois parties : corticale, moyenne et centrale (fig. 19) s'applique contre le pôle du noyau diamétralement opposé au centrosome proximal, et s'étale sur lui comme pour le coiffer. Mais, en même temps, sa couche corticale se sépare du reste, se ramasse en une boule homogène qui rentre dans le cytoplasme et y restera jusqu'aux dernières phases de la spermatogénèse. Le

corpuscule central, d'autre part, se fixe sur la membrane nucléaire, figurant une sorte de bouton superficiel, qui parfois persiste en cet état et prend alors le nom d'acrosome (Lenhossek). Dans d'autres espèces, il s'étale tellement contre la membrane du noyau, qu'il ne fait plus que l'épaissir légèrement et finalement ne s'en distingue plus (fig. 21). Enfin, la partie hyaline coiffe en doigt de gant toute la partie du noyau au contact de laquelle elle se trouve, et prend peu à peu la forme et l'aspect du perforateur.

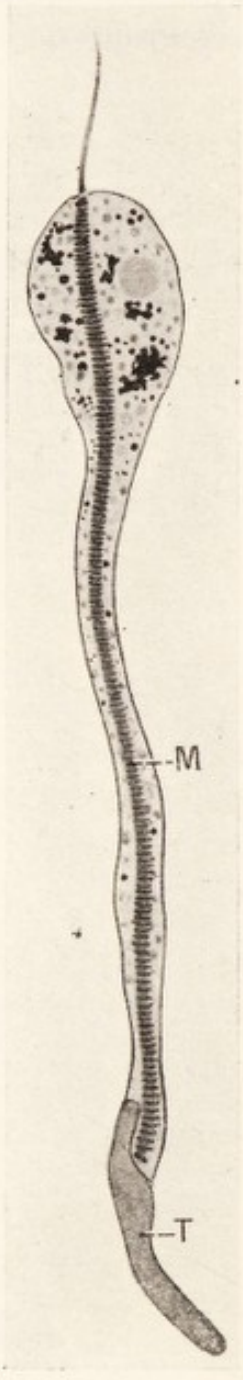
Quant au cytoplasme (fig. 20 à 24), il s'allonge, tout comme le noyau,



22



23



24

Figures 22 à 24. — Trois stades plus avancés de l'histogénèse des spermatozoïdes chez le rat (d'après Duesberg). C^1, centrosome proximal ; C^2, centrosome distal en anneau ; *M*, gaîne mitochondriale ; *T*, tête.

mais il ne le fait que du côté centrosomial, s'étendant ainsi le long du flagellum, futur filament axile du spermatozoïde, et dénudant au contraire l'idiosome et la partie du noyau coiffée par lui ; c'est à peine même s'il en reste une mince pellicule sur le restant de la surface nucléaire ; en général on ne la voit pas, et son existence est plutôt un postulat qu'un fait d'observation. Sur ces

entrefaites, le flagellum est devenu très long ; le cytoplasme en engaine toute la partie proximale, lui formant un manchon renflé en massue à son extrémité (fig. 23-24) ; sa gaine propre s'est différenciée, et l'isole par une ligne nette de ce manchon. Une bonne partie des mitochondries du cytoplasme se disposent en une ligne spiralée autour du flagellum ; un peu d'hyaloplasme forme au col et au premier segment de la queue leur gaine externe et ce qui subsiste du cytoplasme avec les restes des mitochondries, de l'idiosome et du corps chromatoïde, se détache et dégénère dans la lumière du tube ou de l'ampoule séminifère.

Dans certaines espèces, le centrosome proximal et le segment proximal du centrosome distal se fragmentent, quelques fins filaments les réunissent dans l'axe du col, mais ce sont là des détails d'importance très secondaire.

La description qui vient d'être résumée repose sur l'étude de la spermatogénèse des Amphibiens, des Sélaciens, des Mammifères, où les images sont claires et l'analyse relativement facile. Elle est sans aucun doute applicable à tous les Vertébrés, avec de légères variantes ; c'est ainsi que chez les Téléostéens dont les spermatides et les spermatozoïdes sont très petits, la pièce intermédiaire de la queue est fort courte, et la gaine mitochondriale n'est représentée que par deux ou trois granulations placées au niveau de l'insertion du flagellum (Duesberg).

OOGÉNÈSE ET MATURATION DE L'OOCYTE

Les débuts de l'oogénèse sont exactement semblables à ceux de la spermatogénèse : les *oogonies* ne diffèrent en rien par leur aspect des spermatogonies ; elles se multiplient aussi et il y a lieu d'en distinguer de primaires et de secondaires. En général pourtant, il n'y a d'oogonies primaires que pendant la vie embryonnaire et leur période de prolifération est passée longtemps avant la puberté. Mais il y a de nombreuses exceptions, même chez les Mammifères (P. Gérard). Le seul caractère distinctif important entre oogonies et spermatogonies — et encore sa généralité attend-elle une démonstration formelle — est que la formule chromosomiale de leurs noyaux n'est pas la même. Selon toute probabilité, il est pair dans le sexe femelle, et plus élevé d'une unité que dans le sexe mâle. L'oogonie secondaire, comme la spermatogonie, ne se divise plus ; elle va s'accroître et entrer dans la période dite de *l'oocyte de premier ordre* ou oocyte I, et c'est alors qu'apparaissent des caractères nouveaux, spécifiques du sexe femelle.

a) ***Période d'accroissement ; évolution de l'oocyte de premier ordre.*** — Au début, cette évolution est exactement la même que celle du spermatocyte I : le cytoplasme s'accroît un peu, et au sein du noyau se succèdent, dans le même ordre et avec le même résultat, les stades leptotène, pachytène et diplotène. Seulement, il n'y a pas ici d'hétérochromosome et il y a une paire de filaments chromatiques en plus (de Winiwarter, Lams, etc.) ; les images sont donc plus simples et plus claires (fig. 6, 7, 10).

Ce n'est là que le début ; il caractérise ce que l'on peut appeler la période de petit accroissement, par opposition à celle du grand accroissement (Grégoire) qui va commencer et qui est exclusivement caractéristique de l'oocyte. La première, en effet, est un phénomène biologique de portée générale : elle est la préparation aux divisions de maturation ; mais dans la seconde, l'oocyte élabore son deutoplasme ; il fonctionne comme une cellule glandulaire, qui fabrique aux dépens de matériaux venus de l'extérieur, les produits variés : graisses, lécithines, etc., qui formeront la réserve nutritive de l'embryon. Sa durée et son importance varieront donc dans les œufs oligolécithiques, lécithiques et télolécithiques.

Nous examinerons successivement ce qui se passe dans le noyau et dans le corps cytoplasmique.

Changements nucléaires. — Le noyau grandit beaucoup ; il prend rapide-

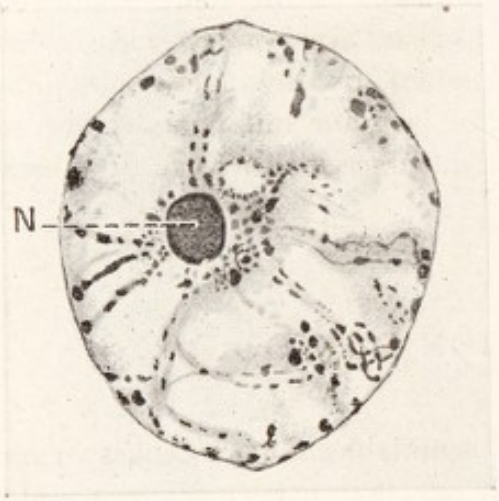


Figure 25. — Vésicule germinative d'un oocyte de chat pendant son accroissement (d'après de Winiwarter). *N*, nucléole.

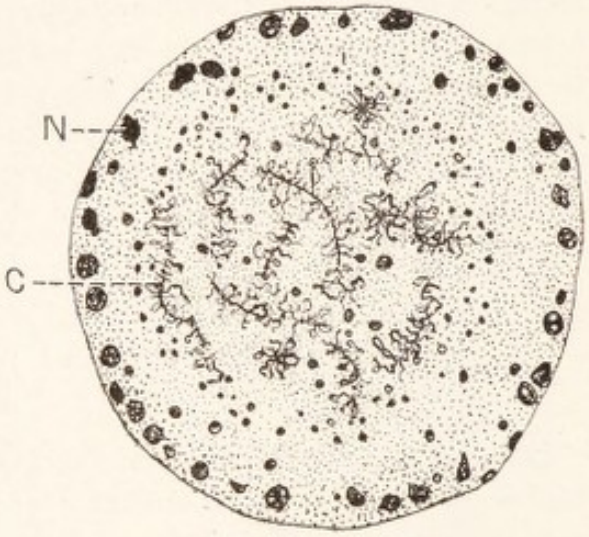


Figure 26. — Vésicule germinative d'un oocyte d'Axolotl (d'après Carnoy et Lebrun). *C*, chromosomes en goupillons ; *N*, nucléoles.

ment l'aspect d'une vésicule turgescente, remplie d'un suc abondant et clair. C'est ce que les anciens embryologistes ont appelé vésicule germinative. Dans ce suc les groupes chromosomiaux appariés (diplotènes) se dispersent, puis se disloquent ; leurs éléments s'anastomosent entre eux, et dans tous les œufs oligolécithiques, la chromatine se répand finalement sur un réseau à mailles lâches formées de trabécules anastomosés ; la vésicule germinative ainsi constituée, renferme toujours un ou plusieurs gros nucléoles (fig. 25). On voit qu'elle ne diffère guère que par son volume d'un noyau ordinaire, au stade dit de repos. Certains auteurs ont voulu retrouver dans le réseau chromatique des traces des chromosomes appariés, mais il faut reconnaître qu'aucun fait démonstratif n'appuie cette opinion qui reste purement théorique.

Dans les gros œufs lécithiques et télolécithiques (Amphibiens, Poissons, Reptiles, Oiseaux), la vésicule germinative offre des aspects curieux, décrits

d'ailleurs depuis longtemps. Elle devient très grande, souvent visible à la loupe, et fort turgescente. Les groupes diplotènes de chromosomes sont disséminés sans ordre ; leur appariement tend souvent à disparaître, ou est en tout cas moins marqué (fig. 26) ; de plus, ils s'allongent, s'amincissent, se contournent et surtout se hérissent de prolongements barbelés qui leur donnent des formes bizarres, en goupillon, en barbes de plume. On a décrit semblables aspects dans une foule d'œufs appartenant aux espèces les plus diverses (Born, Rückert, Carnoy et Lebrun, Helen D. King, Sonnenbrodt, Van Durme, Lams, etc.). Leur colorabilité par les réactifs diminue, ou parfois disparaît. En même temps des nucléoles, fort colorables, apparaissent en nombre plus ou moins grand dans l'aire nucléaire ; il semble qu'ils aient absorbé la chromatine des chromosomes (Carnoy et Lebrun). Dans la suite

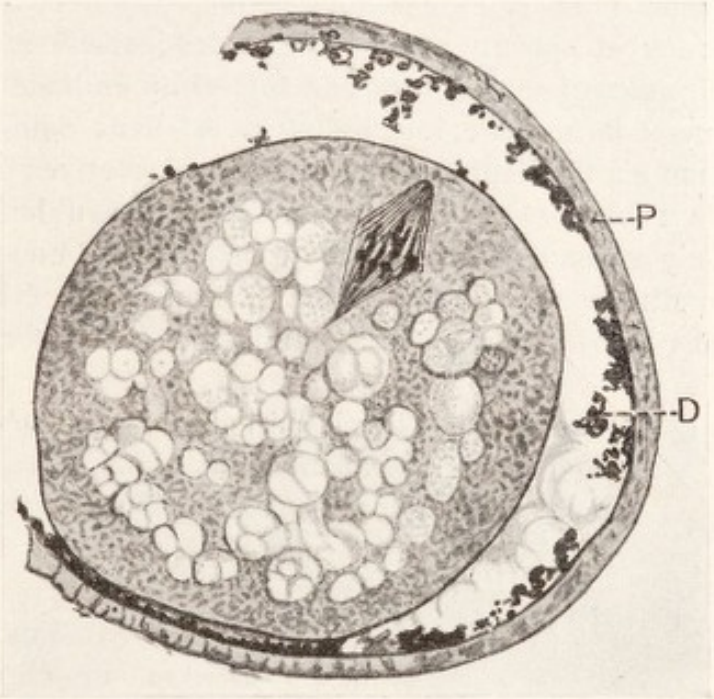


Figure 27. — Première mitose de maturation de l'oocyte de Vesperugo noctula (d'après O. Vander Stricht). *D*, résidus de deutoplasmolyse ; *P*, membrane pellucide.

les filaments barbelés deviennent de plus en plus indistincts ; peut-être disparaissent-ils totalement, peut-être (Van Durme) en subsiste-t-il des fragments ; peut-être encore (Rückert et autres) persistent-ils entiers bien que l'examen microscopique ne les décèle que de façon confuse. La question n'est pas tranchée, et il est incontestable que beaucoup d'auteurs se sont laissé influencer dans leur interprétation, par des idées préconçues. Le fait positif est que, aux derniers stades de l'accroissement de la vésicule germinative, on ne voit plus les chromosomes ou on n'en distingue que de faibles traces.

Quoi qu'il en soit, quand l'oocyte a atteint sa taille définitive, quand est achevée sa deutoplasmogénèse, la vésicule germinative, quels que soient sa forme et son aspect, se rapproche de plus en plus du pôle supérieur de l'œuf ; sa membrane se flétrit comme si le suc qu'elle contient s'épanchait dans le

cytoplasme ambiant, et dans cet espace restreint, les chromosomes reparaissent vivement colorables, avec la forme qu'ils avaient au début du grand accroissement, et en nombre identique. Les anneaux, les X, les V, semblables à ceux des spermatocytes, se rassemblent en une plaque occupant l'équateur d'un petit fuseau de division tout proche du pôle supérieur de l'œuf. Ainsi se constitue la métaphase de la première figure de maturation (division réductionnelle). La plaque équatoriale est petite (fig. 27), le fuseau court, orienté soit radiairement, soit obliquement ou même tangentiellement à la surface ; en outre, détail important, on ne trouve presque jamais de centrosomes à ses pôles, et par suite, les asters sont nuls ou très réduits. L'Amphioxus, parmi les Chordés, fait peut-être seul exception à cette règle (O. Vander Stricht).

Les chromosomes de la plaque équatoriale réductionnelle sont-ils formés de novo, aux dépens des nucléoles dont la disparition coïncide avec leur apparition (Carnoy et Lebrun) ; sont-ils ceux des jeunes oocytes redevenus colorables et par conséquent visibles par la technique histologique ? On ne sait au juste, mais la seconde interprétation est sans doute partiellement vraie. La question n'a d'ailleurs qu'une importance relative : tant de fois pendant la vie de l'oogonie ses chromosomes ont perdu leur individualité effective, qu'il n'y a rien d'étonnant à ce qu'ils le fassent une fois de plus.

La formation du premier fuseau de maturation annonce la fin du stade oocyte de premier ordre ; celui-ci va se diviser en deux oocytes de second ordre.

Changements cytoplasmiques. — Dès la période du petit accroissement, et même probablement dans l'oogonie, le cytoplasme contient un corps assez semblable à l'idiosome du spermatocyte, désigné souvent sous le nom de corps vitellin de Balbiani ; Henneguy l'a décrit et figuré dans l'oocyte d'une série de Vertébrés et bien d'autres auteurs encore en ont fait l'objet de leurs recherches (Mlle Loyez, O. Vander Stricht et plusieurs de ses élèves). Il est admis actuellement, que cet organe est un centrosome, composé d'une couche corticale parfois irradiée à sa périphérie et renfermant un ou deux corpuscules centraux. En rapport étroit avec l'un des pôles du noyau, cette sphère occupe la partie la plus large d'un amas de mitochondries disposées en un croissant dont les cornes s'élèvent le long de la surface nucléaire (fig. 28). En raison du rôle important que joue ce croissant dans la deutoplasmogénèse, on l'a appelé croissant vitellogène (O. Vander Stricht, Lams, etc.). Ainsi composé, le jeune oocyte est très nettement polarisé suivant un axe passant par le noyau et la partie la plus épaisse du croissant (fig. 28) ; on pourrait lui décrire un hémisphère nucléaire et un hémisphère vitellogène. A ce caractère s'en ajoute un autre, tout aussi important, comme on le verra par la suite, mais qui n'a encore été observé que fort rarement dans les tout jeu-



Figure 28. — Oocyte de cobaye avant le grand accroissement (d'après O. Vander Stricht). *C*, centrosome et croissant mitochondrial ; *F*, cellules folliculeuses.

nes stades. Chez les Oiseaux (Barthelmez), l'oocyte dès que commence son accroissement, est non seulement polarisé (fig. 31), mais encore symétrique bilatéral. Vu sur le vivant ou sur des coupes, par son pôle nucléaire, on constate (fig. 32) que l'équateur n'est pas un cercle, mais un ovale et que le noyau est un peu plus proche d'une de ses extrémités que de l'autre. Un seul plan, passant par les pôles (nucléaire et vitellogène) et par le grand axe de l'équateur peut donc diviser l'oocyte en deux moitiés symétriques. Cette observation, pour être isolée, n'en est pas moins digne d'être retenue.

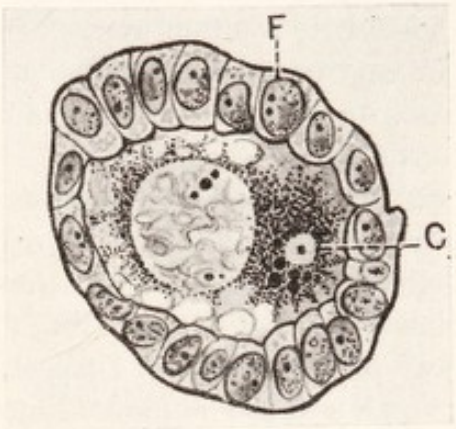


Figure 29. — Oocyte de cobaye au début du grand accroissement (d'après O. Vander Stricht). *C*, centrosome ; *D*, deutoplasme ; *F*, cellules folliculeuses.

Pendant ce petit accroissement la structure cytoplasmique de l'oocyte ne change guère, mais dès la disparition de la centrotaxie dans le noyau et les débuts de la transformation de ce dernier en une vésicule germinative, la période de grand accroissement commence, au bout de laquelle l'œuf aura acquis ses dimensions définitives. La quantité de protoplasme augmente, mais c'est la deutoplasmogénèse, qui dans tous les œufs, même oligolécithiques, est

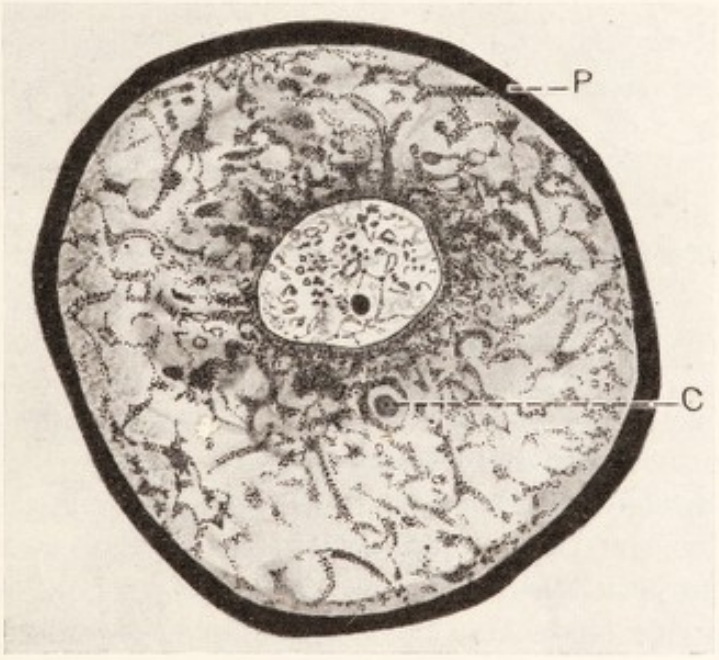


Figure 30. — Oocyte de femme ayant achevé son accroissement (d'après O. Vander Stricht). *C*, centrosome ; *P*, zone pellucide. Dans le cytoplasme, travées mitochondriales et deutoplasme.

la manifestation essentielle de l'activité cellulaire. Si par les traits importants de son évolution, la deutoplasmogénèse revêt des aspects assez uniformes chez les Vertébrés, dans le détail de ses modalités, elle diffère pour

chaque espèce (Mlle Loyez, O. Vander Stricht, Lams, R. Vander Stricht, Van Durme, etc.). Le premier processus que l'on observe est une dislocation du croissant vitellogène, dont les éléments, tout en se multipliant, se dispersent dans le cytoplasme ; une partie d'entre eux cependant, s'amassent sur toute la surface de l'œuf en une mince couche corticale (fig. 29 et 30).

Le centrosome se fragmente, et généralement disparaît rapidement sans laisser de traces. Parfois cependant, ses fragments épars persistent longtemps (Chat, R. Vander Stricht).

En même temps, les premières gouttelettes ou granulations deutoplasmiques apparaissent dans la région primitivement occupée par le croissant vitellogène et leur accumulation à cet endroit rend plus visible encore la polarité de l'oocyte (fig. 29). Puis le deutoplasme poursuit sa formation et prend progressivement l'aspect, la composition et la répartition topographique qu'il a dans l'œuf mûr. Nous ne pouvons entrer dans le détail de ces faits qui varient pour ainsi dire d'espèce à espèce.

Nous insisterons cependant sur quelques points qui offrent un intérêt particulier. Le grand accroissement du cytoplasme n'est pas seulement une

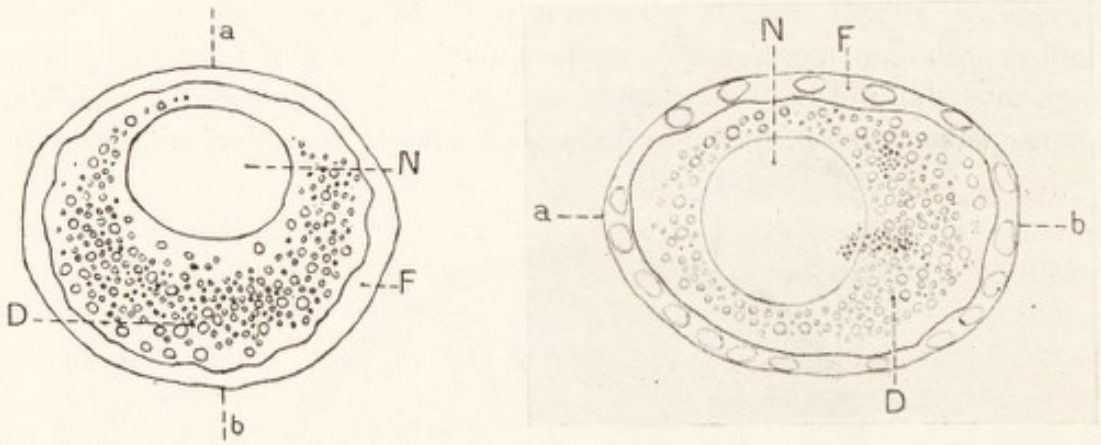


Figure 31 et 32. — Oocytes de pigeon au début de la période d'accroissement (d'après Barthelmez). *D*, deutoplasme ; *F*, cellules folliculeuses ; *N*, noyau. Fig. 31 est une vue latérale. *a-b*, axe vertical allant du pôle supérieur au pôle inférieur. Fig. 32, l'œuf est vu par son pôle supérieur. *a-b*, plan de symétrie bilatérale.

deutoplasmogénèse. Le protoplasme augmente aussi en quantité dans des proportions considérables ; il se pourrait qu'il acquière des *qualités* nouvelles car l'œuf, nous le verrons, est le siège d'un complexe de potentialités évolutives qui ne sont pas uniformément réparties dans toute sa masse. Il est extrêmement probable que c'est au stade d'oocyte I que ces localisations s'ébauchent et que le dynamisme ontogénétique s'organise. Mais comme le microscope ne nous en révèle rien et comme l'expérimentation n'a pas encore eu prise sur l'œuf ovarien, l'un des grands problèmes de l'embryologie reste et restera longtemps encore sans solution.

Pendant cette évolution du protoplasme, le chondriome, représenté par des mitochondries, se développe aussi, et dans les mêmes proportions. Les mitochondries se multiplient-elles par division ou par néoformation ? La question a été résolue, selon les auteurs, dans un sens ou dans l'autre, voire dans les

deux à la fois. Les mitochondries sont d'ailleurs, selon toute vraisemblance, des produits intermédiaires entre le protoplasme pur, amorphe et les éléments figurés du deutoplasme (Prenant et d'autres) et les deux modes de prolifération doivent se rencontrer côte à côte. Au fur et à mesure que l'œuf grandit, de nombreuses mitochondries se transforment directement ou indirectement en grains, en granules ou en gouttelettes vitellines. Ce qui en subsiste, à la fin de la deutoplasmogénèse est naturellement accumulé dans les parties supérieures de l'œuf, riches en protoplasme indifférencié ; on les retrouve aux mêmes endroits, après la fécondation et même dans les blastomères (Meves, Duesberg, Levi).

Enfin pour que l'élaboration deutoplasmique soit possible, il faut que l'œuf puise, dans le milieu ambiant, c'est-à-dire dans le sang maternel, les matériaux nécessaires. Nulle part il n'y a contact direct entre l'endothélium vasculaire et la surface de l'œuf ; une ou plusieurs couches de cellules folliculeuses s'interposent entre eux qui, servant en quelque sorte de filtre, laissent passer certaines substances et en interceptent d'autres ; nos connaissances sur ce point sont malheureusement encore très fragmentaires.

Nous ne dirons qu'un mot des enveloppes de l'œuf ; elles ne font jamais défaut. Outre la membrane pellucide de l'œuf des Mammifères (fig. 30) et la couche d'albumen revêtue d'une coquille calcaire de l'œuf des oiseaux, qui sont connues de tous, il existe des gangues, des coques, des gaines, infiniment variées dans leur aspect et dans leur composition. Leur description ne peut trouver place ici et nous nous bornerons à dire que d'une façon générale, ces enveloppes sont de deux sortes : les unes sont des produits de l'œuf lui-même, des différenciations de sa couche corticale : telle la fine membrane vitelline directement appliquée sur le cytoplasme et qui ne manque à aucun œuf, telle encore, peut-être, la zone pellucide chez les Mammifères ; les autres sont secrétées par les cellules folliculeuses ou par des glandes spéciales de l'oviducte après la ponte interne : glandes albumineuses, glandes coquillières, etc. Ces enveloppes sont parfois percées d'un micropyle, étroit canal destiné à livrer passage au spermatozoïde lors de la fécondation ; mais ces micropyles sont plus rares qu'on ne le croyait il y a quelques années. Il en existe sûrement un chez les Myxinoïdes, mais ailleurs il semble que le perforateur, aidé des mouvements vibratoires du spermatozoïde, suffise à la tâche.

b) ***Division de l'oocyte de premier ordre ; formation des oocytes de second ordre.*** — La position du premier fuseau de division réductionnelle (première mitose de maturation), sa brièveté, l'absence presque complète d'asters, font que la cytodiérèse de l'oocyte I est très inégale (fig. 27 et 33). Elle ne fait que détacher de la surface de la cellule une petite masse de cytoplasme entraînant avec elle la partie externe du fuseau. En revanche, la division nucléaire est parfaitement égale ; tout comme dans le spermatocyte I, les chromosomes appariés se séparent et émigrent vers les pôles ; chacun des noyaux-filles est par conséquent réduit numériquement à la moitié du nombre normal des chromosomes. Leur équivalence est même plus grande que dans la spermatogénèse, puisqu'il n'y a pas d'hétérochromosome.

Il résulte de tous ces faits que les deux oocytes de second ordre, égaux par leur formule chromosomiale, sont au contraire très différents par leur composition cytoplasmique. L'un a conservé pour lui presque tout le protoplasme et tout le deutoplasme ; l'autre n'est qu'un grumeau, d'une taille infime par rapport à son congénère. Les premiers embryologistes l'ont appelé globule polaire ou corps résiduel, et ce nom lui a été conservé jusqu'aujourd'hui.

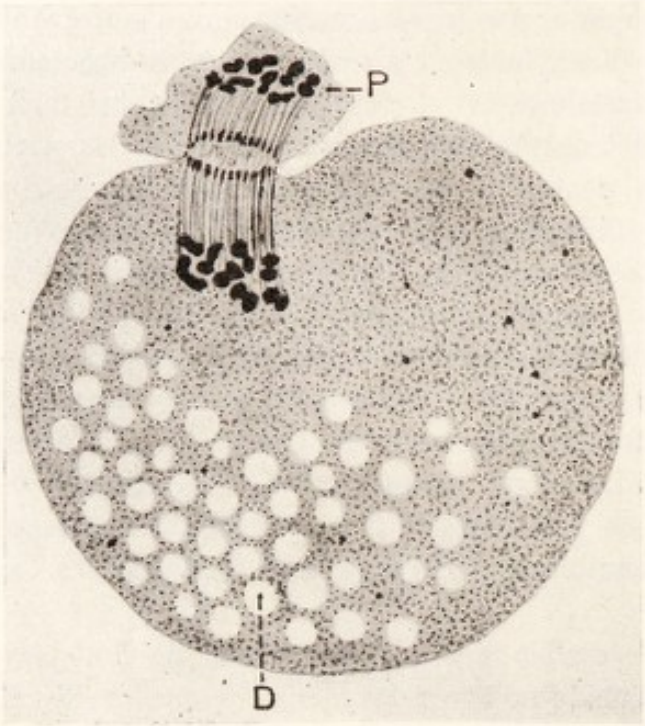


Figure 33. — Formation du premier globule polaire dans l'oocyte de cobaye (d'après H. Lams). *P*, globule polaire ; *D*, deutoplasme.

c) ***Division des oocytes de second ordre ; formation de l'œuf mûr et du second globule polaire.*** — Sans phase de repos, c'est-à-dire sans reconstitution préalable du noyau, la série des chromosomes restés dans le grand oocyte de second ordre et qui montraient déjà les traces d'une fissuration longitudinale, se disposent en une nouvelle plaque équatoriale dans un fuseau de division semblable au premier, mais habituellement plus petit encore et toujours radiairement orienté (fig. 34). C'est le prélude de la seconde division de maturation, ou division équationnelle ; au point de vue chromatique, elle est identique à celle qui, dans la spermatogénèse, donne naissance aux spermatides : chaque chromosome se divise en deux moitiés, qui émigrent chacune vers l'un des pôles, comme dans une mitose quelconque. Au point de vue cytoplasmique elle est inégale tout comme la division réductionnelle ; un second globule polaire se forme, aussi petit que le premier, et dans l'œuf proprement dit, à peine diminué de volume, un noyau, ou pronucleus

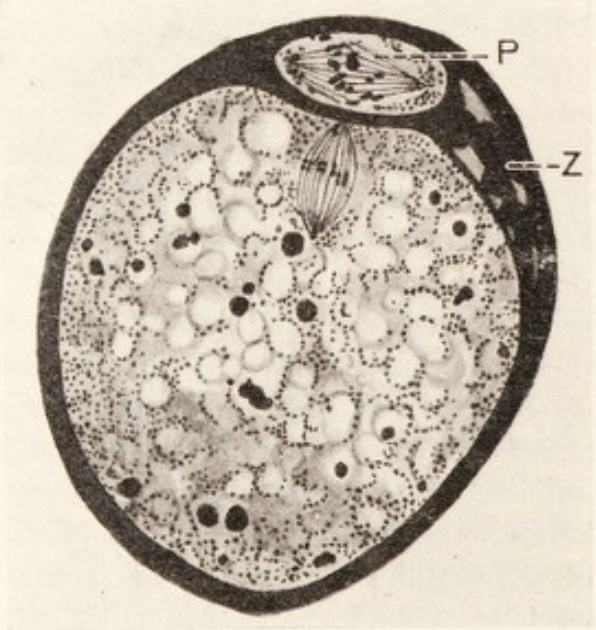


Figure 34. — Deuxième mitose de maturation dans l'œuf de Vesperugo noctula (d'après O. Van der Stricht). *P*, premier globule polaire ; *Z*, zone pellucide.

femelle se reconstitue aux dépens des chromosomes. Il a dès ce moment la composition définitive de l'œuf mûr.

En même temps le premier globule polaire se divise également ; ou plus exactement, il tente de le faire, car bien souvent cette tentative échoue et il dégénère avant de l'avoir menée à bien ; quant au second, il subit le même sort à plus ou moins brève échéance.

En résumé, l'oocyte I par deux divisions successives a donné naissance, d'abord à deux oocytes de second ordre, puis, pour employer une terminologie analogue à celle de la spermatogénèse, à quatre ootides ; la première division est réductionnelle, la seconde équationnelle. Mais trois des ootides sont rudimentaires et abortives (Giard, Ed. Van Beneden), la quatrième est l'œuf mûr.

Les dernières phases de la maturation de l'œuf ne se font pas dans l'ovaire ; l'œuf est pondu au moment où le second fuseau de maturation s'organise, et c'est en général à ce moment qu'il est fécondé. S'il ne l'est pas, il reste en état immature et meurt. Il en résulte que, du moins chez les Vertébrés, tout œuf ayant la composition complète de l'œuf mûr, c'est-à-dire possédant un noyau à l'état de pronucleus femelle, renferme aussi, dans son cytoplasme, un spermatozoïde. Nous aurons l'occasion de revenir sur ce point, dans le chapitre traitant de la fécondation.

QUESTIONS CONTROVERSÉES RELATIVES A LA MATURATION DES PRODUITS SEXUELS

La description du spermatozoïde et de l'œuf mûr, et celle de la spermatogénèse et de l'oogénèse, telles que nous les avons données, sont purement morphologiques, tendaient avant tout à montrer la généralité absolue de tous les processus importants et à établir l'homologie complète des cellules sexuelles mâles et femelles chez tous les Vertébrés et même, par extension, chez tous les Métazoaires.

Le fait dominant qui, pour ainsi dire à lui seul, détermine cette homologie, est la réduction numérique des chromosomes au cours de la maturation. Découvert en 1883 par Ed. Van Beneden, il est aujourd'hui définitivement acquis à la science, et sa portée a été étendue à l'ensemble des êtres vivants. L'une de ses conséquences les plus importantes est que, le spermatozoïde et l'œuf mûr n'étant au point de vue nucléaire que des demi-cellules, leur union dans la fécondation fera de l'œuf fécondé ou zygote une cellule complète, dont la formule chromosomiale sera celle de toutes les cellules somatiques de l'espèce, en même temps que de ses spermatogonies et de ses oogonies.

Or, la réduction chromatique des gamètes et la composition du zygote ont eu sur la marche des idées et l'orientation des recherches d'embryologie une influence considérable. Il en est sorti deux théories qui, à la vérité, sont étroitement dépendantes et qui même se complètent jusqu'à un certain point : ce sont la théorie de la permanence et de la continuité des chromosomes et celle qui considère ces derniers comme le substratum matériel des tendances héré-

ditaires. La première a été ébauchée par Ed. Van Beneden, dont les découvertes lui donnent en quelque sorte sa raison d'être ; elle a été développée plus tard par Boveri, C. Rabl, O. Hertwig, Grégoire et a rallié à leur suite un grand nombre d'auteurs. A la seconde sont attachés les noms de Strasburger et d'O. Hertwig, mais nombreux sont aussi ceux qui ont contribué à la consolider et à en tirer d'importantes conséquences biologiques (Janssens, T. H. Morgan, etc.).

Ces théories sont critiquables et ont été critiquées ; il importe donc de les examiner plus attentivement et de discerner ce que, à notre avis, elles ont de fondé comme ce qu'elles ont d'exagéré.

La théorie de la permanence veut que les chromosomes, dont la forme et le nombre sont constants dans toutes les mitoses qui se succèdent au cours de la vie d'une cellule, aient une existence individuelle, soient des organites de la cellule, et conservent même leur individualité dans le noyau à l'état de repos cinétique. On conçoit dès lors combien il était séduisant pour ceux qui, avec Naegeli, Weismann et d'autres font des tendances héréditaires l'attribut d'éléments figurés ou d'un plasma spécifique : micelles, idioplasme, etc., de loger ces éléments ou de situer ce plasma dans les parties de la cellule qui paraissent les plus immuables et qui jouent, dans les phases importantes de la vie cellulaire et sexuelle, un rôle que l'observation microscopique met aisément en évidence. Certains spécialistes de l'hérédité, et tout récemment T. H. Morgan, ont développé cette conception jusque dans ses plus extrêmes limites, en admettant que non seulement chaque chromosome porte en lui un lot déterminé de propriétés héréditaires, mais encore qu'il y existe des différences régionales, qu'il se compose de territoires à potentialités particulières dont chacun agit comme facteur provoquant l'apparition d'un ou de plusieurs caractères.

Ces théories, si elles ont servi de point de départ à des considérations lointaines, dont la nature purement spéculative ne peut retenir ici notre attention, ont aussi séduit beaucoup de savants d'esprit positif qui y voient une interprétation rationnelle, à peine quelque peu audacieuse, des faits d'observation. Les arguments objectifs qu'on peut invoquer en leur faveur sont, en effet, très sérieux : constance du nombre et même de la forme et de la taille des chromosomes, dans toutes les mitoses d'une espèce animale déterminée et spécialement dans celles des spermatogonies et des oogonies ; analogie frappante des phénomènes dans le règne animal et dans le règne végétal ; maturation des produits sexuels dans laquelle le nombre des chromosomes de la cellule-souche est toujours exactement réduit de moitié ; absence de cette réduction dans de nombreux cas de parthénogénèse naturelle ; présence indiscutable, dans l'œuf fécondé, des chromosomes paternels et maternels et maintien fréquent de leurs caractères et de leur groupement distinctifs pendant les premières phases de la segmentation ; commodité de la théorie chromosomiale pour l'explication des aspects de l'hérédité mendélienne ; découverte, enfin, de l'hétérochromosome et de son association intime au mécanisme de la détermination du sexe.

Ces faits — et on en pourrait citer bien d'autres encore — forment un

ensemble imposant dont il serait vain de méconnaître la valeur, et si le mécanisme de la réduction chromatique dans les cellules sexuelles est bien tel qu'il a été décrit dans les pages qui précèdent, il est évidemment de nature à accréditer la théorie qui voit dans les chromosomes des organites essentiels pour l'accomplissement de la fonction ontogénétique de l'œuf fécondé.

Il est parfaitement exact que le fait même de la réduction importe plus que le processus par lequel elle se réalise (Henneguy), mais si cependant ce processus est uniforme et constant, s'il rend intelligibles les conséquences de la réduction et leur donne un sens, sa portée s'élève, puisqu'il devient explicatif, partiellement tout au moins, au lieu de rester purement descriptif. Il importe donc de savoir si on est légitimement autorisé à admettre comme démontrées cette uniformité et cette constance sans lesquelles la réduction reste une énigme.

En réalité, il s'en faut que tous les observateurs soient arrivés à des résultats concordants. Nous ne citerons que pour mémoire la réduction du type purement weismannien que certains auteurs avaient cru observer (Rückert, Häcker, Goldschidt) et qui est actuellement tombée dans l'oubli. D'autres, et spécialement Meves et Duesberg, ne voient dans les phases que nous avons considérées comme des étapes de l'appariement des chromosomes, qu'une préparation un peu spéciale à une mitose ordinaire : les anses jumelles ne résulteraient pas d'un accolement longitudinal des chromosomes mais bien au contraire de la fissuration habituelle des éléments chromatiques avant toute karyocinèse. Une mitose réductionnelle, pour eux, ne différerait guère d'une mitose normale que par le fait, extraordinaire mais inexplicable, que le noyau ne se résoud qu'en un nombre de chromosomes moitié moindre que la normale. S'il en était ainsi, le problème du mécanisme de la réduction ne se poserait plus. Mais il n'y a pas lieu de se résigner à cette conclusion négative ; d'autres auteurs, travaillant sur des objets analogues à ceux de Meves et de Duesberg, ont reconnu des stades qui leur avaient échappé et replacé la question sur son véritable terrain.

Nous pensons que, dans l'état actuel de nos connaissances, on doit admettre que la réduction chromatique se prépare, dans l'oocyte et dans le spermatocyte, par un processus que l'on peut désigner sous le nom de conjugaison ou d'appariement des chromosomes. Chez les Vertébrés, les chromosomes s'accolent suivant leur longueur, ainsi que cela a été décrit plus haut. Peut-être y a-t-il des formes, parmi les Invertébrés, où ils s'unissent par leurs extrémités, réalisant ainsi la conjugaison bout à bout de quelques cytologistes américains (Montgommery, etc.). Cette modalité, si toutefois elle existe réellement, ce qui est encore douteux, ne serait d'ailleurs qu'une variante de la conjugaison longitudinale, qui est de beaucoup la plus généralement répandue.

Il n'est pas contestable que la manière de voir à laquelle nous nous rallions, est étayée par un nombre imposant d'observations dont certaines laissent peu de place à la critique. de Winiwarter, qui en a le premier soupçonné l'importance, l'a nettement décrite et figurée chez les Mammifères, aussi bien dans le testicule que dans l'ovaire. Il y a des Invertébrés, spécialement des Insectes, où l'appariement longitudinal des chromosomes, s'impose

comme un fait d'observation réelle (*Locusta viridissima*, par exemple, *Tomopteris onisciformis*, etc.) ; de nombreux auteurs en ont soigneusement décrit et figuré tous les stades (K. E. et A. Schreiner, Grégoire, Edm. B. Wilson, Pol Gérard, O. L. Mohr, etc., etc.). Chez les Amphibiens, un grand nombre des beaux dessins de Champy ne peuvent s'interpréter que dans ce sens malgré les réserves et la prudence de l'auteur ; et nous pourrions allonger encore cette énumération.

Il est bien vrai que les images fournies par les meilleures préparations ne sont pas toujours démonstratives, et l'on conçoit très bien que des cytologistes de la valeur d'Henneguy, de Regaud, de Champy, de Branca se montrent sceptiques sinon hostiles à la manière de voir que, pour notre part, nous croyons correcte. La raison en est peut-être dans un détail de l'évolution des cellules sexuelles auquel on a attribué une importance probablement excessive : nous voulons parler de la centrotaxie, autrement dit du groupement des anses chromatiques dans l'aire nucléaire de telle sorte que leurs bouts libres convergent vers le point occupé par l'idiosome (fig. 6, 7, 8) ; cette disposition donne à l'ensemble de la figure nucléaire l'aspect d'un bouquet (stade en bouquet de nombreux auteurs). On a voulu en faire l'un des aspects essentiels de la conjugaison des chromosomes. Or, c'est très probablement une erreur : la centrotaxie n'est pas constante et surtout n'a pas toujours la netteté des cas typiques. On ne la trouve pas, ou à peine, chez un Acridien, *Stenobothrus biguttulus* (Pol Gérard), et Regaud qui a fait une étude très poussée de la chromatine dans le testicule du rat a raison de dire qu'elle y fait défaut. Mais ce n'est nullement un argument contre le fait de la conjugaison des chromosomes ; la controtaxie n'est pas une condition nécessaire à sa réalisation. Elle en rend simplement les aspects infiniment plus clairs et plus nets ; l'interprétation en est beaucoup plus aisée, mais à cela se borne son rôle. Il y a des exemples de centrotaxie extrême, où la concentration des chromosomes est telle qu'ils se ramassent en un grumeau indéchiffrable sous le microscope ; on lui a donné le nom, aujourd'hui abandonné, de synapsis. Du fait que les phénomènes qu'il recouvre sont indistincts, on n'a le droit de tirer aucune conclusion, ni surtout de nier la réalité de ce que l'on voit dans les cas où le grumeau est suffisamment relâché pour que sa constitution intime soit analysable. L'absence de centrotaxie et le synapsis sont donc les deux termes extrêmes d'une série dans laquelle il faut choisir les intermédiaires favorables.

Un mot encore, avant de poursuivre cet exposé, de la question de l'hétérochromosome. Parmi les Vertébrés, il n'a été décrit de façon suffisamment détaillée que chez le chat et chez l'Homme (de Winiwarter) et encore, chez ce dernier, ces observations ont-elles été contestées (Branca). Chez les Oiseaux, où Guyer croyait l'avoir découvert, d'autres auteurs ne l'ont pas retrouvé (R. Pearl et A. Boring). On n'est donc pas autorisé à le considérer comme un élément caractéristique et constant. Nous l'avons cependant introduit dans notre description générale de la spermatogénèse, encore qu'avec certaines réserves, parce que les nombreuses recherches faites chez les Invertébrés, où l'on a trouvé l'hétérochromosome sous des formes très variées et

les descriptions précises de Winiwarter chez le chat, rendent pour le moins vraisemblable que chez les Vertébrés aussi la formule chromosomiale n'est pas exactement la même dans les deux sexes. La question est donc à l'ordre du jour, et notre but principal était de la soulever.

Mais une autre question se pose. La conjugaison des chromosomes avant la division réductionnelle étant considérée comme un fait, et en admettant même — ce qui n'est pas démontré — que l'appariement s'accomplisse entre les séries paternelle et maternelle, faut-il nécessairement y voir un argument puissant en faveur de la théorie de la permanence et de la continuité des chromosomes ? En aucune façon !

Il est parfaitement exact que dans le noyau dit au repos, c'est-à-dire qui n'est à aucun des stades de la mitose, on ne voit pas de chromosomes ; on n'en discerne pas même vaguement les contours. Les rares observations qui tendent à prouver le contraire (Grégoire, Dehorne) sont exceptionnelles et surtout n'ont qu'une médiocre valeur démonstrative. Dire qu'ils y existent quand même, à l'état virtuel, en puissance, ne signifie rien et n'est qu'un artifice destiné à sauver la théorie. Aucun doute n'est donc possible : dans une cellule qui n'est pas en division, la chromatine n'affecte pas dans le noyau la forme chromosomiale. Dès lors, cette forme prend la signification d'un état fonctionnel déterminé par certaines influences. Le nombre des chromosomes, leur aspect, sont régis par la composition et l'état du cytoplasme dans lequel ils se trouvent (Della Valle). D'ailleurs, dans l'état chromosomial, la forme n'est pas seule en cause. Tout le monde a remarqué que les chromosomes d'une mitose, tout comme ceux d'un spermatocyte ou d'un oocyte sont exceptionnellement riches en chromatine, se teignent d'une façon particulièrement intense par les matières colorantes. Quand on compare cet aspect à celui de la vésicule germinative des gros oocytes, où les filaments barbelés sont incolores, ou aux noyaux des premiers blastomères issus de la segmentation de l'œuf qui sont complètement pâles quand ils sont au repos (Henneguy), ou encore aux variations d'affinité tinctoriales que montre la chromatine dans de nombreuses cellules, même appartenant à la lignée séminale (Regaud), on aboutit à la conclusion qu'il y a une histologie fonctionnelle du noyau qui, pour avoir été beaucoup moins étudiée, n'est peut-être pas moins importante que celle du cytoplasme. La signification du terme chromatine, par lequel on désigne la substance nucléaire qui fixe les colorants basiques perd ainsi le sens absolu que lui attribuent ceux qui veulent en faire le support exclusif des tendances héréditaires.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Barthelmez. *Journ. of morphol.*, 23, 1912. — Benda *Ergebn. d. Anat. u. Entw* , 12, 1903 ; *Semons. Zoolog. Forschungsreise,* 1906. — Born. *Arch. f. Mikrosk. Anat* , 43, 1893. — Boveri. *Zellenstudien, I.* — A. Branca. *Bibligr. Anat.*, XXI, 1911. — Carnoy et Lebrun. *La Cellule*, XIV, 1898. - Champy. *Arch. zool. exp et gén.*, 52, 1913. — Duesberg. *Arch. f. zellforsch*, I-II, 1908 ; *Ergebn. d. Anat. u. Entwick.*, XX, 1912. — Pol Gérard. *Arch. biol* , XXIV, 1909. — Grégoire. *La cellule*, XXII, 1905 et XXVI, 1910. — Guyer.

Biol. Bull., 1910 ; *Anat. Anz.*, XXXIV, 1909 ; *Biol. Bull*, XXXI, 1916. -- Henneguy. *Leçons sur la cellule.* Paris, 1896 ; *Arch. anat. microsc.*, I, 1898 ; *Les Insectes.* Paris, 1904. — O. Hertwig. *Allgemeine Biologie.* Iena, 1912 ; *Arch. f. mikrosk. Anat.*, 77, 1911 ; 82, 1913. — d'Hollander. *Arch. anat. microsc.*, 7, 1904. — Janssens *La Cellule*, XXII, 1905 et XXV, 1909. — H. D. King *Amer. Journ. of Anat.*, VII, 1907 ; *Journ. of morph.*, XVII, 1901 et XIX, 1908. — Lams. *Arch. anat. microsc.*, IX, 1907 ; *Arch. biol.*, XXVIII, 1913. — Lams et Doorme. *Arch. biol.*, XXIII, 1907. — v. Lenhossek. *Arch. mikrosk. anat.*, 51, 1898. — Loisel. *Journ. anat. et physiol.*, 1900-1901. — Marie Loyez. *Arch. anat. micr.*, VIII, 1906. — Meves. *Arch. mikrosk. Anat*, L, 1899, LIV, 1902, LXXII, 1908 ; *Ergebn. d. Anat. u. Entwick.*, II, 1901. — O. L. Mohr. *Arch. biol.*, XXIX, 1914 (1918). — Pearl and Boring. *Journ. of experim. zool.*, 16, 1914. — Prenant. *Journ. anat. et physiol.*, XLVI, 1910. — C Rabl. *Arch mikrosk. Anat.*, LXXXVIII, 1915. — Regaud. *Arch. anat. micr.*, IV, 1901, XI, 1910. — J. Rückert. *Anat. Anz.*, VII, 1889. — K. E. und A. Schreiner. *Arch. biol.*, XXI, 1905, XXII, 1906 ; *Arch. Zellforsch.*, I, 1908. — Schönfeld. *Arch. biol.*, XVIII, 1901. — Sonnenbrodt. *Arch. mikrosk. Anat.*, LXXII, 1908. — Stevens. *Biol. Bull.*, 20, 1911. — Swaen et Masquelin. *Arch. biol.*, IV, 1883. — Ed. van Beneden. *Arch. biol.*, IV, 1883 ; *Bull. Acad. Sc. Belgique*, 1887. — Van Durme. *Arch. biol.*, XXIX, 1914. — O. Vander Stricht. *Arch. biol.*, XXI, 1904 ; *Bull. Acad. roy. de Belgique*, 1905 ; *Mém. Acad. roy. Belgique*, 1909. — R. Vander Stricht. *Arch. biol.*, XXVI, 1911. — Edm. B. Wilson. *Science Progress*, XVI, 1910 ; *Arch. mikrosk. Anat.*, LXXVII, 1911 ; *Proceed. royal Society London*, 1914. — H. de Winiwarter. *Arch. biol.*, XVII, 1900, XXVII, 1912. — H. de Winiwarter et Sainmont. *Arch. biol.*, XXIV, 1909.

CHAPITRE IV

FÉCONDATION

La parthénogénèse naturelle n'existe pas chez les Vertébrés ; elle n'y est jamais qu'une méthode expérimentale. Le développement de l'œuf mûr y est donc toujours le résultat d'une fécondation.

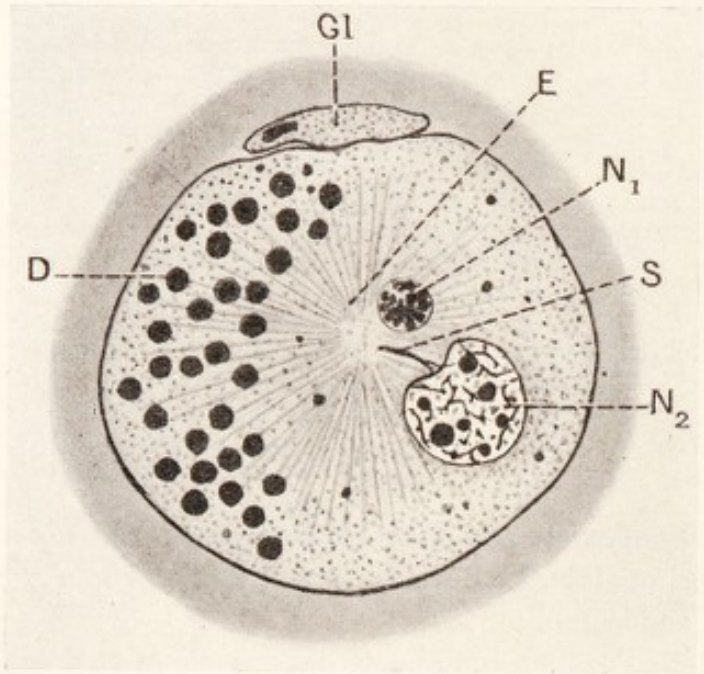
Nous avons déjà vu que dans l'immense majorité des cas, l'œuf se détache de l'ovaire quand son noyau est à la métaphase de la seconde mitose de maturation ; c'est à ce moment aussi qu'il est fécondé, et sa maturation s'achève en présence du spermatozoïde.

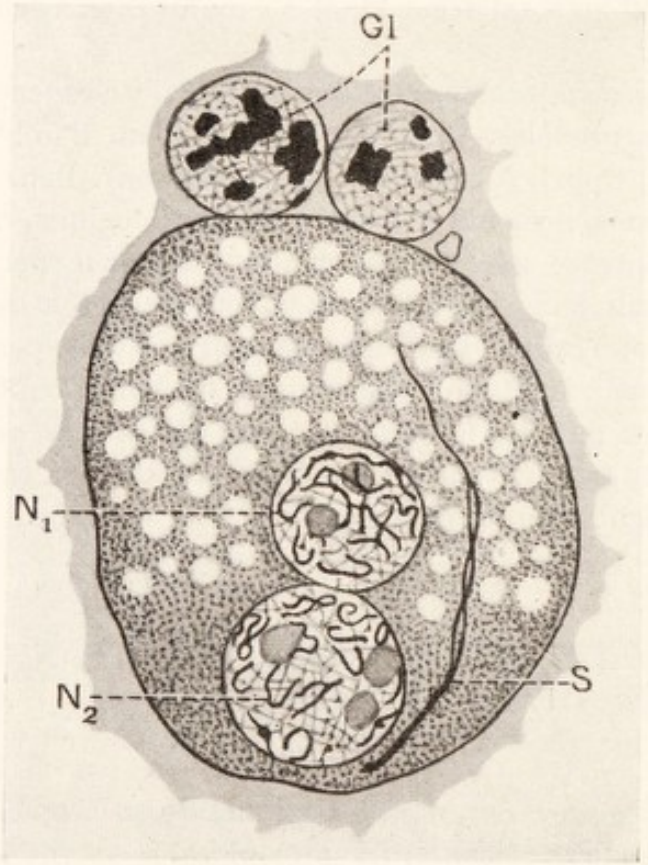
En règle générale, un seul spermatozoïde entre dans l'œuf ; il y a cependant des exceptions : Amphibiens urodèles, Reptiles, Oiseaux (Van Bambeke, Braus, Michaelis, B. G. Smith, Oppel, Nicolas, Harper, Patterson). Dans ces œufs très chargés de deutoplasme, il y a une polyspermie physiologique, mais elle n'a nullement pour conséquence une polyfécondation : un seul spermatozoïde féconde au sens vrai du mot ; les autres ne jouent aucun rôle direct dans l'embryogénèse. Mais si on réalise expérimentalement une polyspermie artificielle dans des œufs normalement monospermiques, on peut aboutir à une polyfécondation, totale ou partielle ; toujours, dans ces cas, l'œuf est voué à la mort. La fécondation par un seul spermatozoïde est donc la condition absolue d'un développement régulier et complet.

RÉACTION PROPRE DE L'ŒUF ; MANIFESTATIONS DYNAMIQUES DE LA FÉCONDATION

Chez tous les Métazoaires, les processus morphologiques de la fécondation se déroulent avec une très grande uniformité. Le spermatozoïde aborde l'œuf grâce à ses mouvements propres ; il en perfore les enveloppes, ou plus rarement passe par un micropyle préformé (Téléostéens, Myxinoïdes). Il traverse ensuite la membrane vitelline, et s'engage, la tête en avant, dans le cytoplasme ; parfois un soulèvement de la couche corticale de l'œuf (cône d'attraction ou d'imprégnation) semble aller à sa rencontre, mais c'est loin d'être constant. Le spermatozoïde entre tout entier dans l'œuf (fig. 36) ainsi

qu'on peut le constater avec une très grande netteté dans le petit œuf des Mammifères (O. Vander Stricht, Lams).





Figures 35 et 36. — Deux stades de la fécondation de l'œuf du cobaye (d'après H. Lams). *E*, énergide spermatique ; *D*, deutoplasme ; *Gl*, globules polaires ; N^1 et N^2, pronucléi mâle et femelle. *S*, restes de la queue du spermatozoïde. La copulation des pronucléi se fait au pôle opposé aux globules polaires.

Quant au point de pénétration, il est assez variable lorsque le micropyle fait défaut. Chez les Cyclostomes et les Amphibiens, c'est en un endroit quelconque de l'hémisphère supérieur ; chez les Sélaciens, les Reptiles et les Oiseaux, des spermatozoïdes peuvent entrer par toute la surface du disque germinatif.

Dès qu'il a senti le contact du spermatozoïde, l'œuf réagit, et cette réaction, très constante, se traduit par des aspects qui, dans les divers œufs, ne comportent que des variations de détail. Chez l'Ammocète, notamment, on voit très clairement sur le vivant (Nuel, Bataillon) une onde de contraction partir du pôle supérieur et se propager jusqu'au pôle inférieur ; en même temps, l'œuf expulse sous sa membrane un liquide clair, périvitellin, qui l'isole de ses enveloppes, lui permet de se déplacer et de s'orienter dans le sens où le sollicite la pesanteur. Chez les Amphibiens le même phénomène se produit, et il est bientôt suivi d'un remaniement des substances ovulaires, qui se manifeste extérieurement par un changement de la pigmentation corticale (croissant gris

de Rana fusca). Chez les Téléostéens, on a constaté depuis longtemps des mouvements, des contractions du disque germinatif, qu'Henneguy a soigneusement décrits ; ce disque, aplati dans l'œuf vierge, se ramasse dans l'œuf fécondé, se bombe en une surface convexe et se distingue ainsi beaucoup plus facilement du deutoplasme sous-jacent. La réaction chez les Sélaciens est tout à fait analogue. On ne la connaît pas encore exactement chez les Reptiles et les Oiseaux, à cause des difficultés de l'observation ; en revanche elle est très nette chez les Mammifères. On avait remarqué depuis longtemps que l'œuf fécondé est plus petit que l'œuf vierge, qu'entre sa surface et la membrane pellucide s'interpose (fig. 2, 27) un liquide riche en gouttelettes et en granulations deutoplasmiques (Ed. van Beneden). Récemment, cette élimination d'une partie de la substance de l'œuf a été plus complètement étudiée, et décrite sous le nom de deutoplasmolyse (O. Vander Stricht, Lams). Chez la chauve-souris, chez le cobaye, elle est relativement considérable et l'œuf subit de ce chef une réduction de volume appréciable (fig. 37). Parmi les Marsupiaux, chez Didelphys (Hartmann, J. P. Hill, Sturgeon et Brooke) la deutoplasmolyse est plus accusée encore et se poursuit pendant les premiers stades de la segmentation, à tel point que les premiers blastomères formés nagent véritablement dans un magma de détritus deutoplasmiques (fig. 97). Chez Dasyurus enfin (J. P. Hill), elle atteint son degré extrême ; l'œuf, qui mesure 0,25 millimètres, contient dans son hémisphère inférieur une grosse masse compacte de deutoplasme ; après fécondation, et au moment où il va commencer à se segmenter, cette masse est éliminée en bloc et se désagrège dans la cavité délimitée par la coque ; l'œuf est ainsi réduit à une sphère de protoplasme presque pur (fig. 91). Il est clair que de semblables processus exercent une influence sur la marche de la segmentation et nous aurons l'occasion d'y revenir.

La rétraction de l'œuf immédiatement après la pénétration du spermatozoïde, l'expulsion d'un liquide périvitellin chargé de produits albumineux ou deutoplasmiques, sont donc la première manifestation visible extérieurement de la fécondation. Elles témoignent d'un changement important qui se produit brusquement dans l'état physique du cytoplasme. L'expérience prouve en effet que l'œuf, à la fin de sa période d'accroissement, est pour ainsi dire imperméable ; les derniers processus qui s'y déroulent se font en vase clos et il s'intoxique par ses propres déchets ; la fécondation en remaniant l'ordonnance de ses composants, en en changeant probablement la tension superficielle (E. Fauré-Frémiet), lui rend la perméabilité nécessaire à ses échanges et à sa vie ; il expulse les derniers produits de son métabolisme et épure son cytoplasme (Bataillon). Nous ne pouvons malheureusement nous étendre davantage sur ce chapitre, l'un des plus intéressants pourtant de la biologie de l'œuf.

Mais ces manifestations extérieures, cette réaction propre de l'œuf (Bataillon), s'accompagnent de changements internes, de remaniements qui vont décider de l'avenir ontogénétique de l'œuf. Anatomiquement, on les a décrits plus ou moins complètement chez quelques espèces, mais il n'y a guère, parmi les Vertébrés, que dans l'œuf de la grenouille rousse qu'on en ait

poussé l'analyse descriptive et expérimentale assez loin pour en dégager clairement la signification (Roux, Born, Moszkowski, O. Schultze, Jenkinson, etc.).

Nous avons déjà signalé que chez les Mammifères, la deutoplasmolyse s'accompagne d'un véritable renversement de la polarité de l'œuf mûr (O. Vander Stricht, Lams) ; les noyaux se déplacent et les pronuclei se rassemblent dans l'hémisphère de l'œuf opposé à celui où s'est faite l'expulsion des globules polaires. A la vérité ce renversement n'est pas toujours total (R. Vander Stricht), mais la stratification de l'œuf n'en est pas moins profondément bouleversée ; comme phénomène corrélatif, les mitochondries se répartissent uniformément dans le corps cellulaire (G. Levi). Chez les Pois-

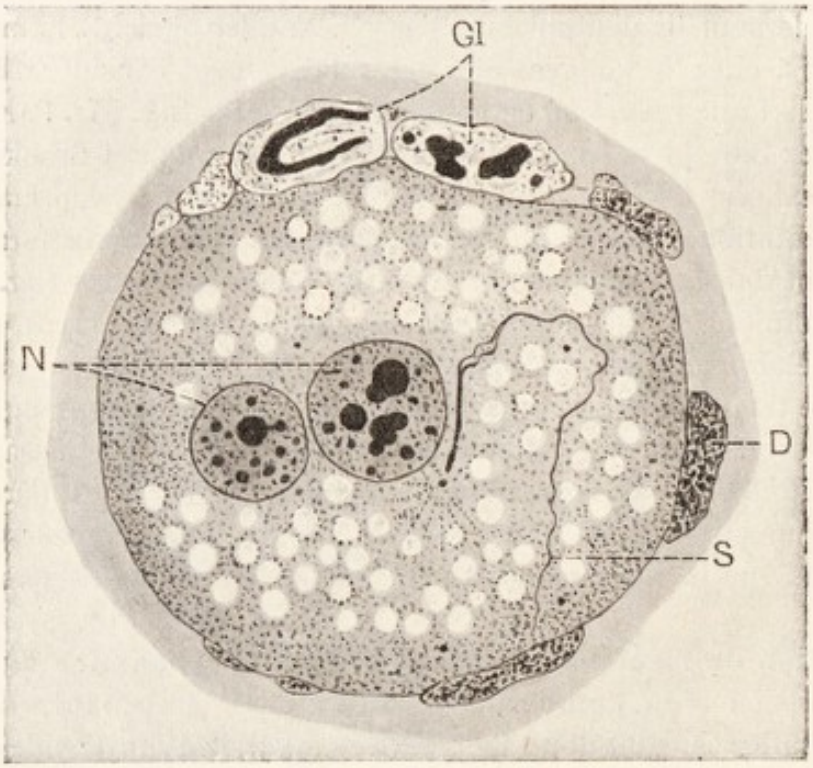


Figure 37. — Œuf fécondé de cobaye (d'après H. Lams). *D*, blocs en deutoplasmolyse ; *Gl*, globules polaires ; *N*, pronucléi ; *S*, queue spermatique et centrosome.

sons, les mouvements du disque germinatif et sa concentration en une masse saillante et convexe relèvent certainement de phénomènes analogues.

Toutefois ce ne sont là que des faits d'ordre purement descriptif, qu'il est utile d'enregistrer, mais dont l'influence sur la marche ultérieure du développement nous échappe encore.

Dans l'œuf de la grenouille rousse, la rétraction et l'expulsion de liquide périvitellin s'accompagnent aussi d'un remaniement du cytoplasme, qui se manifeste extérieurement par une nouvelle répartition du pigment cortical. Dans l'œuf vierge, le pigment noir de l'hémisphère supérieur s'étend régulièrement dans l'hémisphère inférieur, jusqu'à égale distance du pôle. Deux heures après la fécondation, l'aspect change : dans l'une des moitiés de l'œuf le pigment continue à s'étendre très bas ; dans l'autre, la coloration brun-noir

intense ne dépasse plus l'équateur ; à partir de là elle diminue rapidement pour disparaître complètement non loin du pôle. Il en résulte la formation, dans cette moitié de l'œuf, d'une bande en forme de croissant, d'un beau gris cendré (comparer fig. 56 et 57), très facile à voir sur le vivant en s'aidant simplement de la loupe. Il est clair qu'un plan vertical passant par les deux pôles et par la partie la plus large de ce croissant coupe l'œuf en deux moitiés exactement symétriques (fig. 56). *Le croissant gris, qui apparaît comme un des résultats de la fécondation, est donc l'indice extérieur de la structure symétrique bilatérale de l'œuf.* Or, l'observation des stades ultérieurs du développement a démontré : *a*) que ce plan de symétrie bilatérale se maintient pendant toute l'ontogénèse et sera celui de l'embryon, de la larve et de l'organisme adulte ; *b*) que la moitié de l'œuf dans laquelle siège le croissant gris donnera naissance à la tête et à la plus grande partie du tronc, tandis que l'autre moitié ne formera que l'extrémité caudale du corps (comparer fig. 58 et 122). Dans l'œuf de grenouille fécondé mais non encore segmenté, on peut donc localiser les régions formatives des diverses parties du corps ; selon l'expression d'Edm. B. Wilson, le croissant gris extériorise des « localisations germinales » fixes.

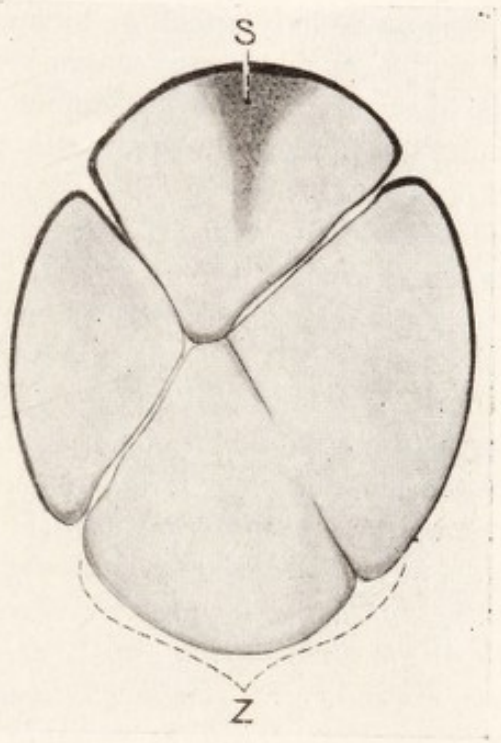


Figure 38. — Œuf de grenouille segmenté en quatre. *S*, traînée spermatique dans le plan de symétrie bilatérale ; *Z*, zone du croissant gris.

Ces faits sont évidemment très suggestifs, mais il importe de démontrer de façon irréfutable qu'ils sont bien une conséquence de la fécondation. On en peut donner trois ordres de preuves : 1° Dans l'œuf de grenouille, comme dans celui de beaucoup d'Amphibiens (Van Bambeke, W. Roux, etc.), le spermatozoïde, en traversant la substance de l'œuf pour se diriger vers le centre de l'hémisphère supérieur, laisse derrière lui un sillage sous forme d'une traînée de pigment brun (fig. 38). Or, cette traînée est toujours dans le méridien de symétrie bilatérale, et dans la moitié de l'œuf opposée à celle où se trouve le croissant gris : il y a donc entre les deux une relation directe. 2° Pourtant, il n'y a pas, dans l'œuf de grenouille, de méridien de fécondation préformé ou prédestiné ; l'expérimentateur peut, grâce à un artifice, faire pénétrer le spermatozoïde par un plan choisi d'avance (W. Roux) ; il suffit pour cela de placer un fin fil de soie sur l'un des méridiens et de laisser l'eau contenant les spermatozoïdes monter par imbibition le long de ce fil. Dans ces conditions, les relations énoncées au 1° sont parfaitement réalisées. Enfin, dans la polyspermie expérimentale, plusieurs spermatozoïdes entrent simultanément dans l'œuf, en

des points divers et quelconques de l'hémisphère supérieur. 3° Si l'on détruit avec l'aiguille légèrement chauffée une petite portion de l'œuf vierge, la partie nécrosée est éliminée sans que le développement en soit altéré ; mais si l'on fait cette opération 1 heure ou 1 heure et demie après l'imprégnation par le sperme, il ne se forme plus qu'un embryon partiel, auquel il manque la partie du corps que la plaque nécrosée aurait dû former en conséquence des localisations germinales de l'œuf. Celles-ci, telles qu'elles se présentent après la fécondation, en sont donc bien l'un des résultats essentiels.

L'analyse expérimentale a permis d'aller plus loin encore et de faire d'intéressantes constatations. Si l'on provoque la parthénogénèse expérimentale dans l'œuf de grenouille par l'admirable procédé qu'a découvert Bataillon (piqûre au stylet accompagnée de l'inoculation de quelques éléments figurés du sang ou de la lymphe), ou bien si, au contraire, on permet par un artifice très simple (en employant comme véhicule du sperme de l'eau salée à 2,5 pour mille et en maintenant un contact prolongé avec les œufs), la pénétration simultanée de plusieurs spermatozoïdes, la réaction propre de l'œuf se produit tout aussi bien, le croissant gris et la symétrie bilatérale s'établissent comme dans la fécondation normale et ont les mêmes rapports avec la localisation des ébauches embryonnaires. Or dans la parthénogénèse, il n'y a aucune relation entre le méridien de symétrie bilatérale et l'endroit de la piqûre ; et dans la polyspermie il n'y a pas de spermatozoïde que l'on pourrait appeler *principal* et qui se comporterait comme le spermatozoïde unique dans la fécondation normale.

De cet ensemble de faits, on doit dégager la conclusion suivante : *l'œuf vierge de la grenouille rousse a déjà une structure symétrique bilatérale, mais vague, instable, labile ; la parthénogénèse ou la polyspermie expérimentale, en provoquant la réaction propre de l'œuf, la stabilisent, la fixent et l'extériorisent telle quelle, sans la changer. Le spermatozoïde unique de la fécondation normale, au contraire, par l'irritation lente et étroitement localisée qu'il exerce sur le cytoplasme ovulaire, remanie cette structure, en déplace le plan, et agit comme agent de répartition, à droite et à gauche de son méridien de pénétration, des matériaux qui composent le cytoplasme ovulaire.* Ainsi l'un des résultats principaux de la fécondation se dégage clairement.

Il est évidemment très invraisemblable que l'œuf de grenouille constitue une exception unique parmi les Vertébrés. Les remaniements de l'œuf si fréquemment observés à la suite de la fécondation dans les œufs les plus variés, ne sont probablement que des manifestations analogues à celles qui viennent d'être décrites. D'ailleurs, dans l'œuf du pigeon, où une symétrie bilatérale existe déjà dans l'oocyte, elle se précise nettement après la fécondation sans que l'on puisse savoir si elle se modifie (Barthelmez) ; une constatation analogue a été faite dans l'œuf des Sélaciens (Rückert).

Nous verrons dans le prochain chapitre que même dans les œufs dont rien ne révèle apparemment la structure symétrique bilatérale, celle-ci s'affirme et se manifeste pendant la segmentation. Il y aurait lieu de les mieux étudier avant et après la pénétration du spermatozoïde.

On a réuni sous le nom de *manifestations dynamiques de la fécondation*

l'ensemble des processus qui ont été décrits dans ce paragraphe : rétraction de l'œuf, expulsion d'un fluide ou deutoplasmolyse, remaniements de la répartition des matériaux ovulaires, établissement ou fixation de la symétrie bilatérale et des localisations germinales. Au point de vue embryologique, le seul qui doive retenir ici notre attention, leur importance est grande parce qu'elles tracent les voies dans lesquelles va s'engager le développement.

PHÉNOMÈNES MORPHOLOGIQUES DE LA FÉCONDATION FORMATION DE L'ÉNERGIDE SPERMATIQUE COPULATION DES PRONUCLÉI

Nous avons déjà insisté sur le fait que l'œuf, au moment où il est pénétré par un spermatozoïde, n'a pas achevé, en général, sa seconde mitose de maturation. Il le fait immédiatement après, et le pronucleus femelle se constitue, sous forme d'un noyau arrondi, pourvu d'un reticulum chromatique et toujours beaucoup plus petit que ne l'était la vésicule germinative (fig. 35, comparer avec fig. 30). En même temps, le spermatozoïde se transforme aussi ; sa tête se détache, abandonnant la queue dans le cytoplasme (fig. 36), le perforateur devient invisible, la portion nucléaire gonfle, s'imprègne de suc aux dépens de l'œuf qu'elle déshydrate et prend l'aspect d'un noyau réticulé, le pronucléus mâle. Autour de lui, pendant qu'il se constitue, se développe une énergide spermatique dont il occupe le centre et qui est plus ou moins puissante suivant les cas et suivant les stades, mais qui ne fait jamais défaut (fig. 35). On désigne sous ce nom, une irradiation du cytoplasme, en forme d'aster, centré, à la base de la tête spermatique, sur le centrosome proximal du spermatozoïde. Il est fort probable que le gonflement de la tête spermatique, la formation de l'énergide et les manifestations dynamiques de la fécondation sont étroitement associés par le mécanisme qui les provoque : déshydratation, change-

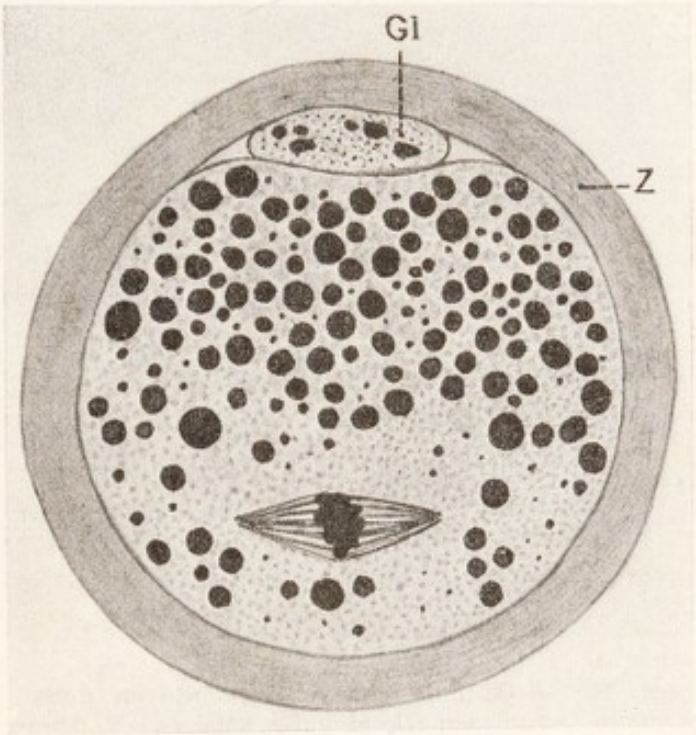


Figure 39. — Première mitose de segmentation dans l'œuf de cobaye (d'après H. Lams). *Gl*, globule polaire ; *Z*, zone pellucide. Le fuseau est au pôle opposé au globule polaire.

ment d'état des colloïdes du cytoplasme et leur prise en gel à partir d'un centre en sont sans doute les rouages principaux.

Quoiqu'il en soit, le centrosome et le pronucleus mâles, toujours entourés de leur aster, gagnent rapidement le centre dynamique de l'œuf, c'est-à-dire, selon la loi de Balfour, le centre de la masse totale du protoplasme, toujours situé, nous l'avons vu, dans l'hémisphère supérieur. Vers ce même point, émigre aussi le pronucleus femelle qui s'est constitué au pôle d'émission des globules polaires, et les deux pronucléi s'accolent étroitement (fig. 36 et 37). Cette *copulation des pronucléi* est l'un des actes les plus caractéristiques de la fécondation ; elle équivaut à la reconstitution d'un noyau entier

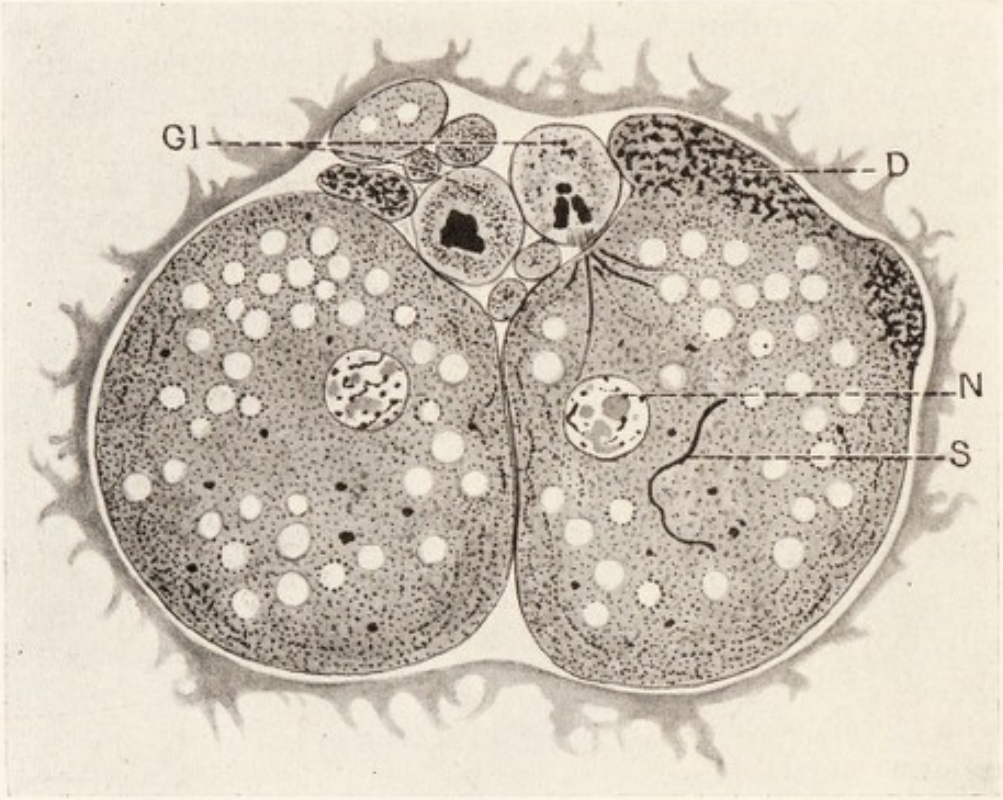


Figure 40. — Œuf de cobaye segmenté en deux blastomères (d'après H. Lams). *D*, deutoplasmolyse ; *Gl*, globules polaires ; *N*, noyaux ; *S*, restes du spermatozoïde.

aux dépens de deux demi-noyaux mâle et femelle. Quand elle est accomplie, l'énergide spermatique, qui est en somme un aster de fécondation (M. Herlant), s'estompe et disparaît. En fait, dès ce moment la fécondation est achevée.

Immédiatement, sans phase de repos, on observe la division du centrosome spermatique et l'émigration des deux centrosomes-filles aux pôles opposés du noyau de fécondation ; dans chacun des composants de ce dernier, la chromatine se rassemble en un spirème, puis en des chromosomes de nombre typique qui se placent à l'équateur d'un fuseau tendu entre les deux centres ; une figure de division mitotique ordinaire s'organise, grâce à laquelle l'œuf se divise en deux cellules-filles. Une nouvelle étape, celle de la *segmentation* s'ouvre dans la vie de l'œuf (fig. 39 et 40).

Localisation des processus de la fécondation. Polyspermie physiologique. — Dans les œufs télolécithiques, tous les processus de la fécondation s'accomplissent dans la calotte protoplasmique ou disque germinatif (fig. 4); dans les œufs lécithiques, c'est en un point d'autant plus voisin du pôle supérieur que la surcharge deutoplasmique est plus abondante ; dans les œufs oligolécithiques enfin, c'est en un endroit de l'hémisphère supérieur plus ou moins rapproché de l'équateur (fig. 2 et 3). Il en résulte que l'énergide spermatique envahit la totalité de l'œuf oligolécithique, tandis qu'elle laisse en dehors de sa sphère d'action la totalité du deutoplasme dans les télolécithiques ; les œufs lécithiques offrent des aspects intermédiaires entre ces extrêmes. Dans l'œuf fécondé des Téléostéens, notamment, le disque germinatif, englobé tout entier par l'aster de fécondation, paraît simplement apposé sur la masse vitelline, dont une ligne nette le sépare.

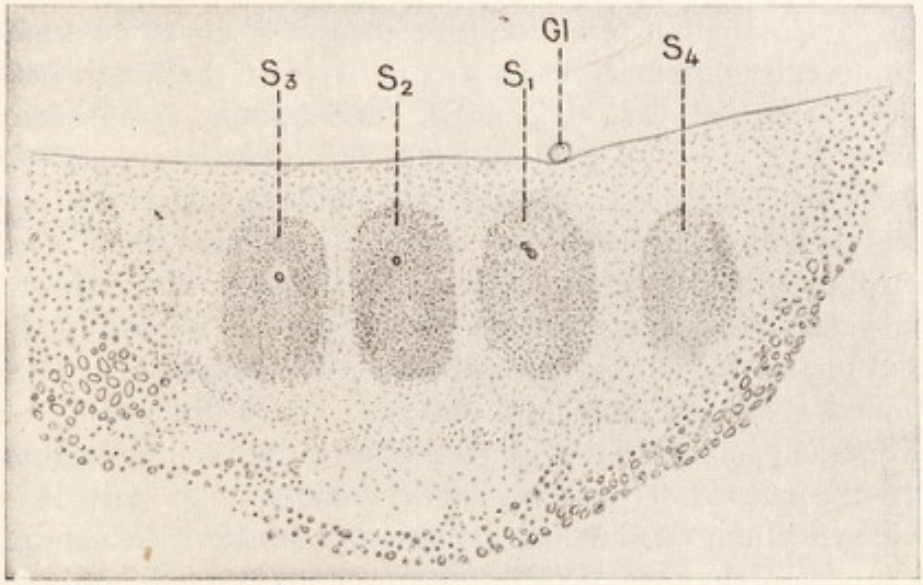


Figure 41. — Coupe d'un œuf fécondé de Pristiurus (d'après Rückert). *Gl*, globule polaire. S^1, énergide spermatique de fécondation : $S^{2,3,4}$, énergides spermatiques accessoires.

Nous n'avons jusqu'ici envisagé que la fécondation monospermique, comme si l'œuf n'était jamais pénétré que par un seul spermatozoïde. La polyspermie est cependant physiologique et constante chez un grand nombre d'Amphibiens urodèles, chez les Sélaciens, les Reptiles et les Oiseaux. Partout ailleurs, elle est pathologique et provoque la mort de l'œuf à plus ou moins brève échéance. Mais polyspermie n'est pas synonyme de polyfécondation, ainsi qu'on va le voir.

Chez le Triton, l'Axolotl, d'autres urodèles encore, outre le spermatozoïde fécondant, dont la destinée nous est connue, il entre, par l'équateur ou en dessous de lui, un ou plusieurs spermatozoïdes supplémentaires. Leur sort est en somme peu intéressant ; rapidement ils dégénèrent et disparaissent, parfois après avoir ébauché une vague tentative de mitose (Braus, Michaelis).

Plus importante est la polyspermie physiologique des gros œufs télolécithiques des Sélaciens, des Reptiles et des Oiseaux (Rückert, Oppel, Nicolas,

Harper, Blount, Patterson). Ses conséquences dans ces trois groupes sont très analogues. Des spermatozoïdes surnuméraires, en nombre variable, pénètrent dans les parties marginales du disque germinatif, en même temps que le spermatozoïde principal, celui qui fécondera, s'enfonce tout près de son centre. Chacun d'eux s'imbibe de liquide, forme un pronucleus mâle et s'entoure d'un aster (fig. 41), mais jamais aucun d'eux ne copule avec le pronucleus femelle ; ils restent tous en dehors de la zone centrale, où s'opère la fécondation proprement dite. Au fur et à mesure que l'énergide principale, créée par le spermatozoïde fécondant accolé au pronucléus femelle, se développe et s'étend, elle semble refouler de plus en plus, vers la périphérie, les énergides accessoires ; celles-ci se trouvent finalement au voisinage du deutoplasme, dans une région où le protoplasme du disque est moins pur, plus encombré de réserves ; aussi leur aster n'acquiert-il jamais une très grande amplitude. Il finit d'ailleurs bientôt par s'estomper et par disparaître.

Une fois la fécondation terminée, et tandis que le noyau de segmentation entre en mitose, les pronucléi marginaux se divisent eux aussi. Leur karyodiérèse n'est pourtant pas, en général, suivie d'une cytodiérèse ; quand celle-ci se produit, elle est superficielle (fig. 52), éphémère, abortive. Chez les Reptiles, elle aboutit cependant à la formation de quelques petites cellules, bien isolées de toutes parts (Nicolas) ; on ne sait au juste ce qu'elles deviennent, mais il est probable qu'elles dégénèrent. Chez les Sélaciens, où la destinée des noyaux spermatiques accessoires est assez facile à reconnaître, ils ne s'entourent jamais d'une masse cytoplasmique individualisée ; ils se divisent abondamment et se répandent dans une vaste plage syncytiale où les mitoses régulières ou polycentriques se poursuivent (fig. 71). Les noyaux qui se reconstituent sont gros, irréguliers, bourgeonnants, et ne se distinguent pas de ceux du syncytium vitellin dont ils assument le rôle. Nous en reparlerons dans un prochain chapitre, mais le fait essentiel est que, chez les Sélaciens comme ailleurs, un seul spermatozoïde féconde ; tous les autres sont exclus de la région formative de l'embryon et dégénèrent tôt ou tard.

Rôle de la fécondation dans la détermination du sexe. — Il sort du cadre d'un traité d'embryologie d'envisager dans le détail les causes de la détermination du sexe ; cette question est du domaine de la biologie générale et pour la traiter avec l'ampleur qu'elle mérite, on ne peut s'en tenir aux seuls Vertébrés. Mais comme il paraît assez bien établi que généralement — car il y a certainement des exceptions — le sexe du produit est fixé dès que l'œuf est fécondé, il ne sera pas hors de propos d'examiner sommairement le rôle joué par le spermatozoïde.

Nous avons déjà dit que ni l'œuf mûr, ni l'oocyte n'ont d'hétérochromosome dans leur noyau ; le nombre des segments chromatiques est pair (36 dans l'oogonie, 18 dans l'œuf mûr chez la chatte). Dans les deux seuls cas où l'hétérochromosome ait été identifié chez les Vertébrés, le chat et l'homme — et encore chez ce dernier le fait a-t-il été contesté — le nombre des chromosomes des spermatogonies est impair (35 chez le chat) ; l'une des catégories de spermatozoïdes a son noyau formé de 18 chromosomes (17 + 1 hétérochromosome), l'autre de 17 seulement. Selon qu'un œuf aura été

fécondé par un spermatozoïde à 18 ou à 17 chromosomes, sa formule sera de 36 ou de 35, c'est-à-dire qu'elle sera (chez le chat) celle du sexe femelle ou celle du sexe mâle.

Telles sont les bases cytologiques de la détermination du sexe. Ainsi qu'on le voit l'interprétation donnée paraît très simple et il serait des plus désirable que ces recherches fussent étendues à de nombreuses espèces. Les brillants résultats que les études de ce genre ont donnés chez les Insectes, permettent d'espérer que chez les Vertébrés aussi elles seraient fructueuses.

Il ne faudrait pourtant pas croire que des notions d'ordre cytologique soient capables d'expliquer entièrement le problème de la sexualité ; celle-ci est conditionnée par des facteurs que la seule analyse microscopique est impuissante à déchiffrer. Comment, par exemple, expliquer par un simple jeu de chromosomes, le cas de l'embryon de grenouille qui ne devient mâle ou femelle qu'après un stade hermaphrodite (R. Hertwig, Kuschakewitz, Witchi), ou celui de l'individu femelle, toujours stérile (free-martin) dans la grossesse gemellaire à sexes différents chez la vache (R.S. Lillie). Sans doute, ces complications ne diminuent nullement l'intérêt qui s'attache à l'hétérochromosome, mais elles prouvent qu'il ne représente qu'un des aspects du vaste problème biologique de la disjonction sexuelle.

INTERPRÉTATION ET SIGNIFICATION DU PROCESSUS DE LA FÉCONDATION

Les manifestations dynamiques ont été complètement traitées au paragraphe précédent, et il serait superflu d'y revenir ici, mais il est certains processus morphologiques qui méritent d'être examinés de plus près, dans leur mécanisme comme dans leurs conséquences.

Causes de la monospermie. — On pourra s'en faire une idée, si l'on sait pourquoi il ne pénètre normalement qu'un spermatozoïde dans l'œuf et pourquoi dans la polyspermie physiologique, il n'y en a qu'un qui soit fécondant. Ces deux questions sont d'ailleurs étroitement connexes.

Un œuf sans micropyle, — et nous savons qu'il en est ainsi partout, sauf chez les Myxinoïdes où la fécondation est inconnue et chez les Téléostéens (?) où la monospermie est de règle — quand il est pondu dans l'eau se trouve entouré de milliers de spermatozoïdes. Naturellement, il y en a toujours un qui arrive le premier à le pénétrer en un point favorable de l'hémisphère supérieur. A peine a-t-il touché le cytoplasme, que l'œuf subit son onde de contraction et rejette son liquide périvitellin. Celui-ci devient un obstacle à la pénétration de nouveaux spermatozoïdes ; on en trouve bien parfois dans ce liquide ou dans la zone pellucide (fig. 2), mais ils sont inertes et la membrane propre de l'œuf reconstituée et consolidée sous cette couche fluide leur oppose un nouvel obstacle, plus difficilement franchissable encore (Bataillon). Dès lors, quand l'onde de contraction marche vite ou quand le chemin qu'elle a à parcourir est court, la monospermie est assurée. Dans le cas contraire (gros œufs télolécithiques), la polyspermie dite physiologique sera possible jus-

qu'au moment où l'onde aura atteint l'extrême bord marginal du disque germinatif.

Mais il y a plus ; si même, dans un œuf où la monospermie est la règle, un spermatozoïde surnuméraire parvenait à franchir la barrière qui lui est opposée, il se buterait sur le cytoplasme de l'œuf, et n'y entrerait pas ; il en serait empêché par une propriété de l'énergide spermatique qui, du même coup, explique l'inocuité de la polyspermie physiologique. Une énergide spermatique, en effet, composée d'un pronucleus, d'un centrosome et d'une zone plus ou moins étendue de cytoplasme irradié, forme un véritable système ayant en quelque sorte son autonomie, et si deux ou plusieurs systèmes semblables viennent au contact l'un de l'autre, ils se repoussent comme le font les pôles de même nom d'un aimant. La polyspermie, telle qu'on peut expérimentalement la réaliser chez la grenouille, démontre admirablement l'existence de cette propriété. Ainsi dans la figure 42, on voit les énergides se partager inégalement la substance de l'œuf, sans se pénétrer l'une l'autre, séparées au contraire par des zones neutres qui apparaissent comme autant de lignes claires.

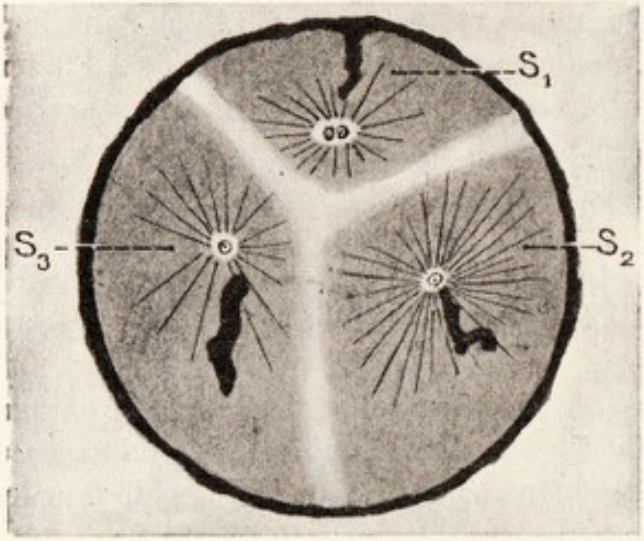


Figure 42. — Œuf trispermique de grenouille, renfermant trois énergides spermatiques. S^1, énergide de fécondation ; $S^{2,3}$, énergides accessoires.

Dès que, dans un œuf monospermique, le spermatozoïde a, par le développement de son énergide, pris possession de tout le cytoplasme ovulaire, celui-ci est devenu définitivement imperméable et il le restera. De même, dans l'œuf physiologiquement polyspermique des Sélaciens, des Reptiles ou des Oiseaux, l'énergide principale, formée au milieu du disque germinatif, et qui renferme en son centre les deux pronuclei mâle et femelle, refoule dans les régions de plus en plus marginales les énergides accessoires, et comme elle est plus puissante qu'elles, parce qu'elle s'est édifiée dans le protoplasme le plus pur, elle les expulse de la région embryogène de l'œuf et les empêche d'altérer son développement.

Origine de l'énergide spermatique. — L'aster de fécondation ou énergide spermatique, est l'extériorisation d'un état physique nouveau du cytoplasme, dont les colloïdes se prennent en gel autour d'un centre ; c'est ainsi que, d'après les recherches récentes, on doit interpréter les images qu'en cytologie on désigne sous le nom d'asters (Conklin, Kite, Chambers, Prenant, etc.).

Ce centre est selon toute probabilité, dans les conditions normales de la fécondation, le centrosome proximal du spermatozoïde, mais il peut sans inconvénient être remplacé par tout autre chose (T. H. Morgan, Edm. B. Wil-

son, Herlant, etc.). Dans la parthénogénèse artificielle, qu'il s'agisse de la grenouille ou de l'oursin, il s'en forme *de novo* dans le cytoplasme autour de fragments leucocytaires ou de tout autre chose (Herlant). La conclusion qui se dégage de ces observations est que ce n'est pas le centrosome qui crée l'énergide; il n'en est que le point d'appui, et le pouvoir de se prendre en gel appartient au cytoplasme. L'apport d'un centrosome à l'œuf qui en est dépourvu, dont on a voulu faire l'essence même de la fécondation (Boveri), est donc, en somme, quelque chose d'assez accessoire, et n'importe quelle partie de la tête spermatique (F. R. Lillie), voire un corps étranger quelconque, pourraient jouer le même rôle.

Causes et effets de la copulation des pronuclei. — Ces causes sont simples et ressortent en partie de ce qui vient d'être dit. Deux noyaux, ou plutôt pour ne pas sortir de la question qui nous occupe, deux pronucléi occupant chacun le centre d'une énergide, ne copuleront pas en vertu de la répulsion que les énergides exerceront l'une sur l'autre. Au contraire, l'observation d'œufs rendus expérimentalement très fortement polyspermiques montre que deux ou plusieurs pronuclei, que le hasard a placés près l'un de l'autre, s'attirent tant qu'une énergide ne s'est pas constituée autour de chacun d'eux; ils s'unissent en un polycaryon si la distance est assez courte pour qu'ils la franchissent avec une rapidité suffisante. En vertu de ces règles, la copulation des pronuclei mâle et femelle est assurée parce qu'il n'y a pas d'énergide femelle pendant la fécondation; l'absence d'asters, ou l'existence d'un seul aster en est donc la condition nécessaire.

Quant aux effets de la copulation des pronuclei, ils sont très importants. Ed. van Beneden y voyait un des actes essentiels de la fécondation, et il avait raison. Grâce à elle, la masse de chromatine du pronucleus femelle est doublée. Or il a été constaté (Teichmann, Conklin) que la longueur d'un fuseau de division mitotique est proportionnelle à la quantité de chromatine à diviser et, de plus, que pour assurer une division convenable du cytoplasme, le fuseau doit être d'autant plus rapproché de la surface qu'il est plus court. Sans l'apport du pronucléus mâle le fuseau de division de l'œuf serait trop court et trop profondément placé; il serait insuffisant pour assurer une segmentation régulière (Herlant). Ainsi s'explique, en vertu de lois tirées de la cytologie générale, l'importance essentielle du phénomène le plus immédiatement visible de la fécondation.

Apport de caractères héréditaires par le spermatozoïde. — On énonce un truisme en disant que l'hérédité paternelle est apportée à l'œuf par le spermatozoïde; d'autre part, ce serait sortir du cadre de ce traité que d'aborder le fond même du problème de l'hérédité. Quelques points importants cependant, doivent retenir notre attention.

Nous avons défini l'hérédité, dans un chapitre précédent, en disant que pour l'embryologiste, elle est l'ensemble des potentialités évolutives des cellules sexuelles, et par suite de l'œuf fécondé; il est incontestable que la somme de ces potentialités est bien plus grande dans l'œuf que dans le spermatozoïde. L'œuf est capable de parthénogénèse soit naturellement, soit par des procédés expérimentaux; ce qui veut dire qu'à lui seul et par ses seules forces, il

est apte, si on peut le faire sortir de son inertie de maturation, à former un organisme nouveau. Le spermatozoïde est totalement incapable d'une telle évolution, et l'expérience démontre que ce ne sont pas seulement les matériaux nutritifs qui lui manquent. La polyspermie expérimentale prouve en effet, que dans un œuf dont les localisations germinales sont stables, un spermatozoïde est impuissant à changer la destinée de la portion du cytoplasme dans laquelle il est logé et où il s'est créé une énergide.

L'œuf a donc en lui tous les substratums de l'hérédité générale, nous voulons dire par là, de l'hérédité de l'espèce ; c'est cette hérédité générale qui fait que d'un œuf humain sort un homme. Chaque œuf de chaque espèce a en outre, son hérédité spéciale, personnelle, qui donnera à son produit certains caractères distinctifs. Le spermatozoïde ne possède que cette hérédité spéciale ; il transmet à son descendant les particularités de sa lignée ; le spermatozoïde humain ne fait pas un homme, il fait un individu déterminé de l'espèce humaine.

L'hérédité, ainsi envisagée, a-t-elle un substratum particulier ou réside-t-elle dans l'ensemble de la composition et de l'organisation de la cellule sexuelle ? En ce qui concerne l'hérédité générale, la réponse à cette question ne laisse plus de doute : c'est dans l'œuf tout entier qu'elle réside, c'est par le cytoplasme aussi bien que par le noyau qu'elle se manifeste. Il n'en est peut-être pas tout à fait de même pour l'hérédité spéciale. Le spermatozoïde, en somme, c'est surtout un noyau, avec un centrosome et un peu de cytoplasme et de mitochondries ; de là à conclure que le noyau joue le rôle essentiel, il n'y a qu'un pas, et il n'est nullement illogique de le franchir.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Barthelmez, *loc. cit.* — Bataillon. *Arch. f. Entwick.-Mech.*, XI, 1900 ; XII, 1901 ; XVIII, 1904 ; XXVIII, 1909 ; XXX, 1910 ; *Arch. zool. exp. et gén.*, Sér. V, VI, 1910 ; *Ann. sc. nat.* (zool.) 1912, 1920. — Blount *Journ. of Morph.*, 20, 1909. — Born. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, XXVII, 1886. — A. Brachet. *Arch. Biol.*, XXI, 1904 ; XXVI, 1911 ; *Arch. f. Entw.-Mech.*, XXII, 1906 ; XXX, 1910 ; *Arch. zool. exp. et gén.*, sér. V, VI, 1910 ; *Arch. mikrosk. Anat.*, LXXIX, 1912 ; *L'œuf et les facteurs de l'ontogénèse*. Paris, 1917. — Braus. *Jen. Zeitsch. Naturwiss.*, XXIX, 1895. — Chambers. *Americ. Journ. Physiol.*, 43, 1917 ; *Journ. experim. zool.*, 23, 1917 ; *Anat. Rec.*, 11, 1917 ; *Biolog. Bull.*, XXXIV, 1918. — Conklin. *Journ. experim. zool.*, IX, 1910 ; XII, 1912 ; XXII, 1917 ; *Proc. Acad. Sc. Baltimore*, 1915, 1916, 1917. — Fauré-Fremiet. *Arch. Anat. micr.*, XV, 1913. — Harper. *Amer. Journ. Anat.*, III, 1904. — Hartmann. *Journ. Morphol*, XXVII, 1916 ; XXXII, 1919. — Henneguy. *Les Insectes*. Paris, 1904 ; *C. R. Acad. Sc. Paris*, 1911. — Herlant. *Arch. Biol.*, XXVI, 1911 ; XXVIII, 1913. — O. Hertwig. *Allg. Biol.*, Iena, 1912. — R. Hertwig. *Biolog. Centralbl.* XXXII, 1912. — J. P. Hill. *Quart. Journ. micr. Sc*, LVI, 1910 ; LXIII, 1918. — Jenkinson. *Biometrika*, VII, 1910. — Kite. *Amer. Journ. Physiol.*, XXXII, 1913. — Kuschakewitch, *Festschrift R. Herwig*, 1910. — Lams. *Arch. Biol.*, XXVIII, 1913. — G Levi. *Arch. Zellforsch.*, XIII, 1915. — F. R. Lillie, *Journ. exper. zool.*, XXIII, 1917. — T. H. Morgan, *Anat. Anz.*, IX, 1894. — Moszkowski, *Arch. mikrosk. Anat.*, LX, 1902 ; LXI, 1903. — Nicolas. *Arch. Anat. micr.*, III, 1900 ; *Arch. Biol.*, XX, 1904. — Oppel. *Arch. mikrosk. Anat.*, XXXIX, 1892. — Patterson. *Journ. Morphol.*, XXI, 1911. — Prenant. *Journ. Anat. et Physiol.*, 1910. — Roux. *Gesamm. Abhandl.*, Leipzig, 1894 ; *Anat. Anz.*, XXIII, 1903. — Ruckert. *Festschrift Kupffer*, 1899. — O. Schultze. *Arch. mikrosk. Anat.*, LV, 1899. — Van Bambeke, *Arch. Biol.*, I, 1880. — Ed. van Beneden. *Arch. Biol.*

IV, 1883. — O. Vander Stricht. *Mem. Acad. Sc. Belgique*, 1909. — R. Vander Stricht, *Arch. Biol.*, XXVI, 1911. — Edm. B. Wilson. *Arch. Entw. Mech.*, XII, 1901. — Witchi, *Arch. mikrosk. Anat.*, LXXXV, 1914.

Cette énumération ne vise nullement à être complète ; elle ne comporte que les travaux récents, ou ayant une importance spéciale, ou encore renfermant une liste bibliographique des travaux antérieurs.

LIVRE II

SEGMENTATION ET FORMATION DE LA BLASTULA

CHAPITRE PREMIER

DÉFINITION. INFLUENCE DE LA COMPOSITION DE L'ŒUF SUR L'ALLURE DE LA SEGMENTATION

NOTIONS PRÉLIMINAIRES

Ainsi qu'on l'a vu au chapitre précédent, les manifestations dynamiques de la fécondation préparent le développement et en tracent d'avance les lignes principales, mais il importe de bien préciser ce qu'il faut entendre par là.

L'œuf fécondé, avons-nous dit, est le siège d'un ensemble de potentialités dont la mise en œuvre reproduit un organisme nouveau ; cependant cette façon d'exprimer les choses ne signifie nullement que le germe soit un organisme en miniature, renfermant préformées en lui les ébauches de tous les organes qu'il est appelé à construire ; semblable évolutionisme a fait son temps et il ne renaîtra pas de ses cendres. D'autre part, l'œuf n'est pas non plus une masse de substance simplement vivante dont les actions du milieu ambiant détermineront la destinée ; les vieilles idées épigénétiques sont, elles aussi, tombées dans l'oubli.

La vérité est que le développement embryonnaire consiste en une longue série de transformations successives, dont les antécédentes agissent comme causes immédiates des subséquentes ; chacune d'elles, en un certain sens, crée quelque chose de nouveau et provoque, du même coup, l'entrée en jeu de facteurs qui n'avaient pas eu jusqu'alors l'occasion d'intervenir. Elles doivent donc se réaliser dans un ordre déterminé, puisqu'un lien causal les enchaîne. Il est vrai que cet enchaînement même ne contredit pas la notion d'évolution, mais il n'est pas non plus contradictoire de celle d'épigénèse et c'est pourquoi nous employons volontiers le mot déroulement qui rend bien compte des phénomènes sans impliquer de conception théorique particulière.

Les processus d'une ontogénèse et les facteurs qui les provoquent vont donc en se compliquant progressivement. Les débuts sont relativement simples et l'analyse en est aisée ; mais plus tard, l'interprétation rationnelle des faits devient de plus en plus complexe. Les potentialités initiales de l'œuf, qui ont leur substratum dans sa composition même et qui sont la résultante de toute son hérédité, apparaissent comme un canevas où ne sont tracées que les grandes voies des différenciations nécessaires. Dès qu'elles y sont engagées, toutes les parties du corps, toutes les ébauches des organes et des tissus se trouvent en interaction constante ; le développement de l'une peut devenir sinon la cause, du moins le facteur déterminant du développement d'une autre. L'ontogénèse d'un organisme quel qu'il soit se présente comme un enchevêtrement, non pas inextricable, mais extrêmement complexe de formations nouvelles dont les unes tirent leur origine directe des propriétés fondamentales de l'œuf, dont les autres sont le résultat des corrélations fonctionnelles qui s'établissent entre les parties.

De là la division des différenciations en deux grands groupes (W. Roux) : spontanées c'est-à-dire résultant des propriétés intimes de la partie qui les produit, et provoquées, c'est-à-dire mises en marche par une autre partie, proche ou éloignée. Dans un développement normal ces deux formes de différenciations se déroulent harmonieusement à travers tous les stades.

Le but essentiel de l'embryologie moderne est d'arriver à discerner à chaque moment, dans le complexe d'énergies et d'activités qu'est un embryon, ce qui est spontané, ce qui est provoqué et aussi ce qui provoque. Evidemment, elle en est encore bien éloignée ; mais si l'embryologie descriptive doit trop souvent se borner à ne constater que des résultats, elle doit avoir en vue toujours, d'ordonner sa description de telle sorte qu'elle prépare le terrain pour une analyse biologique plus fouillée que l'expérimentation pourra entreprendre avec fruit. Elle doit, en d'autres termes, dépister et formuler les lois morphogénétiques des organismes, tant générales que particulières.

DÉFINITION ET SIGNIFICATION DE LA SEGMENTATION

Par une série de mitoses successives, l'œuf se divise, se segmente en cellules de plus en plus petites, appelées *blastomères* ; le stade auquel aboutit cette étape porte le nom de *blastula*. La segmentation est un processus absolument général, non seulement chez les Vertébrés, mais chez tous les animaux ; son résultat final est le même pour tous, mais ils l'atteignent de façon très différente selon la forme, le volume et la composition de leurs œufs.

Dans sa signification, la segmentation peut être envisagée sous deux aspects différents. Au point de vue historique ou phylogénétique, elle est le processus grâce auquel l'œuf fécondé donne naissance à une *forme*, la blastula, qui fut approximativement celle d'un ancêtre de sa lignée et qui est encore plus ou moins exactement représenté dans la nature actuelle par le genre Volvox. Semblable interprétation est parfaitement plausible, mais à la condition de rester générale et vague ; on verra cependant que même avec cette restriction

elle donne largement prise à la critique, parce que l'aspect réel de la blastula varie tant selon les groupes qu'il en est où l'on ne retrouve plus les caractères morphologiques pour lesquels le terme a été créé.

Du point de vue biologique, au contraire, la signification de la segmentation devient très claire et d'une portée absolument générale, mais pour la bien faire ressortir, quelques notions préliminaires sont indispensables.

Si petit qu'il soit, l'œuf est toujours une très grosse cellule ; son cytoplasme est abondant et quelle que soit la quantité de deutoplasme qui l'encombre, la masse du protoplasme est beaucoup plus grande que dans n'importe quelle autre cellule du corps. Son noyau au contraire est, après la fécondation, un noyau ordinaire qui ne contient pas plus de chromatine qu'un autre, appartenant à un tissu quelconque : en conséquence, il y a dans l'œuf un profond déséquilibre dans la proportion respective des éléments nucléaires et protoplasmiques.

Or, dans un organisme adulte, la taille des cellules est une constante, en ce sens que chromatine et protoplasme s'y trouvent dans des rapports déterminés de proportionnalité. La différence, toujours légère d'ailleurs, qui existe entre les tissus, tient aux produits de différenciation inclus dans le corps cellulaire. Quand ces rapports changent de façon appréciable et définitive, la cellule se divise ou elle meurt. Telle est la notion que l'on désigne sous le nom de *rapport nucléo-plasmatique* (Kernplasmarelation de R. Hertwig et de Boveri). Nous ne sommes naturellement pas en mesure de l'exprimer en une formule mathématique — l'application des mathématiques n'est pas encore possible en embryologie — mais il apparaît cependant avec une netteté suffisante.

Le rapport normal nucléo-plasmatique n'est évidemment pas réalisé dans l'œuf dont les premiers efforts, dès que la fécondation lui a rendu la vie et l'activité, tendent à le rétablir. Il ne peut le faire qu'en réduisant, par une série de divisions successives, la masse de son cytoplasme, et en la répartissant ainsi en un grand nombre de cellules.

Dès lors, la définition biologique de la segmentation s'éclaircit singulièrement ; elle est le processus grâce auquel l'œuf se fragmente en cellules de plus en plus petites, jusqu'à ce qu'elles aient atteint la taille normale de l'espèce, déterminée elle-même par le rapport nucléo-plasmatique. Cela implique deux conditions nécessaires dont l'observation a d'ailleurs depuis longtemps démontré la réalisation. D'abord, il faut qu'entre deux divisions successives les blastomères ne s'accroissent pas ; la preuve qu'il en est bien ainsi est que la masse totale du cytoplasme, dans la blastula entière, est égale ou même est un peu plus petite que celle de l'œuf. Ensuite, il faut que la masse de chromatine, ou plus généralement de substance nucléaire, augmente entre chaque mitose et dans chaque cellule. C'est ce qui se produit en effet et l'examen microscopique à lui seul en fournit la preuve.

Depuis longtemps, on a constaté que dans les premiers stades de la segmentation, et aussi d'ailleurs dans l'œuf fécondé, le cytoplasme absorbe assez fortement les colorants nucléaires. Dès 1882, étudiant la division de l'œuf des Téléostéens, Henneguy constatait que le cytoplasme perd cette pro-

priété au fur et à mesure que le nombre des blastomères augmente, et disait explicitement que la chromatine est une substance qui se forme dans le cytoplasme et se fixe dans le noyau. Depuis lors, de nombreuses recherches ont confirmé et précisé cette notion. Ainsi, chez les Echinodermes (E. Godlewski jun. Masing, Schaxel, J. Bury), il semble bien que le cytoplasme de l'œuf possède une réserve chromatoplastique progressivement utilisée pendant la segmentation et qui ne se renouvelle pas. Elle est complètement épuisée quand les blastomères sont devenus assez nombreux et assez petits pour n'être plus que des *cellules* de taille normale. Chez l'oursin, il y en a, à ce moment, 64.

Il résulte de tous ces faits que quand un œuf se segmente, son cytoplasme se découpe en des territoires de plus en plus petits en même temps que la réserve chromatique qu'il contient est absorbée par les noyaux. Cette absorption est achevée au moment même où la relation nucléo-plasmatique normale est établie dans les blastomères, et où, par conséquent, ceux-ci peuvent prendre le nom de cellules. La segmentation est alors accomplie; on peut donner le nom de blastula à l'aggrégat de blastomères dont se compose l'œuf à ce stade, quelle que soit la forme qu'il affecte; une nouvelle étape va pouvoir commencer, bien distincte de celle qui se termine.

Dans la suite, en effet, entre deux divisions successives, les cellules-filles reprendront toujours la taille de leur mère avant une nouvelle mitose; elles s'accroîtront, donc elles se nourriront. La segmentation n'a été qu'un découpage, sans dépense d'énergie appréciable (Fauré-Frémiet); après elle seulement débute le développement proprement dit avec les différenciations qu'il comporte.

A cet exposé général, il convient d'ajouter quelques remarques nécessaires. Chez les Vertébrés, à l'exception des Mammifères, quand le stade blastula est atteint, les cellules sont encore volumineuses, et leur taille varie notablement selon les régions. C'est parce que, de par le processus même de la segmentation, chacune d'entre elles renferme plus ou moins de deutoplasme; mais elles vont commencer à l'utiliser; c'est en puisant à ces réserves qu'elles se nourriront et leur volume diminuera encore, au fur et à mesure de cette utilisation. De plus, elles sont dépourvues de réserve chromatique; pourtant d'innombrables divisions nucléaires vont se succéder. Pour y parer, le noyau ne pourra plus se borner à absorber de la chromatine toute faite; il en effectuera la synthèse aux dépens du contenu du corps cellulaire, probablement du deutoplasme.

Biologiquement, la segmentation est donc une étape claire et précise; comme la maturation des produits sexuels, comme la fécondation, elle est un prélude au développement ontogénétique.

INFLUENCE DE LA COMPOSITION DE L'ŒUF SUR LA MARCHE DE LA SEGMENTATION

La segmentation se fait suivant les procédés ordinaires de la division cellulaire et toutes ses lois y trouvent leur application.

Nous savons que la polarité de l'œuf amène toujours le noyau dans l'hémisphère supérieur, même dans les œufs très oligolécithiques, comme ceux de l'Amphioxus et des Mammifères (fig. 3, 36, 39). C'est donc là que s'édifie la première figure de division mitotique ; c'est là que, tout de suite après la fécondation, on trouve le premier fuseau (fig. 39). Or, si la loi de Balfour règle la position du noyau, une autre loi, dite d'O. Hertwig, détermine l'orientation que prendra le fuseau de division ; d'après cette loi, dans un œuf en segmentation, le grand axe du fuseau se place dans le plan de la plus grande quantité de protoplasme. Chez les Vertébrés, il sera donc toujours horizontal et suséquatorial : on pourrait dire latitudinal. Mais, dans ce plan latitudinal les pôles de ce fuseau ne sont pas dans un méridien quelconque ; il en serait peut-être ainsi si l'œuf était à symétrie radiaire pure, mais nous savons que la preuve est faite, pour un certain nombre de Vertébrés (Amphibiens, Oiseaux), que l'organisation de leurs œufs est symétrique bilatérale. Que celle-ci exerce une influence sur la direction que prendront les pôles, cela s'explique aisément, et c'est même vraisemblable, mais l'observation démontre que cette influence pour réelle qu'elle soit, n'est pas très puissante. A vrai dire, tout ce que l'on peut affirmer, sans forcer les faits connus jusqu'ici, c'est que le grand axe du premier fuseau de division a une *tendance* à se placer, soit dans le plan de symétrie bilatérale, soit, ce qui est beaucoup plus fréquent, perpendiculairement à lui ; toutefois, et nous insistons sur ce point, ce n'est qu'une tendance. Ainsi chez Rana fusca le fuseau ne se place perpendiculairement au plan de symétrie que dans moins de la moitié des cas, et dans tous les autres, il est oblique par rapport à lui ou parallèle ; des variations de même ordre se retrouvent chez le triton (von Ebner, Michaelis, O. Hertwig), et elles sont bien plus accusées encore chez les Sélaciens, les Reptiles ou les Oiseaux (Rückert, Nicolas, etc.).



Figure 43. — Œuf segmenté en deux d'Amia calva (d'après Whitman et Eycleshymer).

Quoi qu'il en soit, le fuseau étant toujours latitudinal, en vertu des lois de la mitose le plan de séparation des deux premiers blastomères, qui est toujours perpendiculaire à son grand axe, sera vertical et passera par les deux pôles de l'œuf, suivant l'un des méridiens (fig. 39, 40). Seulement, il est une loi de la mitose dont l'application, dans le cas particulier de l'œuf a, comme on le verra par la suite, des conséquences considérables : le cloisonnement cellulaire, la cytodiérèse, marche d'autant plus rapidement que la richesse du cytoplasme en protoplasme actif est plus grande. Il débutera donc toujours, même dans les œufs oligolécithiques, au pôle supérieur, et se propagera à partir de là avec une vitesse d'autant plus décroissante, que la surcharge deutoplasmique deviendra plus considérable. Il aura vite atteint le pôle inférieur chez l'Amphioxus et les Mammifères, de plus en plus tardivement chez les Cyclostomes, les Amphibiens et les Ganoïdes (fig. 43). Dans les

œufs télolécithiques, où la masse deutoplasmique est presque complètement dépourvue de protoplasme, non seulement il n'arrive jamais au pôle inférieur, mais il ne dépasse pas le disque germinatif et la grande majorité de l'œuf reste ainsi indivise (fig. 44).

Or, ce qui est vrai pour le premier plan de segmentation l'est aussi pour tous ceux qui lui succèdent, et il s'ensuit que l'on peut, d'après ce caractère, établir une nouvelle classification des œufs : les œufs oligolécithiques et lécithiques subissent une segmentation totale et sont appelés *holoblastiques* ; les œufs télolécithiques sont à segmentation partielle et portent le nom de *méroblastiques*.

Une très courte période de repos suit la télophase de la première mitose de segmentation, puis sans attendre que le cloisonnement cellulaire ait atteint

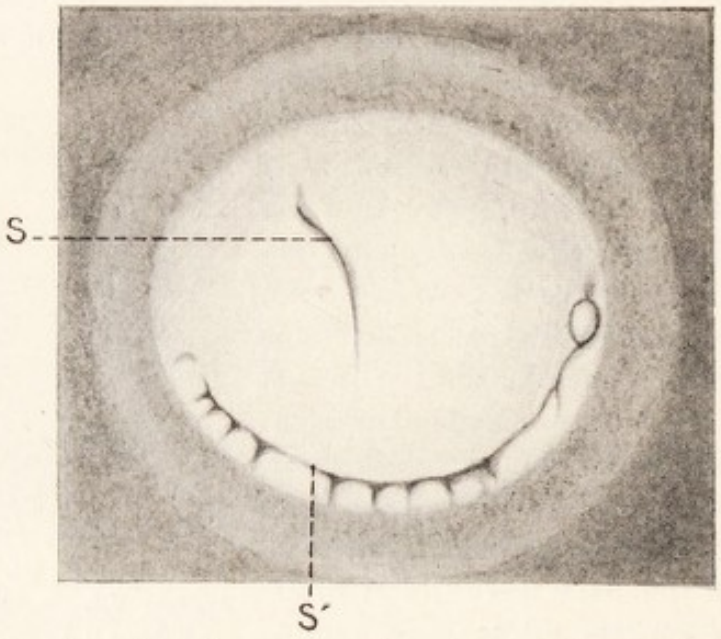


Figure 44. — Premier sillon de segmentation de l'œuf de torpille (d'après Rückert). *S*, sillon principal ; *S'*, sillons accessoires dus aux spermatozoïdes surnuméraires.

le pôle inférieur, les deux noyaux édifient synchroniquement un nouveau fuseau, préparant la division en quatre blastomères. Par la même application des lois de Balfour et d'O. Hertwig, le second fuseau est encore dans l'hémisphère supérieur et horizontal, mais son grand axe est parallèle au premier plan de segmentation, en raison même de la forme des blastomères dans lesquels ils se trouvent. Après l'anaphase de la mitose, et toujours en vertu des lois qui la régissent, un second plan de segmentation part du pôle supérieur pour s'étendre vers le bas avec la même vitesse et dans les mêmes limites que le premier, auquel il est exactement perpendiculaire. Vus du pôle supérieur, les quatre blastomères, dans les œufs de tous les Vertébrés, sont séparés par deux profonds sillons qui se coupent en croix au niveau ou au voisinage immédiat du pôle (fig. 45).

La troisième division commence sans retard, mais ici les conditions diffèrent, tant au point de vue du volume que de la surcharge des œufs.

Dans les oligolécithiques et dans les lécithiques encore relativement petits (Ammocète, Rana fusca, Triton, Ganoïdes cartilagineux), l'œuf est très régulièrement divisé en quatre quartiers configurés de telle façon (fig. 45), que le plan de la plus grande quantité de protoplasme n'est plus horizontal, mais bien vertical dans chacun des blastomères. Le nouveau fuseau de division va donc, lui aussi, prendre cette orientation. Il sera vertical, mais encore logé pour la plus grande partie, sinon en totalité, dans l'hémisphère supérieur. Après l'anaphase, le plan de division cellulaire, perpendiculaire au fuseau, partira de la surface de l'œuf suivant un plan latitudinal situé plus ou moins au-dessus de l'équateur selon l'abondance du deutoplasme et, s'enfonçant dans la profondeur, coupera chaque blastomère en deux qui sont superposés l'un à l'autre et seront de taille différente : le supérieur plus petit, l'inférieur plus gros. L'œuf se trouve ainsi divisé en huit blastomères dont quatre, supé-



Figure 45. — Œuf d'Amia calva segmenté en 4 (d'après Whitman et Eycleshymer).

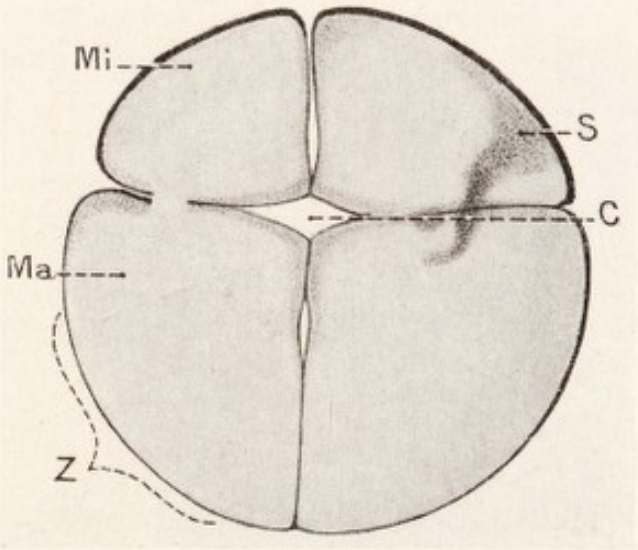


Figure 46. — Coupe sagittale et un peu latérale d'un œuf de grenouille segmenté en 8. *C*, cavité de segmentation ; *Mi*, micromères ; *Ma*, macromères ; *S*, traînée spermatique ; *Z*, zone du croissant gris.

rieurs, sont des micromères, les quatre autres, inférieurs, étant des macromères. La différence de taille, très faible chez l'Amphioxus et les Mammifères est fort accusée déjà chez l'Ammocète et les Amphibiens (fig. 46).

Pour ne pas compliquer l'exposé, poursuivons sur ces œufs relativement petits la marche ultérieure de la segmentation. La quatrième mitose n'est plus synchronique ; elle débute dans les micromères, plus riches en protoplasme et est plus lente dans les macromères. Dans tous, le grand axe du fuseau est redevenu horizontal et, par conséquent, le plan de segmentation est vertical. L'œuf passe ainsi du stade à huit, à un stade à douze, puis à seize blastomères, dont huit micromères et huit macromères.

A partir de ce moment, les divisions se succèdent sans arrêt, les mêmes causes continuant à produire les mêmes effets ; mais il est impossible et il serait d'ailleurs fastidieux de les décrire en détail. L'étude du lignage cellulaire

qui a été si fructueuse chez les Tuniciers et chez une foule d'Invertébrés, n'a rien donné jusqu'ici chez les Vertébrés.

Notons seulement que la segmentation continue à marcher plus vite dans l'hémisphère supérieur que dans l'inférieur, et que jusqu'à la fin, les cellules du pôle inférieur sont plus grosses, parce que plus chargées de deutoplasme que celles de l'hémisphère supérieur ; dans la région équatoriale, micromères et macromères se continuent par transitions ménagées (fig. 47) : c'est la zone marginale (Götte).

Dans les œufs lécithiques plus gros que ceux dont il vient d'être question (certains Urodèles, Dipneustes, Amia calva, Lepidosteus), la région polaire, riche en protoplasme, ébauche déjà la calotte ou disque germinatif des œufs télolécithiques ; la différence avec l'hémisphère inférieur est déjà très grande, ce qui provoque quelques conséquences importantes. La troisième division n'est pas latitudinale, comme chez la grenouille ou le triton, elle est encore verticale, comme les deux premières (fig. 48) et généralement les sillons par lesquels elle se manifeste partent du premier, qui est net et profond. Une division selon un plan latitudinal ne s'en produit pas moins (fig. 49), mais elle est retardée, n'est jamais que la quatrième, voire la cinquième. Elle se fait, dans les gros œufs des Ganoïdes surtout, très près du pôle supérieur et la différence entre les micromères et les macromères qu'elle sépare est considérable.

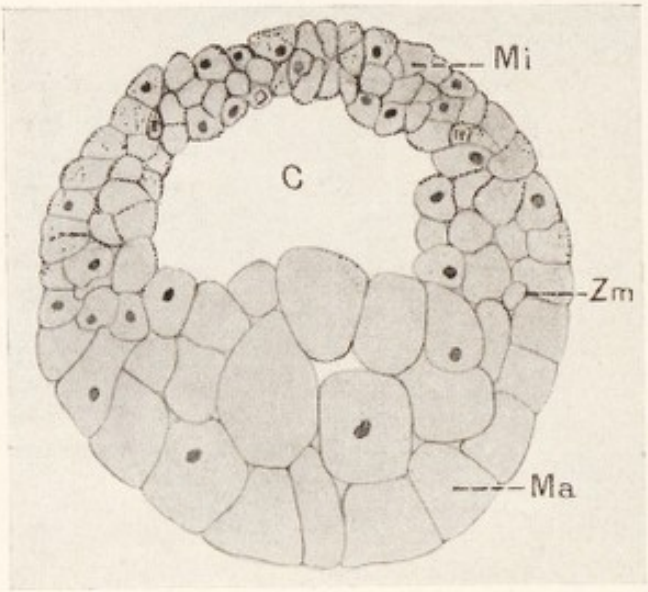


Figure 47. — Jeune blastula d'Axolotl. Coupe verticale. *C*, cavité de segmentation ; *Mi*, micromères ; *Ma*, macromères ; *Zm*, zone marginale.

Néanmoins, dans les plus gros œufs d'Amphibiens (Necturus, etc.) et dans ceux des Dipneustes, la segmentation se poursuit rapidement tant dans les macromères que dans les micromères et le résultat final est, à peu de chose près, celui que nous connaissons déjà ; il est simplement plus tardif. Mais il en est autrement chez les Ganoïdes osseux (fig. 50) qui forment une heureuse transition avec les méroblastiques. La segmentation des micromères se poursuit rapidement, tandis qu'à partir de l'équateur et jusqu'au pôle inférieur, les macromères trop chargés d'enclaves ne se divisent qu'avec une extrême lenteur. Aussi la zone de transition entre les deux (zone marginale) est-elle ici tout à fait brusque. A des stades avancés où la segmentation est achevée ou à peu près (fig. 51), l'œuf se compose d'une large calotte de petits micromères, coiffant une masse de gros macromères dans lesquels la division ne se fait plus ou bien est irrégulière ; ces macromères ne sont plus de véritables

cellules embryonnaires, mais bien des masses deutoplasmiques nucléées ou même plurinucléées dont l'embryon ne se servira plus que pour les nécessités de sa nutrition.

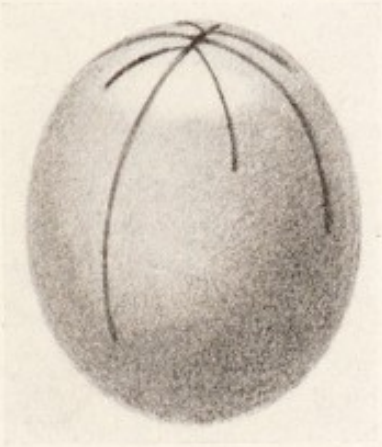


Figure 48. — Œuf d'Amia calva segmenté en 8 (d'après Whitman et Eycleshymer).

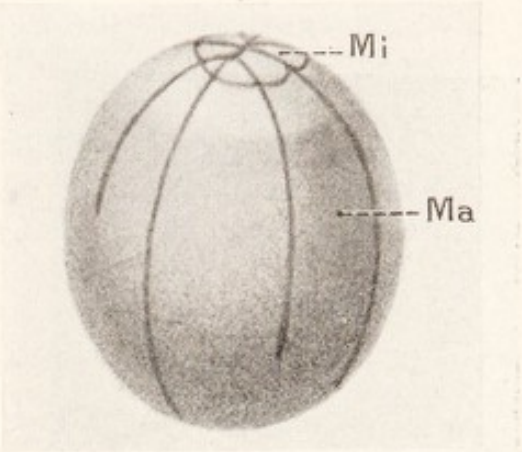


Figure 49 — Apparition du premier sillon horizontal dans l'œuf d'Amia calva (d'après Whitman et Eycleshymer). *Mi*, micromères ; *Ma*, macromères.

Dans les œufs télolécithiques, méroblastiques, dont l'œuf d'Amia ou de Lepidosteus est le prélude, la segmentation est partielle et localisée dans le disque germinatif. Les deux premiers sillons, trace extérieure des plans de

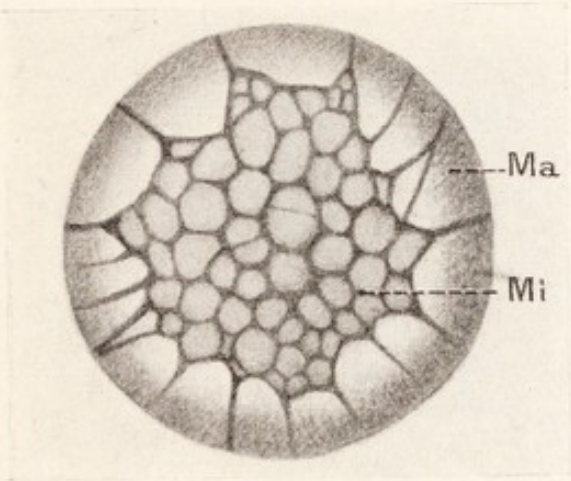


Figure 50. — Œuf segmenté d'Amia calva vu par son pôle supérieur (d'après Whitman et Eycleshymer). *Mi*, micromères ; *Ma*, macromères.

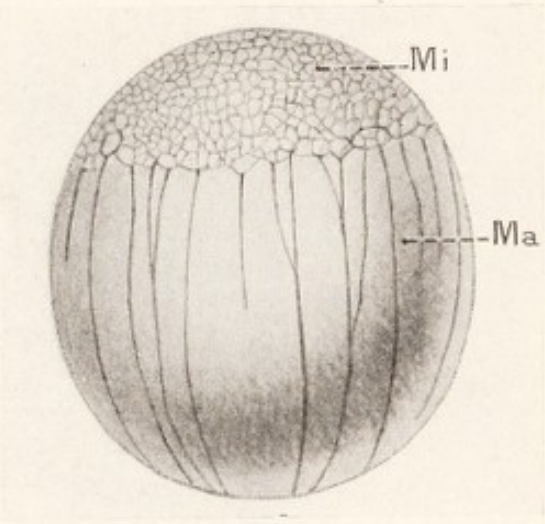


Figure 51. — Œuf segmenté d'Amia calva, montrant la calotte des micromères, au-dessus des macromères (d'après Whitman et Eycleshymer).

division correspondants, sont disposés en croix (fig. 52); les suivants sont verticaux aussi et partent, sans ordre apparent, des branches de cette croix. D'autres, les réunissent entre eux et découpent la surface du disque en une série de champs polygonaux (fig. 53) dont les marginaux sont simplement

plus grands que les autres. En coupe, un disque à ce stade se montre formé d'un amas compact de cellules moulées les unes sur les autres et reposant sur la masse toujours indivise du deutoplasme nutritif.

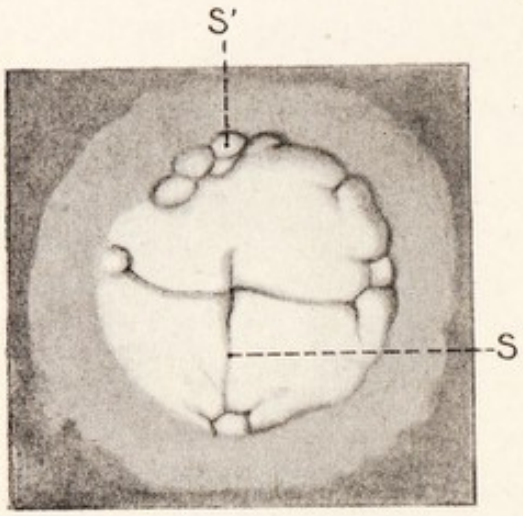


Figure 52. — Disque germinatif de torpille segmenté en 4 (d'après Rückert). *S*, sillons de segmentation ; *S'*, sillons accessoires.

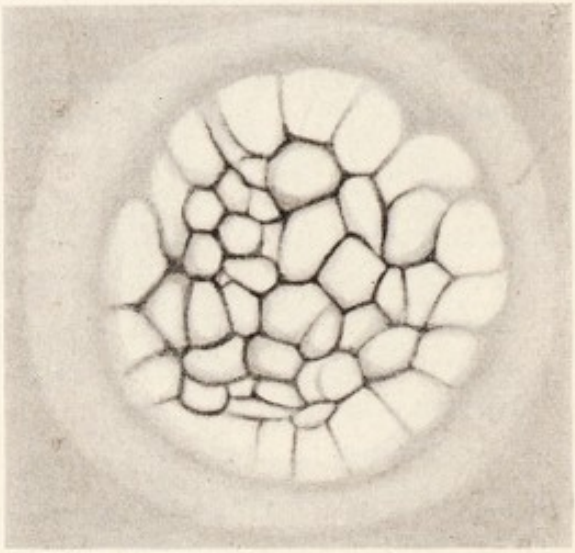


Figure 53. — Disque germinatif de Scyllium canicula en voie de segmentation (d'après Rückert). Mosaïque de blastomères. Les sillons accessoires ont disparu.

Un détail, pourtant, retiendra encore notre attention. Quand on examine en surface un disque germinatif de Sélacien, de Téléostéen ou même de Rep-

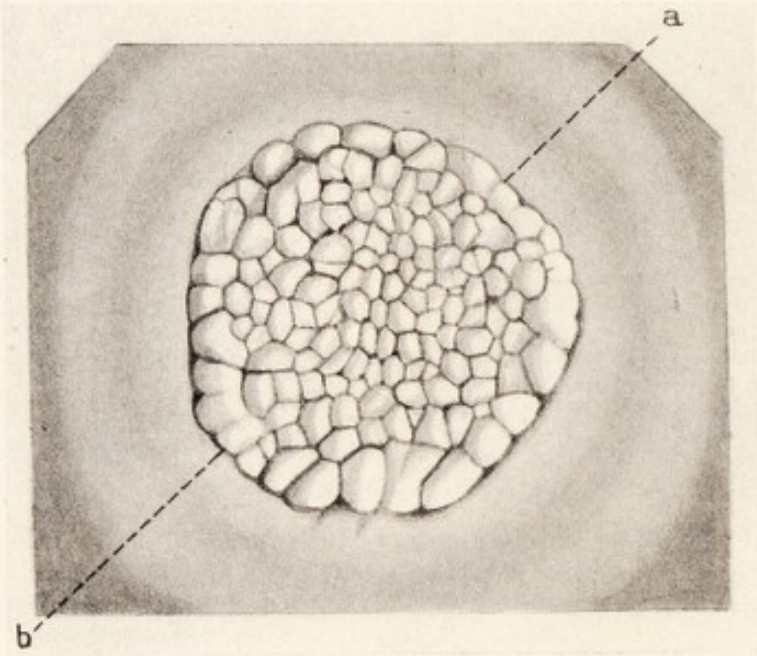


Figure 54. — Disque germinatif de Scyllium canic. en voie de segmentation (d'après Rückert). *a-b*, plan de symétrie bilatérale.

tile ou d'Oiseau (fig. 54), à un stade où les blastomères sont encore assez volumineux pour que leur délimitation soit aisée, on remarque que leurs

dimensions ne sont pas les mêmes partout. Non seulement ceux qui occupent le bord marginal sont plus grands, mais même dans la partie centrale les champs polygonaux sont nettement plus petits en une zone limitée que dans le reste (en haut sur la figure 54) ; la segmentation y a donc marché plus vite et cela suffit pour qu'un seul plan (oblique dans la figure) puisse couper ce disque en deux moitiés qui soient l'image l'une de l'autre. Le disque germinatif segmenté d'un œuf méroblastique est donc à symétrie bilatérale ; il est composé d'une moitié droite et d'une moitié gauche. Or, la marche de la segmentation étant en étroite connexité avec la composition cytoplasmique de l'œuf fécondé, il est légitime d'attribuer à ce dernier une symétrie de même ordre.

Une autre preuve en existe d'ailleurs : si l'on examine attentivement les premières étapes de la segmentation de l'œuf de grenouille, dont la symétrie bilatérale est si nettement visible dans l'œuf fécondé, on remarque très facilement que la segmentation marche un peu plus vite dans la moitié de l'œuf où se trouve le croissant gris que dans l'autre (O. Schultze). Ainsi par exemple, des quatre premiers micromères formés, les deux antérieurs (côté du croissant gris) sont légèrement plus petits que les autres (fig. 46). Des faits exactement analogues ont été observés chez l'Amphioxus par Cerfontaine, qui a montré qu'au point de vue de ses localisations germinales et de sa symétrie bilatérale, cet œuf est exactement comparable à celui de Rana fusca.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Voir à la fin du chapitre IV.

CHAPITRE II

FORMATION DE LA BLASTULA ET DE LA CAVITÉ DE SEGMENTATION DANS LES ŒUFS HOLOBLASTIQUES

On distingue habituellement, depuis Balfour, dans la segmentation totale des holoblastiques, trois degrés : égale, subégale, inégale. Mais chez les Chordés la segmentation égale n'existe pas : dans l'œuf d'Amphioxus le troisième sillon est nettement latitudinal et les blastomères inférieurs sont des macromères. Au fur et à mesure qu'on s'élève dans la série, l'inégalité s'exagère pour prendre chez les Ganoïdes (Amia et Lepidosteus) des caractères tels que la segmentation en devient presque partielle. Quant à l'œuf des Mammifères, sa segmentation est très légèrement subégale, mais elle est, dans ses conséquences, tellement différente de toutes les autres qu'il devient nécessaire d'en faire une catégorie spéciale.

Nous distinguerons donc dans notre exposé : la segmentation subégale de l'Amphioxus ; la segmentation inégale des Pétromyzontes, des Amphibiens et des Dipneustes ; la segmentation intermédiaire des Ganoïdes ; la segmentation partielle des Sélaciens, des Téléostéens, des Reptiles et des Oiseaux ; enfin la segmentation atypique des Mammifères.

AMPHIOXUS

L'embryologie de l'Amphioxus sort de notre cadre puisqu'il n'est pas un Vertébré ; mais il est un Chordé et même à certains points de vue un Chordé très simple. Son développement, dans les phases initiales du moins, est très explicite, très clair, et représente vraiment le premier échelon de la série des complications que l'on rencontrera chez les Vertébrés. C'est à ce titre qu'il nous intéresse et doit être incorporé dans notre description.

Déjà connue depuis longtemps (Kowalewsky, Hatschek), la segmentation de l'œuf d'Amphioxus a été reprise plus récemment par Cerfontaine, qui a apporté aux descriptions anciennes quelques précisions intéressantes.

L'œuf fécondé est non seulement polarisé, mais sa structure est aussi symétrique bilatérale : un seul plan passant par les pôles (le supérieur étant indiqué par la présence d'un globule polaire), le coupe en deux moitiés qui sont

respectivement droite et gauche. La figure 3 est une section passant par ce plan. Tout comme chez les Amphibiens, la symétrie bilatérale se manifeste en ce qu'une moitié de l'œuf, que l'on peut appeler crâniale, est un peu plus riche en protoplasme que l'autre ; c'est elle qui renferme le noyau (fig. 3). Le premier plan de division est vertical ; il passe généralement par le plan de symétrie bilatérale et dans cet œuf peu chargé de réserves, il a vite atteint le pôle inférieur. Le second plan, vertical aussi et perpendiculaire au premier, coupe ce dernier un peu en avant du pôle, de sorte que des quatre blastomères formés, les deux craniaux sont légèrement plus petits que les autres. Ce fait rend la symétrie bilatérale de l'œuf immédiatement visible au simple examen extérieur : la moitié droite et la moitié gauche se composent chacune de deux blastomères de taille inégale.

Le troisième plan, horizontal et légèrement sus-équatorial, sépare quatre micromères de quatre macromères, mais la différence de leur volume n'est pas bien considérable. Tous, par leur surface externe, font une volumineuse saillie sous la membrane dans le liquide périvitellin. Dans le centre de l'œuf, au point où les plans de division horizontaux coupent l'axe vertical, les huit blastomères s'écartent légèrement l'un de l'autre (comparer fig. 46), se limitent par une surface convexe et déterminent ainsi ensemble la formation d'une petite cavité : c'est la cavité de segmentation, ou blastocèle, qu'on désigne encore parfois sous le nom de cavité primaire du corps. Elle est close de toutes parts et ne s'ouvre jamais à l'extérieur comme on l'a dit erronément. Sa signification et son origine réelle ne pourront être bien établies qu'au paragraphe suivant.

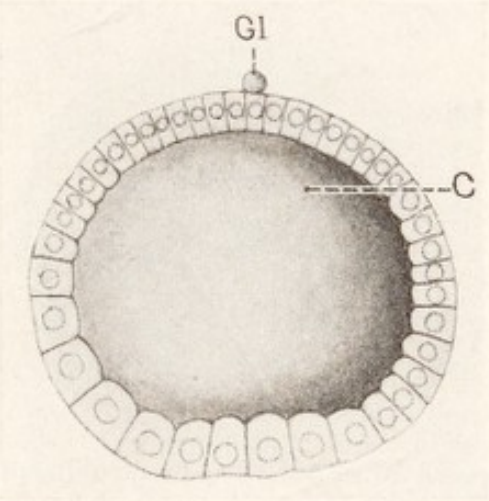


Figure 55. — Blastula d'Amphioxus (d'après Cerfontaine). *C*, cavité de segmentation ; *Gl*, globule polaire.

Dans la suite, micromères et macromères continuent à se diviser suivant des plans radiés, verticaux ou obliques, dont Cerfontaine a bien suivi la succession, mais qui n'ont pour nous qu'un médiocre intérêt. Tant que les blastomères sont peu nombreux, leur surface externe bombée donne à l'œuf entier l'aspect d'une mûre, justifiant le nom de morula qui désigne ce stade. En même temps, la cavité de segmentation grandit, se régularise ; les blastomères s'orientent autour d'elle, se disposant en un rang unique ; enfin, quand la segmentation s'achève, les blastomères, réduits à la taille de cellules ordinaires, constituent une couche d'épithélium cylindrique simple autour d'une vaste cavité de segmentation sphérique (fig. 55). La Blastula ainsi constituée est plus simple et plus typique que chez n'importe quel Vertébré. Son volume n'est pas sensiblement supérieur à celui de l'œuf fécondé ; sa surface externe est lisse, pourvue de cils vibratiles. Les cellules de la région du pôle inférieur sont nettement plus volumineuses et plus chargées d'en-

claves que celles du pôle supérieur, mais entre elles existent toutes les transitions possibles.

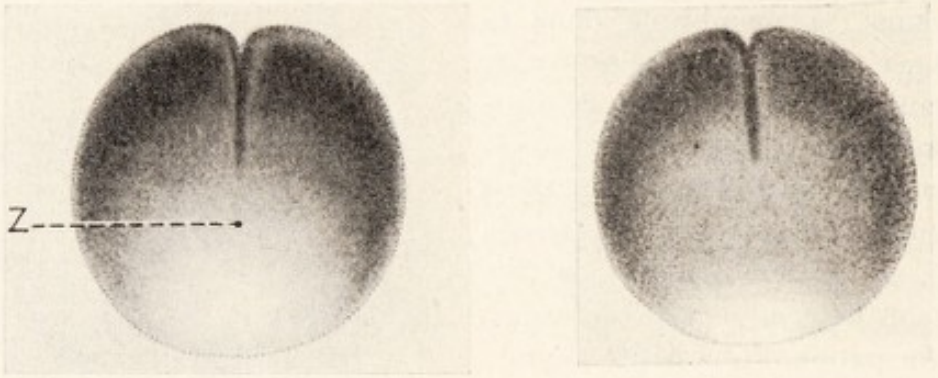
Telle est la Blastula idéale; notre description de l'œuf de l'Amphioxus n'avait d'autre portée que d'en donner une idée précise.

SEGMENTATION INÉGALE

Elle affecte divers degrés; nous caractériserons les principaux d'entre eux, par un type spécialement choisi.

Type Rana fusca. — On le rencontre chez la plupart des Anoures; parmi les Urodèles, chez le Triton, l'Axolotl et d'autres encore; il est en outre caractéristique des Petromyzontes.

Nous connaissons la symétrie bilatérale de l'œuf fécondé, déterminée par le croissant gris. Les trois premiers sillons de segmentation sont exactement analogues à ceux de l'Amphioxus, si ce n'est que la différence entre micro-



Figures 56 et 57. — Œuf de grenouille en voie de se segmenter en deux (d'après O. Schultze). Fig. 56, l'œuf est vu du côté du croissant gris *Z*; Fig. 57, vue du côté opposé.

mères et macromères est un peu plus accentuée (fig. 46, 58). Le croissant gris, qui se maintient longtemps intact, permet de constater clairement que dans la moitié de l'œuf qu'il occupe, les blastomères sont de taille un peu moindre et que la segmentation y marche un peu plus vite (fig. 56, 57, 58, 60).

L'œuf passe aussi par un stade morula (fig. 59) dont l'aspect s'efface au fur et à mesure que les blastomères se rapetissent.

Il nous faut insister ici sur quelques points importants dont l'œuf de Rana fusca permet aisément l'étude.

Ainsi qu'on peut le voir sur la fig. 46, la traînée laissée par le spermatozoïde se maintient, non seulement jusqu'au stade à huit blastomères, mais bien au delà encore, jusqu'au moment où la gastrulation va commencer (O. Schultze). Or elle marque le méridien de symétrie bilatérale; sur les coupes elle permet, par un simple coup d'œil, d'en déterminer le plan et est, de ce chef, un point de repère particulièrement précieux. Dans les cas que l'on peut appeler typiques, elle est coupée en deux par le premier plan de segmentation, qui coïncide avec le plan de symétrie (fig. 61); mais c'est loin d'être constant : dans plus de 50 0/0 des cas, cette coïncidence n'existe pas,

et la traînée spermatique fait, avec le premier plan de division, tous les angles possibles, jusqu'au droit (fig. 38 et 61). La fixité absolue du méridien de symétrie bilatérale qui se maintient intégralement pendant tout le développement, contraste donc remarquablement avec l'orientation des plans suivant lesquels la segmentation s'opère et démontre qu'il n'y a pas entre les deux de relation de causalité absolue.

Chez la grenouille comme chez l'Amphioxus, dès le stade à huit blastomères (fig. 46 et 58), apparaît la première trace de la cavité de segmentation. Elle reconnaît manifestement comme origine un écartement des blastomères, dans l'axe de l'œuf, au point d'union des micromères et des macromères; cet écartement est dû à l'accumulation d'une petite quantité de liquide en cet endroit; ce n'est pas de l'eau pure: il renferme des substances albumineuses, des grains, des plaquettes deutoplasmiques et se coagule par les réactifs fixateurs. Il n'a donc pas pour origine de l'eau venue de l'extérieur; il est un pro-

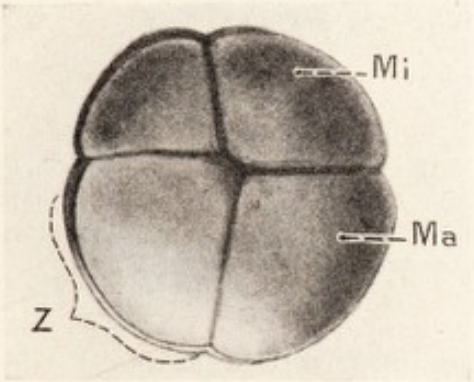


Figure 58. — Œuf de grenouille segmenté en huit (d'après O. Schultze). Vu par la face latérale gauche. *Mi*, micromères; *Ma*, macromères; *Z*, croissant gris.



Figure 59. — Morula de grenouille, vue du côté du croissant gris (d'après O. Schultze).

duit de l'activité des blastomères qui secrètent ou excrètent ses éléments constitutifs (Morgan, Herlant, Ruffini, etc.). On pourrait considérer ce processus comme un prolongement de la rétraction de l'œuf, après la fécondation et le mettre en parallèle avec la deutoplasmolyse de l'œuf des Mammifères.

Dans la suite, les blastomères continuent à se multiplier, la cavité de segmentation grandit en vertu de l'activité des cellules qui la circonscrivent. D'abord elle est délimitée par une seule couche de gros blastomères : micromères à la voûte, macromères au plancher, intermédiaires à l'équateur. Puis les axes des fuseaux mitotiques deviennent divers, la paroi blastocélienne se stratifie dans toutes ses parties (fig. 62). La voûte, relativement mince au pôle supérieur, s'étend en s'épaississant un peu vers l'équateur où commence la zone marginale ou de transition; au delà de celle-ci toute la moitié inférieure de la blastula est formée d'une masse compacte de macromères moulés les uns sur les autres, très abondamment chargés de plaquettes deutoplasmiques (fig. 62, comparer avec fig. 47). La constitution du germe se maintient sous cet aspect jusqu'à l'achèvement de la segmentation; le seul

changement est la réduction constante de la taille des cellules qui conservent d'ailleurs intégralement leur charge deutoplasmique.

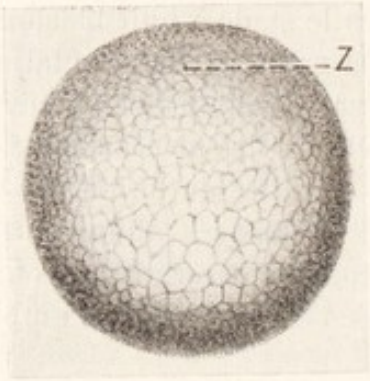


Figure 60. — Blastula de grenouille vue par son hémisphère inférieur (d'après O. Schultze). Le croissant gris *Z*, en haut, indique la moitié craniale de la blastula.

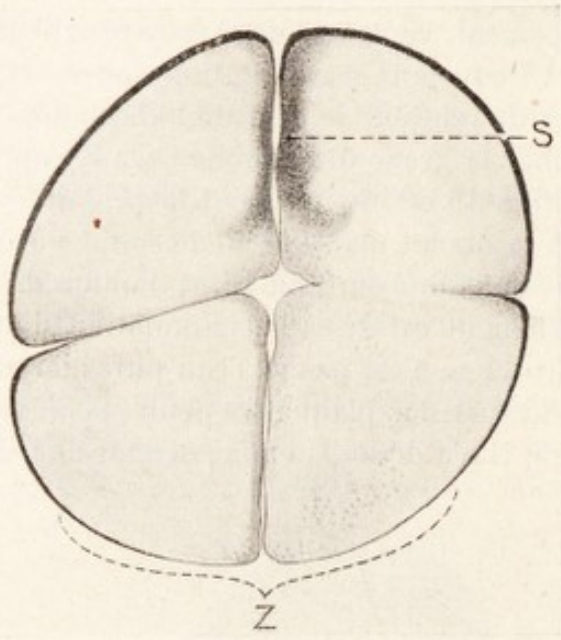


Figure 61. — Œuf de grenouille segmenté en quatre. La traînée spermatique *S* est dans le plan de symétrie bilatérale et de première segmentation. *Z*, zone du croissant gris.

On voit donc que ce qui distingue la blastula de l'Amphioxus de celle de la grenouille, c'est que, dans cette dernière, la cavité de segmentation est tout entière dans l'hémisphère supérieur ; son plancher est notablement plus épais que sa voûte ; partout ses parois au lieu d'être faites d'un simple épithélium, sont formées de plusieurs couches de cellules moulées les unes sur les autres.

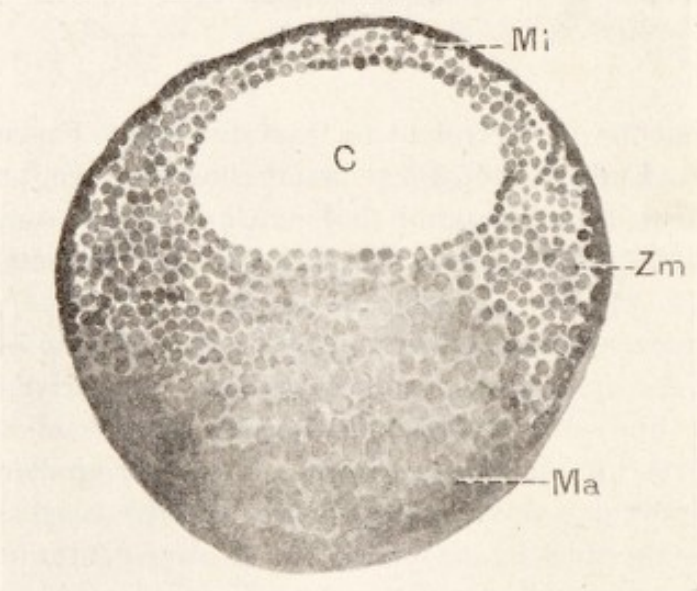


Figure 62. — Blastula de grenouille. *C*, cavité de segmentation ; *Mi*, micromères ; *Ma*, macromères ; *Zm*, zone marginale.

Dans l'œuf d'Ammocète (M. Schultze, Götte, de Sélys-Longchamps) les choses se passent à peu près comme chez Rana, mais la segmentation est cependant moins inégale, la cavité de segmentation n'est pas tout entière sus-équatoriale, elle entame légèrement l'hémisphère inférieur ; enfin à sa voûte, dans la région polaire, les cellules sont rangées en une seule couche.

Type Dipneuste. — On le retrouve avec assez de pureté chez certains Urodèles à gros œufs : Salamandre (Grönroos), Necturus, Cryptobranchus (Smith), etc. Il ne diffère d'ailleurs guère de celui qui vient d'être décrit.

L'œuf est plus gros, plus encombré de réserves et surtout sa différenciation polaire est plus accusée ; il en résulte, ainsi qu'il a déjà été dit, que les troisième et quatrième plans de segmentation sont encore verticaux (fig. 63). Le premier plan latitudinal apparaît aussi très au-dessus de l'équateur et s'est déjà établi avant que les premiers sillons verticaux n'aient atteint le pôle inférieur.

L'inégalité de la segmentation est donc très marquée et il en découle cette conséquence que la cavité de segmentation apparaît et se développe plus haut encore que chez Rana : son plancher est nettement sus-équatorial, et sous

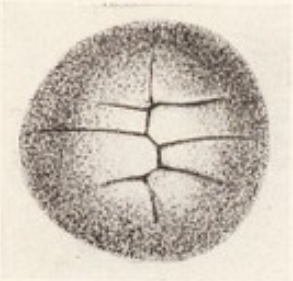


Figure 63. — Troisième stade de la segmentation dans l'œuf de Cryptobranchus (d'après B. G. Smith). Les sillons de 3e ordre sont verticaux.

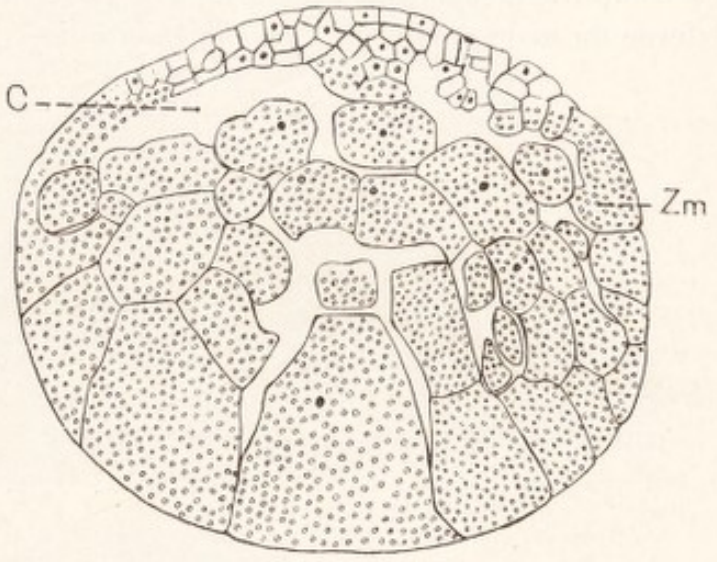


Figure 64. — Jeune blastula non achevée de Salamandre (d'après Grönroos). *C*, cavité de segmentation ; *Zm*, zone marginale.

elle se trouve la masse principale de l'œuf, compacte, formée de grosses cellules bourrées de plaquettes vitellines (fig. 64). Cette masse est même si épaisse et étendue, son volume est tel, que jamais la cavité de segmentation n'atteint les dimensions qu'elle a chez les Amphibiens anoures. Au fur et à mesure que l'on se rapproche de la segmentation partielle, on constate donc le refoulement progressif du blastocèle vers la région polaire et une réduction parallèle dans son amplitude.

SEGMENTATION INTERMÉDIAIRE

(*Amia*, *Lepidosteus*, *Acipenser*, *etc. et probablement Polypterus*).

Nous en avons déjà décrit l'aspect extérieur au chapitre précédent, et nous n'y reviendrons pas, mais l'étude de coupes pratiquées sur des œufs à des

stades de plus en plus avancés permet de relever quelques particularités nouvelles et intéressantes.

Une coupe de ce genre prise dans un œuf d'Amia calva au stade dont la figure 50 donne une vue d'ensemble, montre l'ébauche de la cavité de segmentation (fig. 65). Elle n'est qu'une fente étroite, délimitée en haut (vers le pôle) par deux couches de quelques gros blastomères, en bas, c'est-à-dire à son plancher, par une ligne régulière : celle-ci n'est autre que la face supérieure de deux ou trois gros macromères dont les plans de séparation sont très loin d'avoir atteint le pôle inférieur. Voûte et plancher se mettent en continuité par une courte zone marginale, où se trouvent situés les noyaux en mitose des gros macromères. L'axe de ces mitoses est fréquemment, mais pas toujours, orienté suivant l'un des méridiens et il en résulte que quand s'accomplira la division cellulaire, elle isolera, de la partie supérieure et externe du macromère, un nouveau micromère. Les divisions de ce genre se

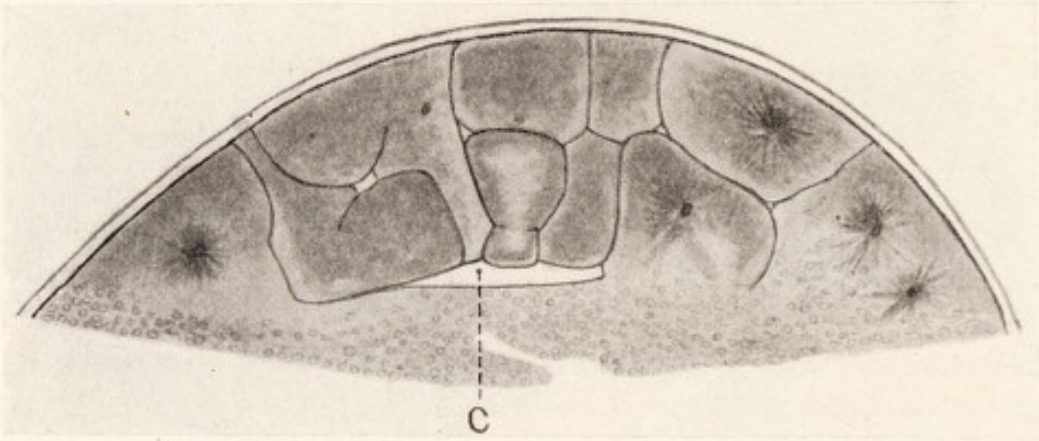


Figure 65. — Coupe d'œuf d'Amia calva à un jeune stade de la segmentation. *C*, cavité de segmentation. La partie supérieure de l'œuf est seule représentée dans cette figure et dans les suivantes.

succédant, nombreuses, de stade en stade, la calotte des micromères s'étend et descend progressivement vers l'équateur (comparer fig. 65 et 68). Grâce à ce processus, et grâce aussi à leurs mitoses propres, le nombre de ces micromères croît considérablement tandis que leur taille se réduit de plus en plus.

Pendant ce temps, dans les macromères, énormes comme l'indiquent les figures (fig. 49 et 51), se produisent aussi des karyocinèses d'un autre ordre ; elles sont horizontales, en ce sens que leurs fuseaux sont disposés radiairement. Mais ces cinèses nucléaires ne sont pas immédiatement suivies d'une cytodiérèse ; leur seul résultat est de parsemer de quelques noyaux le plancher de la petite cavité de segmentation des jeunes stades (fig. 67), et dès lors, ces noyaux, ou du moins la plupart d'entre eux, se comportent comme leurs congénères de la zone corticale : ils se divisent de telle sorte que leur fuseau se place verticalement, et à la télophase, le noyau-fille supérieur entraîne avec lui un corps cytoplasmique chargé de deutoplasme abondant et clair ; il fait d'abord une simple saillie dans la cavité de segmentation, mais il ne tarde pas à se mêler aux micromères de la voûte (fig. 67). On le reconnaît

longtemps à son aspect plus clair, à ses grains vitellins plus gros et plus brillants.

Ce processus très particulier a pour résultat de faire disparaître la cavité de segmentation, qui n'est plus représentée, en fait, que par des espaces intercellulaires irréguliers (fig. 66 et 67).

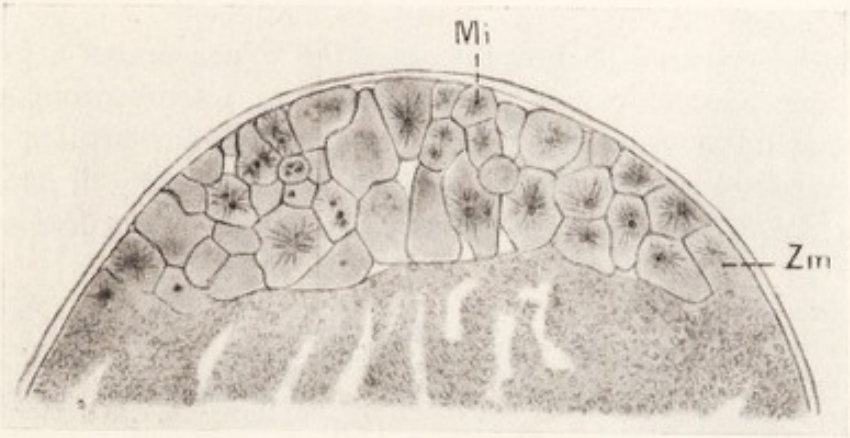


Figure 66. — Coupe d'œuf d'Amia calva en segmentation. *Mi*, micromères ; *Zm*, zone marginale.

Dans la suite, la production de micromères marginaux se poursuit encore vers le bas, et le disque germinatif s'étale en une large calotte (fig. 68). Sur des coupes, on observe que cette calotte est partout, sauf suivant son bord terminal, formée d'une lame de petites cellules stratifiées en six ou sept cou-

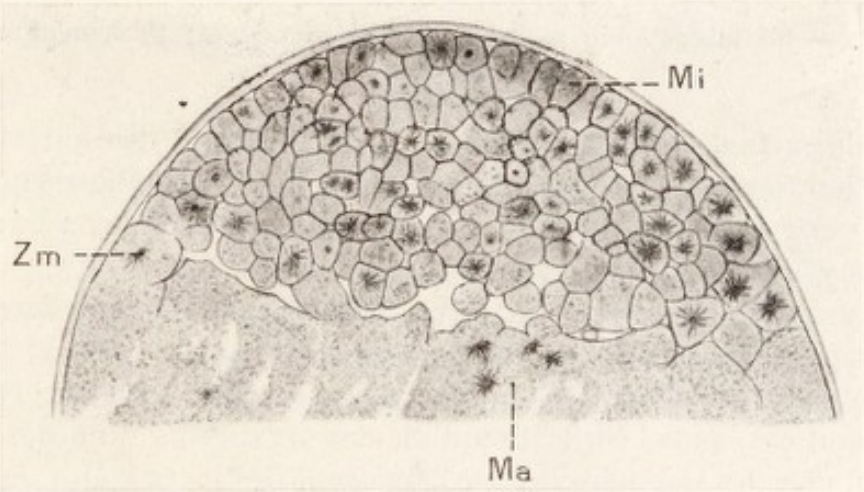


Figure 67. — Coupe d'œuf d'Amia calva en segmentation. *Mi*, micromères; *Ma*, zone des macromères nucléés et en mitose ; *Zm*, zone marginale.

ches, séparée par une fente ou même une simple ligne claire, d'une assise de cellules volumineuses dont l'origine aux dépens des macromères n'est pas douteuse. Au niveau du bord du disque germinatif, lame et assise se mettent en continuité. La fente qui partout ailleurs s'interpose entre elles est le seul vestige d'une cavité de segmentation : celle-ci est virtuelle et le restera dans le cours du développement ultérieur.

L'assise cellulaire qui en forme la paroi inférieure est très remarquable-

ment composée. Suivie de haut en bas (fig. 68), elle est constituée d'abord d'éléments peu volumineux, riches en deutoplasme, arrondis, bien délimités ; puis ils deviennent plus grands, sont souvent binucléés ; plus bas encore on ne trouve plus que d'énormes macromères, renfermant deux, trois ou plusieurs noyaux disséminés, au repos ou en mitose et qui ont en somme la signification de masses syncytiales bourrées de deutoplasme ; il semble que des cellules continuent encore, par places, à s'en détacher.

Chez Acipenser Sturio (Bashford Dean) et les Acipensérides en général, ces masses ne persisteraient pas et finiraient par se résoudre tout entières en cellules isolées uninucléées. Chez Amia et chez Lepidosteus il n'en est pas ainsi ; on les retrouve à des stades avancés et elles n'ont que la valeur de réserves nutritives que l'embryon assimilera au cours de son développement ;



Figure 68. — Blastula d'Amia calva. *Zm,* zone marginale ; *M,* membrane pellucide de l'œuf.

c'est en cela surtout que les Ganoïdes osseux diffèrent des autres formes à segmentation totale. Ils ne sont, en quelque sorte, holoblastiques qu'en apparence ; car une partie de leur blastula — si l'on peut employer ce mot ici — n'est plus embryogène à proprement parler : une disjonction s'y est produite, partielle et mal limitée, mais qui va se présenter avec ses caractères définitifs dans les œufs méroblastiques. Tandis que toutes les cellules de la blastula d'un Amphioxus ou d'une grenouille jouent un rôle, petit ou grand, mais direct en tout cas, dans l'édification d'un des organes ou d'un des tissus de l'embryon, chez les Ganoïdes il en est qui sont destinées à être tout entières digérées et assimilées.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Voir à la fin du chapitre IV.

CHAPITRE III

FORMATION DE LA BLASTULA DANS LES ŒUFS MÉROBLASTIQUES. SYNCYTIUM VITELLIN

Les œufs des Sélaciens, des Téléostéens, des Reptiles et des Oiseaux sont à segmentation partielle ; leur différenciation polaire extrême, la localisation presque exclusive du protoplasme dans un disque relativement mince et de minime étendue (fig. 4) font que les plans de division n'entament que lui, laissant indivise la masse principale de l'œuf. Le disque prend le nom de disque germinatif ou blastodisque et son découpage en blastomères s'appelle segmentation discoïdale. Une de ses conséquences les plus remarquables est la formation à la surface du deutoplasme d'un organe de nutrition particulier : le syncytium vitellin.

SÉLACIENS

Un grand nombre de travaux ont été consacrés à la segmentation de l'œuf des Sélaciens, et au point de vue descriptif, elle est aujourd'hui bien connue (Katschensko, Samassa, His, et surtout Rückert). Leurs œufs sont très gros, tous télolécithiques, et tous aussi à segmentation discoïdale. L'exception apparente que présente Cestracien (Bashford Dean) est certainement due à une confusion de plissements superficiels du vitellus avec des sillons de division.

Le blastodisque de l'œuf de Torpedo ou de Pristiurus est une plaque lenticulaire de cytoplasme chargé de fines granulations vitellines ; elle repose par sa face profonde, convexe, dans une dépression de la grosse masse deutoplasmique (fig. 4), composée de plaquettes brillantes et volumineuses mélangées à des grains plus fins. Au point de contact du disque germinatif et du deutoplasme, règne une mince couche intermédiaire ou de transition ; la partie marginale de cette couche, qui affleure à la surface de l'œuf, est appelée rempart germinatif ou rempart vitellin. Quand on examine l'œuf entier de face, ce rempart apparaît comme un anneau entourant et délimitant le blastodisque. Dès avant la fécondation, et plus encore après qu'elle s'est faite, l'anneau est un peu plus épais dans une partie de son trajet que dans le reste.

Cela permet de tracer un plan le coupant en deux moitiés symétriques ; l'œuf est donc symétrique bilatéral.

Nous avons vu que l'œuf des Sélaciens est normalement polyspermique (Rückert), mais qu'un seul spermatozoïde est vraiment fécondant. Les spermatozoïdes accessoires sont rejetés dans la couche intermédiaire ou dans son voisinage immédiat et le plus grand nombre se trouve à proximité du rempart germinatif. Le noyau de segmentation, formé par l'accolement des pronuclei mâle et femelle, occupe une position un peu excentrique dans la partie la plus épaisse du blastodisque (fig. 41).

Il se divise deux fois avant tout clivage apparent du cytoplasme ; dans ces divisions, l'axe du fuseau est placé horizontalement ; au moment de la troisième prophase, le blastodisque se divise en quatre blastomères séparés par deux plans qui se coupent en croix (fig. 52) et se succèdent à bref intervalle. A ce même stade, dans la région du rempart germinatif, se creusent quelques encoches superficielles, radiairement orientées ; elles sont éphémères et dis-

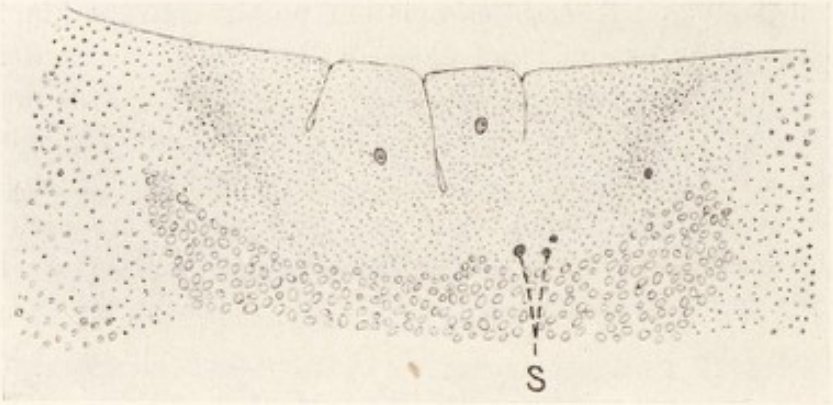


Figure 69. — Coupe d'un disque germinatif de Torpedo, à un jeune stade de la segmentation (d'après Rückert). *S*, spermatozoïdes surnuméraires.

paraissent bientôt sans laisser de traces (fig. 53) ; elles répondent à une tentative infructueuse de segmentation, ébauchée par les spermatozoïdes accessoires.

Dans le blastodisque proprement dit, les mitoses se poursuivent régulièrement et *synchroniquement* sept fois de suite, jusqu'à sa subdivision en 128 segments. Superficiellement, elles aboutissent à une mosaïque de champs polygonaux ou irréguliers limitée par une rangée marginale de blastomères plus gros, en rapport avec le rempart germinatif (fig. 54). Ces champs sont manifestement plus étendus dans une partie du disque que dans l'autre, ce qui lui confère une symétrie bilatérale qui saute aux yeux. Plus tard, la segmentation se poursuit, les dimensions des blastomères se réduisent de plus en plus, la surface du disque redevient lisse et régulière et l'examen extérieur de l'œuf ne montre plus rien d'intéressant.

L'étude des coupes microscopiques va nous permettre de mieux pénétrer l'intimité des processus. On constate d'abord que les 16 premiers blastomères formés sont séparés par des cloisons verticales qui, à partir des sillons superficiels, s'enfoncent à travers le blastodisque jusqu'au voisinage immé-

diat de la zone intermédiaire (fig. 69). A leur base, ces blastomères sont donc restés en continuité; mais dès le stade à 32 cellules, l'orientation des fuseaux de division change ; leur grand axe se place verticalement dans le centre du disque, radiairement sur son pourtour. Il en résulte qu'à la télophase, une

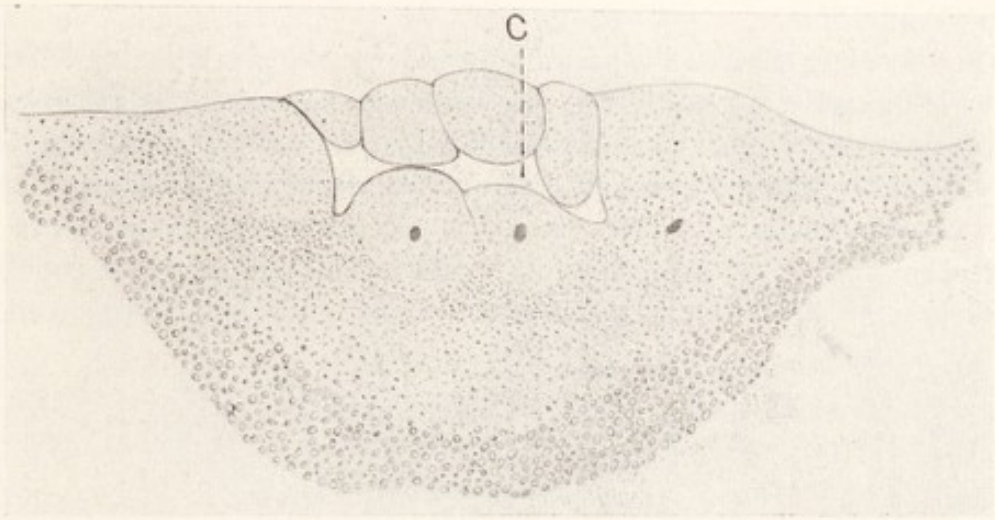


Figure 70. — Coupe d'un disque germinatif de Scyllium canicula en segmentation (d'après Rückert). *C*, cavité de segmentation.

couche superficielle de gros blastomères s'isole de toutes parts, laissant les noyaux-filles profonds dans une bande continue de cytoplasme qui repose directement sur la couche intermédiaire, jusque et y compris le rempart germinatif (fig. 70). Entre la rangée des blastomères et cette bande syncytiale se trouve une fente étroite, analogue à celle qui existe au même stade chez Amia calva (fig. 65) et qui est, chez les Sélaciens aussi, un rudiment de cavité de

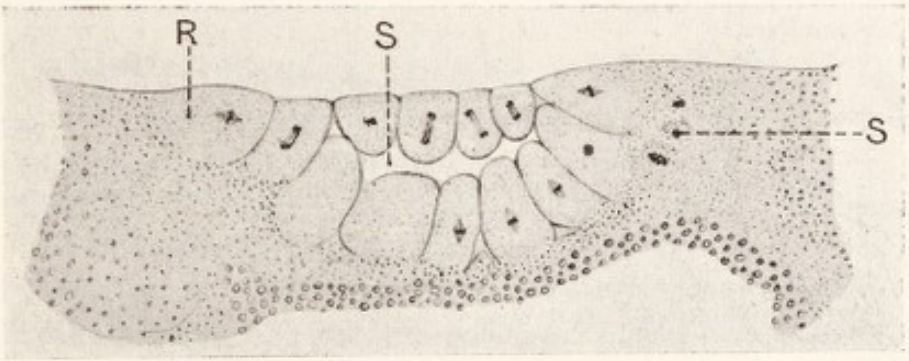


Figure 71. — Coupe d'un disque germinatif de Torpedo ocellata en segmentation (d'après Rückert). *C*, cavité de segmentation ; *R*, rempart germinatif ; *S*, noyaux mérocytiques.

segmentation. Le plan de division correspondant au troisième (latitudinal) de l'Amphioxus ou de Rana, est donc le cinquième chez les Sélaciens.

Dans la suite — toujours comme chez Amia — les mitoses vont se succéder, mais dans des plans divers : horizontaux, verticaux, obliques. Les 32 premiers blastomères isolés de toute part, se divisent, se stratifient et se rapetissent; en même temps dans la couche profonde, syncytiale, du disque, de nou-

veaux blastomères se forment et se délimitent puis se mélangent à ceux qui leur sont sus-jacents (fig. 71). La cavité de segmentation primitive disparaît ou n'est plus représentée que par d'étroites fentes courant entre les blastomères (fig. 72). Les divisions se poursuivent ainsi jusqu'à l'achèvement de la segmentation, c'est-à-dire jusqu'à ce que soit atteint le rapport normal nucléo-plasmatique.

Dès ses derniers stades, il apparaît dans le germe de tous les Sélaciens, une cavité nouvelle, vaste (fig. 73) que nous considérerons comme une réapparition de la cavité de segmentation, considérablement dilatée. Elle s'étend entre la couche intermédiaire et le disque segmenté et grandit rapidement, mais, fait absolument caractéristique, elle est excentriquement placée : elle n'occupe qu'une moitié du disque. Sa voûte est faite de quelques couches de cellules unies en un feuillet bien cohérent à sa face superficielle, reposant mar-

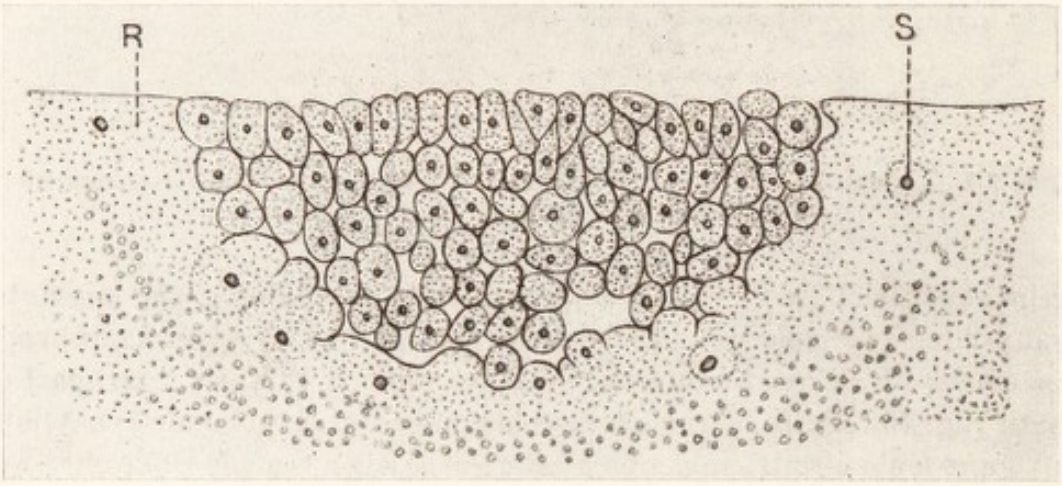


Figure 72. — Coupe d'un disque germinatif de Torpedo à un stade plus avancé de la segmentation (d'après Rückert). *R*, rempart germinatif. La cavité de résorption *C* commence à apparaître.

ginalement sur le rempart germinatif ; son plancher, fortement excavé, est délimité par la couche deutoplasmique intermédiaire parsemée, à ce stade, de noyaux irréguliers et bourgeonnants, dont nous verrons bientôt l'origine. Vers le centre, la cavité est fermée par une sorte de muraille composée de la masse des blastomères appartenant à la moitié opposée du blastodisque. La topographie de ce nouveau blastocèle est importante, parce qu'il est acquis actuellement : 1° qu'il s'est formé dans la région où, dès le début, les blastomères du disque germinatif étaient le plus petits, et 2° que c'est au point où le bord de sa voûte repose sur le bourrelet germinatif que les premières phases de la gastrulation et de la formation de l'embryon vont se passer (H. E. Ziegler, Rückert). Il se caractérise, de ce fait, comme occupant la partie embryogène du blastodisque.

Le mécanisme de sa formation doit aussi retenir l'attention. Il est clair qu'elle ne résulte pas d'un simple écartement des cellules, mais bien d'une dissolution ou d'une liquéfaction d'une partie du deutoplasme, dont les produits sont venus s'accumuler sous le germe et en ont refoulé les éléments

constitutifs. On trouve en effet dans la cavité nouvelle, outre un liquide qui se coagule par les réactifs, des amas deutoplasmiques en voie de désagrégation, de grosses sphères bourrées de grains vitellins, anucléées ou renfermant un noyau fort semblable à ceux du syncytium vitellin et souvent en pycnose (Mégasphères). En raison de cette origine, on a proposé de l'appeler cavité de résorption (Samassa) et c'est en effet le nom sous lequel on la désigne souvent. Cette dénomination spéciale est superflue ; la cavité de segmentation typique des Amphibiens est aussi un produit de l'activité secrétoire et d'une deutoplasmolyse de l'œuf ; elle est aussi un résultat de l'activité fonctionnelle de l'œuf ; elle est donc exactement homologue à la cavité de résorption des Sélaciens.

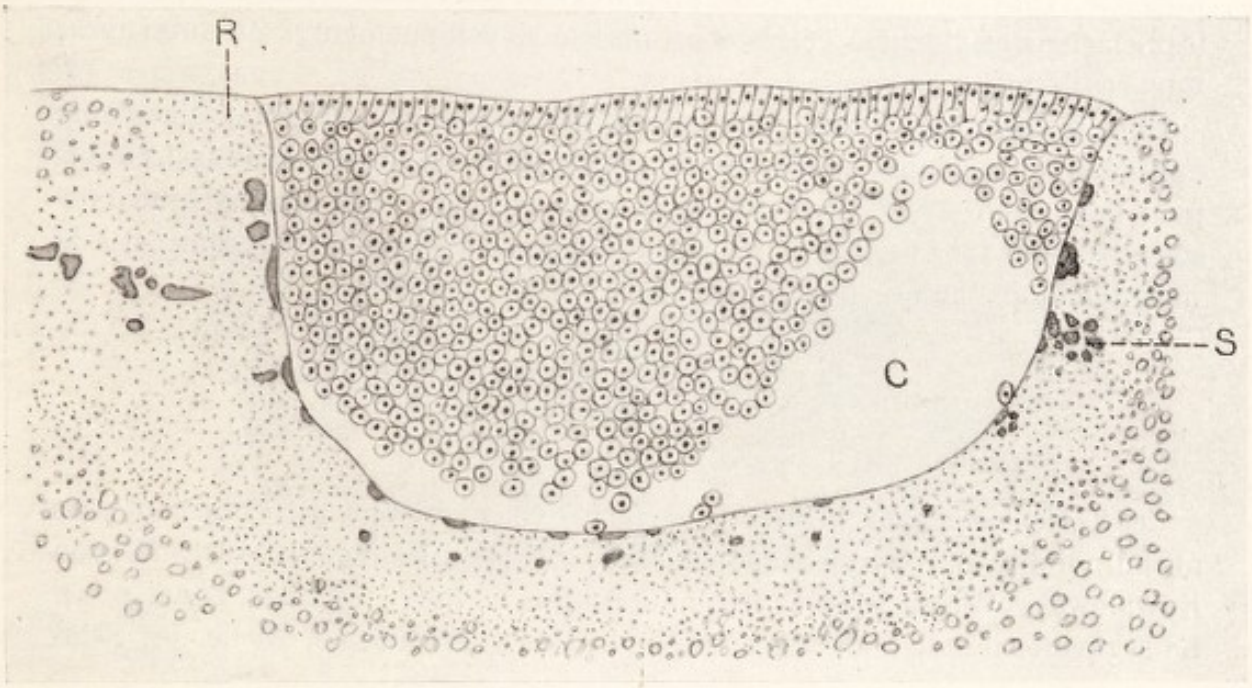


Figure 73. — Coupe d'un disque germinatif segmenté de Pristiurus (d'après Rückert). *C*, cavité de résorption ou de segmentation ; *R*, rempart germinatif ; *S*, noyaux mérocytiques.

Dès que la cavité de segmentation est apparue, le blastodisque commence à grandir et à s'étaler en surface (fig. 72 comparée à fig. 73) sans que pour cela les cellules qui le constituent diminuent de taille. La segmentation est donc terminée ; la forme embryonnaire qui vient d'être décrite est une blastula et il n'y a d'ailleurs pas grand effort d'imagination à faire pour la ramener à celle d'une grenouille ; mais dans cette blastula, sous le blastodisque segmenté et la cavité de segmentation, la couche intermédiaire et le rempart germinatif se montrent parsemés de noyaux volumineux et irréguliers. Il reste à dire un mot de leur origine.

Nous avons déjà vu (page 56) qu'un certain nombre d'entre eux ne sont autre chose que les têtes des spermatozoïdes supplémentaires, qui se sont abondamment divisés par mitose, bipolaire d'abord, pluripolaire ensuite, et ont peuplé toute l'étendue de la couche intermédiaire (Rückert). Il est probable qu'ils continuent à se diviser mais par amitose, le cytoplasme dans lequel

ils sont contenus restant indivis. C'est cet ensemble qui constitue le syncytium vitellin (H. Virchow) ; on l'a longtemps appelé parablaste (His, Kollmann) et les anciens embryologistes lui ont attribué un rôle important qui est aujourd'hui complètement tombé dans l'oubli.

Mais la question se pose de savoir si tous les noyaux du syncytium vitellin (noyaux mérocytiques de Rückert) proviennent bien des têtes des spermatozoïdes accessoires. Il est fort peu probable qu'il en soit réellement ainsi. Selon toute vraisemblance, au contraire, un bon nombre d'entre eux dérivent du noyau de segmentation (Samassa, H. Virchow, etc.), par l'intermédiaire de certains de ses noyaux-filles, restés dans les couches profondes du blastodisque. Dans ces conditions, les spermatozoïdes accessoires ne font que compléter le syncytium vitellin, et celui-ci devient parfaitement homologue chez les Sélaciens et chez les Téléostéens, où son développement a été suivi dans tous ses détails.

Physiologiquement, le syncytium est un véritable organe de digestion ; appliqué sur le deutoplasme, c'est lui qui le transforme et le rend assimilable pour l'embryon. Aussi le verra-t-on dans la suite suivre le blastodisque dans son extension progressive et former finalement un revêtement complet à la masse deutoplasmique de l'œuf.

TÉLÉOSTÉENS

Les Téléostéens sont parmi les Vertébrés ceux qui ont fait l'objet du plus grand nombre de recherches (Oellacher, Agassiz, Henneguy, List, M. von Kowalewsky, Whitman, plus récemment Kopsch, Bœke, Sumner, Lanzi, etc.). La segmentation de leur œuf offre de grandes analogies avec celle des Séla-

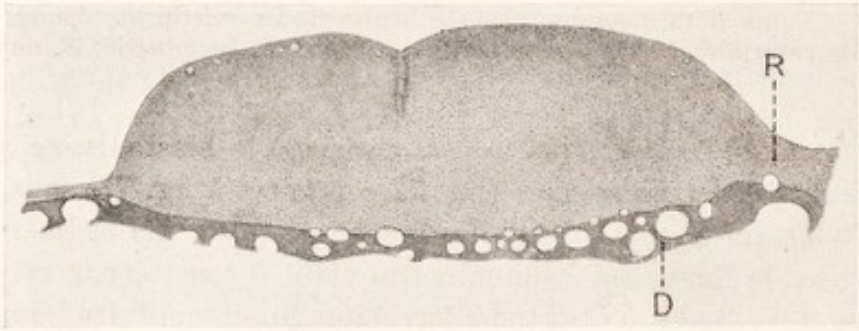


Figure 74. — Coupe d'un disque germinatif de truite entamant le premier sillon de segmentation (d'après Kopsch). *R*, rempart germinatif ; *D*, masse deutoplasmique.

ciens. Mais il y a aussi d'importantes différences. D'abord la monospermie est la règle constante, à cause de la présence d'un micropyle traversant les membranes de l'œuf (Henneguy) et par conséquent la fécondation se fait dans les formes habituelles. Nous avons dit antérieurement déjà qu'au contact du spermatozoïde, le disque germinatif est le siège de mouvements réactionnels très actifs ; qu'il devient saillant, fortement convexe et nettement délimité,

par une ligne brillante, du deutoplasme sous-jacent (fig. 74) ; un peu de liquide périvitellin s'accumule entre lui et la coque de l'œuf (Henneguy). Le long du bord marginal du blastodisque saillant, sa substance se prolonge en dehors en s'amincissant en une fine lamelle qui bientôt devient indistincte (fig. 74 à 78). Ce court prolongement est l'équivalent du rempart germinatif des Sélaciens.

Quand l'œuf se segmente, les détails extérieurs que l'on observe sont trop semblables à ceux que nous avons vus chez les Sélaciens, pour qu'il soit nécessaire de les décrire à nouveau. L'étude des coupes apporte, en revanche, des précisions nouvelles. Chez la truite, les mitoses se font synchroniquement jusqu'à la 11e ; le disque se compose alors de 1.024 cellules (Kopsch), car les cytodiérèses suivent régulièrement les karyodiérèses. Les quatre premières divisions sont verticales et se traduisent par des sillons superficiels délimitant les contours de 16 blastomères. De ces sillons partent dans la profondeur (fig. 74) des septa qui ne sont distincts et complets que jusqu'à une certaine distance du deutoplasme ; le long de la face profonde du blastodisque les

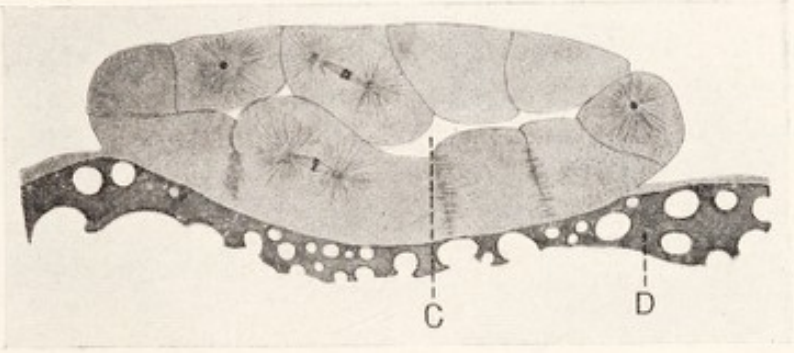


Figure 75. — Disque germinatif de truite. Mitoses préparant la division en 64 blastomères (d'après Kopsch). *C*, cavité de segmentation ; *D*, masse deutoplasmique.

blastomères restent réunis par de nombreux ponts cytoplasmiques, vestiges des fibres du fuseau central de la cytodiérèse. On se rappelle que des dispositions semblables existent aussi chez les Sélaciens.

Dès la cinquième mitose, des modifications se produisent. L'orientation des fuseaux change : d'horizontaux qu'ils étaient, ils deviennent verticaux, au moins dans le centre du germe ; lors de la cytodiérèse, une couche de gros blastomères superficiels se séparera d'une couche profonde restée syncytiale, et les blastomères ainsi isolés achèveront de se délimiter le long de leurs surfaces de contact. Une fente très étroite séparera les deux couches.

La figure 75 reproduit une coupe au moment où se fait la 6e mitose synchrone, qui aboutira à la formation de 64 blastomères ; la fente en question y est distinctement visible et représente évidemment, comme chez les Sélaciens, un rudiment de cavité de segmentation provoqué par un premier plan de segmentation latitudinal.

Dans la suite, le disque continue de se diviser, en 64 d'abord, puis en 128 blastomères de plus en plus petits (fig. 76) et qui se stratifient. Les éléments complètement délimités qui composent ces strates, viennent de deux

sources : prolifération de ceux qui s'étaient déjà isolés de toute part à un stade antérieur, et ensuite prolifération de la couche profonde sus-deutoplasmique, dont les éléments sont encore anastomosés entre eux en un syncytium ; chaque mitose de cette couche donne un blastomère supérieur qui s'individualise complètement, et un profond qui reste partie intégrante du syncytium. Ce

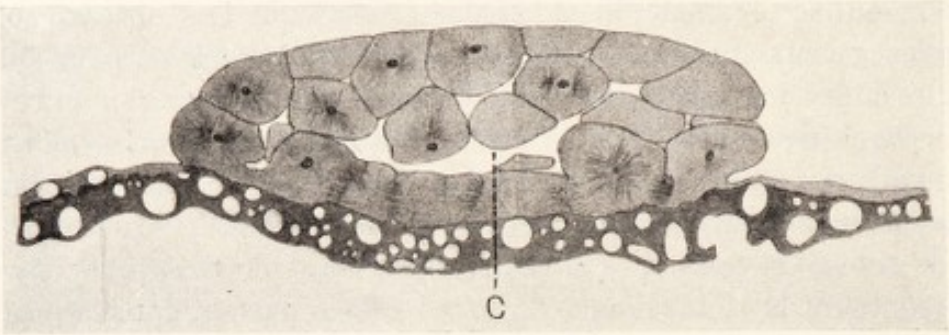


Figure 76. — Coupe d'un disque germinatif de truite segmenté en 128 blastomères (d'après Kopsch). *C*, cavité de segmentation.

dernier (fig. 76) s'étend jusqu'au bord du blastodisque et englobe là le rempart germinatif qui n'en est en somme que la partie marginale.

Ces processus se poursuivent jusqu'à la 10e mitose, qui fait passer le nombre des blastomères de 512 à 1.024 sans autre changement important qu'un rapetissement progressif de leur taille, Mais à la fin de la 11e mitose — cela se prépare même déjà à la 10e (fig. 77) — la couche syncytiale, tant dans sa

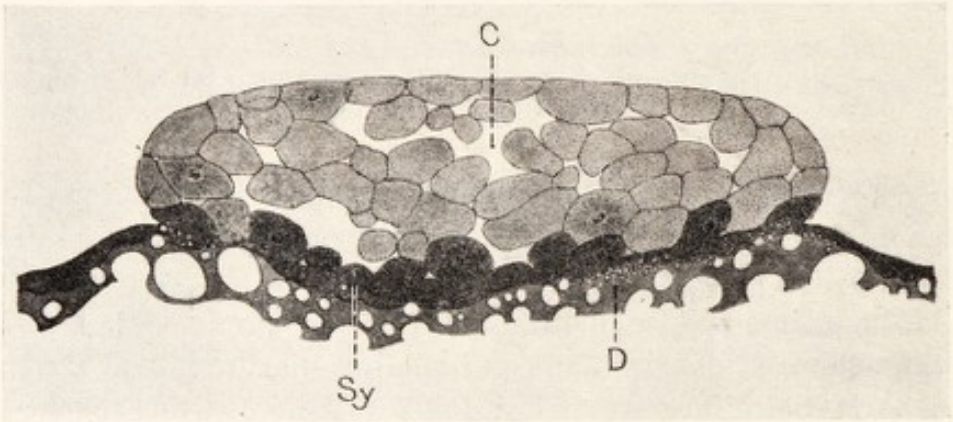


Figure 77. — Coupe d'un disque germinatif de truite segmenté en 1024 blastomères. Commencement de la formation du syncytium vitellin *Sy* ; *D*, masse deutoplasmique ; *C*, restes de la cavité de segmentation (d'après Kopsch).

partie centrale que dans sa partie marginale, cesse de collaborer à la formation de blastomères isolés ; elle s'isole, se délimite nettement ; les éléments qui la composent et qui n'étaient qu'anastomosés, se fusionnent totalement en une masse homogène et continue (comp. fig. 76, 77 et 78). Ainsi se forme chez la truite le syncytium nutritif.

Chez d'autres espèces : Cristiceps, Belone, etc. (Kopsch), il y a quelques différences. La couche syncytiale, au centre du blastodisque, se transforme

tout entière en blastomères libres, et le syncytium ne persiste qu'au niveau du rempart vitellin. D'ailleurs, même chez la truite, le syncytium central ne forme pas une couche continue ; il est interrompu en un point légèrement excentrique ; de plus, la partie la plus étendue de la plage syncytiale centrale, aboutit marginalement à une zone où le rempart germinatif est manifestement plus épais (Henneguy). Or, la suite du développement démontre que c'est précisément là que la première ébauche embryonnaire fera son apparition. Celle-ci est donc localisable à des stades précoces de la segmentation.

Nous pouvons achever en quelques mots l'évolution du syncytium vitellin. Partout, il ne tarde pas à recouvrir, sous le blastocyste, toutes les parties du deutoplasme qui en étaient dépourvues. Il se présente alors comme une bande cytoplasmique foncée, épaissie au niveau du bourrelet germinatif et intimement adhérente au vitellus nutritif sous-jacent Les noyaux s'y divisent longtemps par mitose, puis rentrent au repos, mais les asters persistent un certain temps encore et ne disparaissent que lentement (Henneguy, Bœke) ; les

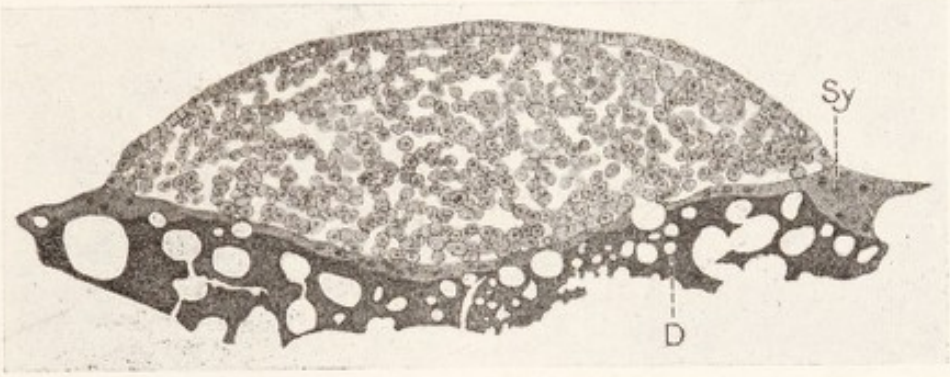


Figure 78. — Coupe d'un disque germinatif de truite à la fin de la segmentation (d'après Kopsch). *Sy*, syncytium vitellin : *D*, masse deutoplasmique.

noyaux deviennent finalement irréguliers, bourgeonnants, gonflent comme s'ils s'imprégnaient de suc ; ils prolifèrent encore par amitose. Beaucoup plus tard, pendant l'embryogénèse, le syncytium recouvrira progressivement toute la masse vitelline ; nous aurons à y revenir dans un prochain chapitre.

Le blastodisque, vers la fin de la segmentation (fig. 78), a la forme d'une lentille biconvexe dont le bord s'enchâsse dans le rempart germinatif (syncytium marginal). Il n'est qu'un amas de cellules arrondies, groupées ou plus ou moins isolées, nageant dans un liquide albumineux. A sa surface libre, les cellules se rangent en un épithélium régulier. Mêlés aux cellules, on rencontre quelques rares éléments analogues aux mégasphères des Sélaciens.

Certains auteurs admettent qu'à des stades semblables la couche syncytiale continue encore à former des blastomères. Bœke l'affirme chez les Muraenoïdes et appuie son opinion sur des figures très claires. Kopsch, dont nous avons suivi la description, arrête cette formation à la 11e mitose. Les deux auteurs ont peut-être raison ; et l'on peut très bien concevoir qu'il y ait entre les genres, même entre les espèces, des différences qui ne changent d'ailleurs rien à la signification du processus lui-même.

Enfin, avec l'achèvement de la segmentation, la *forme* blastula prend son aspect définitif, et ceci est encore une analogie avec les Sélaciens, bien que le mécanisme qui la provoque soit assez différent. Toutes les cellules — on ne peut plus guère parler de blastomères à ces stades — se tassent, se rassemblent sous la lame épithéliale superficielle et la doublent de cinq à six couches d'éléments polyédriques par compression réciproque (fig. 79). Le liquide dans lequel elles nageaient s'accumule sous cette voûte et remplit ainsi l'espace compris entre elle et le syncytium vitellin. Rien n'empêche de donner à cet espace le nom de cavité de segmentation, ni d'appeler blastula la forme embryonnaire qui vient d'être décrite. La voûte cellulaire de la blastula, repose par son bord sur le rempart germinatif. Là, sa couche superficielle, épithéliale, s'arrête ; les couches profondes s'écrasent sur lui (fig. 79) et tendent déjà très tôt à se reployer en dedans, notamment dans cette région que

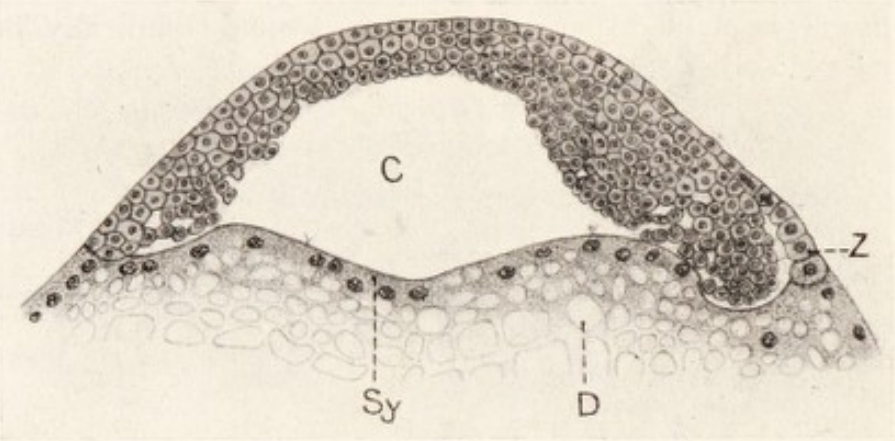


Figure 79. — Blastula d'un Téléostéen (Muræna) (d'après J. Boeke). *C*, cavité de segmentation ; D, masse deutoplasmique ; *Sy*, syncytium vitellin ; *Z*, zone marginale.

nous avons signalée, où le rempart vitellin est épaissi. Nous reviendrons sur ce détail à propos de la gastrulation, dont il indique l'approche.

SAUROPSIDIENS (REPTILES ET OISEAUX)

On sait que la polyspermie est physiologique chez les Reptiles et les Oiseaux, comme chez les Sélaciens ; on sait aussi qu'elle y est parfaitement inoffensive, mais il est bien démontré qu'ici les têtes des spermatozoïdes accessoires ne jouent aucun rôle dans la formation des noyaux du syncytium vitellin. Nous avons déjà dit qu'elles deviennent des pronuclei, que ceux-ci prolifèrent par mitose, qu'ils peuvent même (fig. 80, 81, 82) provoquer dans le blastodisque l'apparition de sillons marginaux, témoins d'une segmentation accessoire et superficielle, et appelés à disparaître dans la suite. Chez les Oiseaux, tous finissent par dégénérer (Mary Blount, Patterson) ; chez les Reptiles, quelques-uns peuvent s'entourer d'une couche de cytoplasme et former des cellules qui se mêlent aux autres et en deviennent indistinctes (Nicolas). Mais, en fait, ils ne troublent aucunement la marche régulière de la segmentation et ne jouent, pendant qu'elle se déroule, qu'un rôle effacé.

Nous avons déjà noté sommairement l'aspect extérieur des blastodisques de Reptiles en segmentation (fig. 80 à 84). Un premier sillon apparaît, bien-

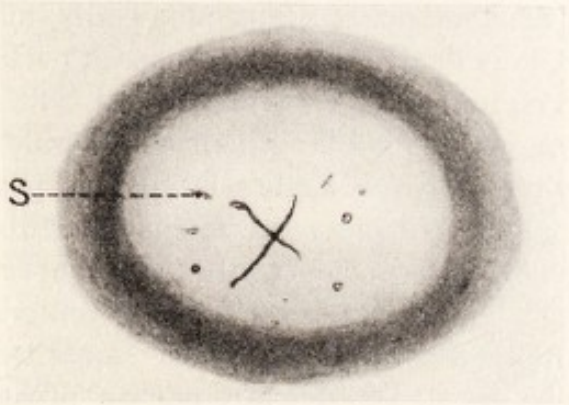


Figure 80. — Disque germinatif d'Orvet segmenté en quatre (d'après A. Nicolas). *S*, sillons accessoires provoqués par des spermatozoïdes surnuméraires.

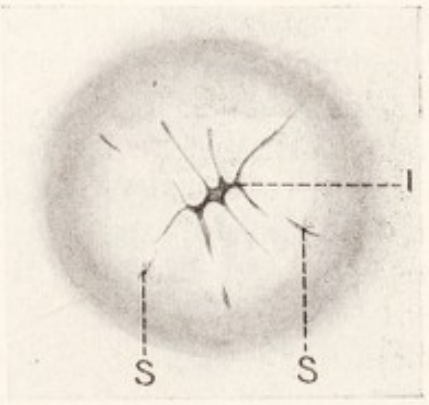


Figure 81. — Disque germinatif d'Orvet en segmentation (d'après A. Nicolas). Les sillons de 3e ordre apparaissent, branchés sur le premier (I). *S*, sillons accessoires.

tôt coupé en croix par un second. Leur orientation n'a rien de fixe et est sans aucune relation avec l'axe de l'ébauche embryonnaire (Nicolas). Celle-ci dans

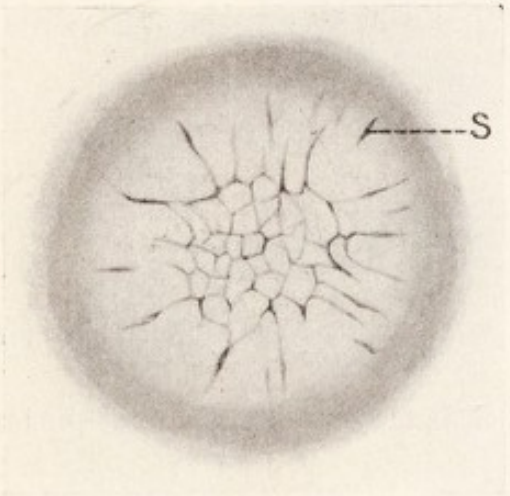


Figure 82. — Disque germinatif d'Orvet, à un stade plus avancé de la segmentation (d'après A. Nicolas). Mosaïque de blastomères et sillons accessoires *S*.

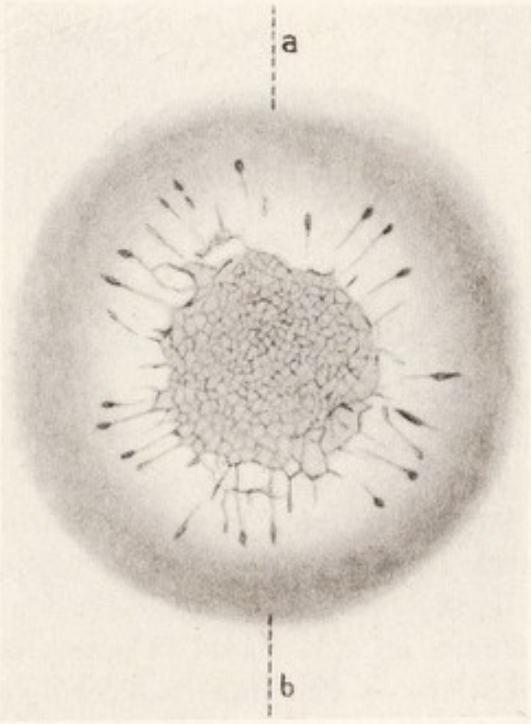


Figure 83. — Disque germinatif d'Orvet en segmentation (d'après A. Nicolas). *a-b*, plan de symétrie bilatérale ; en *b* les blastomères sont plus volumineux.

le blastodisque ovalaire des œufs de Reptiles, s'oriente dans le sens de son petit diamètre.

Les sillons de la troisième segmentation, coupent le premier en avant et en

arrière du second (fig. 81). Puis le découpage continue constituant une mosaïque de blastomères caractéristique qui rappelle entièrement celle des Sélaciens (fig. 82, 83) : blastomères marginaux volumineux en continuité en dehors avec le rempart germinatif ; blastomères centraux plus petits, mais plus volumineux dans une moitié que dans l'autre (fig. 83). On serait porté à croire que, chez les Reptiles aussi, la région à petits blastomères est celle où se formera l'ébauche embryonnaire, et que le plan de symétrie bilatérale de cette dernière coïncidera avec celui du blastodisque. Cette relation n'est pourtant pas établie et est même très douteuse (Nicolas). La même incertitude subsiste pour les disques d'Oiseaux, dont les caractères sont exactement ceux des Reptiles ; souvent même, chez eux, la mosaïque centrale est uniforme (Blount, Patterson). La question, à notre sens, ne sera définitivement tranchée que quand on aura pu, sur ces jeunes stades, détruire par un procédé

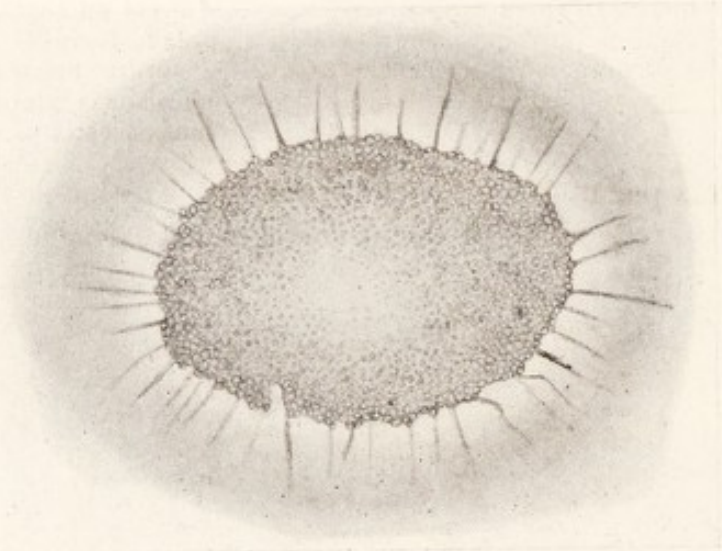


Figure 84. — Disque germinatif d'Orvet (d'après A. Nicolas). La segmentation est presque achevée. *R*, rempart germinatif continuant à former des blastomères.

quelconque, des groupes déterminés de blastomères, sans empêcher la survie et le développement ultérieur du reste.

Passons maintenant aux processus intimes de la segmentation, tels que les révèle l'examen des coupes microscopiques.

Il y a dans l'œuf de Reptile et dans celui d'Oiseau, sous le disque germinatif, entre lui et la masse du jaune, une zone intermédiaire, tout comme chez les Sélaciens. Peu importent les détails de la composition de cette zone ; ils n'ont d'intérêt que pour l'embryologie spéciale des Sauropsidiens. L'essentiel est son existence même ; elle se compose d'une partie centrale et d'un bord marginal auquel s'applique aussi, comme dans les autres œufs méroblastiques, le nom de rempart germinatif. D'après les recherches classiques de Mathias Duval, la segmentation, dans l'œuf de poule, se ferait très exactement comme chez les Sélaciens. Après que quelques plans verticaux ont entamé le blastodisque jusque près de la couche intermédiaire (fig. 69), les fuseaux mitotiques changent de direction, se placent verticalement. A la télophase, un

plan de division isole une couche de blastomères superficiels, complètement individualisés, d'un syncytium profond dans lequel sont plongés les noyaux-filles inférieurs (fig 85) ; le même processus se produit aussi dans le rempart germinatif. Puis, en même temps que les blastomères prolifèrent et réduisent leur taille, il s'en édifie de nouveaux aux dépens du syncytium, tant central que marginal, et ils se mêlent aux premiers. A un moment donné cette néo-formation s'arrête, et les noyaux restés dans le rempart vitellin et dans les parties centrales de la zone intermédiaire forment le syncytium nourricier définitif. On voit qu'il n'y a pas de différence importante entre l'œuf de poule et celui d'un Sélacien ou d'un Téléostéen.

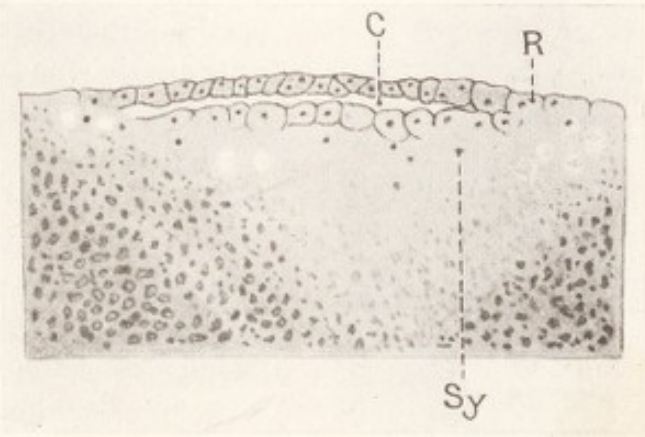


Figure 85. — Œuf d'oiseau en segmentation (d'après M. Duval). *C*, cavité de segmentation ; *R*, rempart germinatif ; *Sy*, noyaux du syncytium vitellin.

L'analogie persiste encore à des stades plus avancés. La cavité qui apparaît à un moment donné dans le germe en segmentation et que Mathias Duval appelait la cavité sous-germinale, ressemble absolument à la cavité de résorption des Sélaciens ; comme cette dernière et pour des raisons analogues, nous la considérons comme une véritable cavité de segmentation (fig. 86). Tous les blastomères — on pourrait dire à ce moment toutes

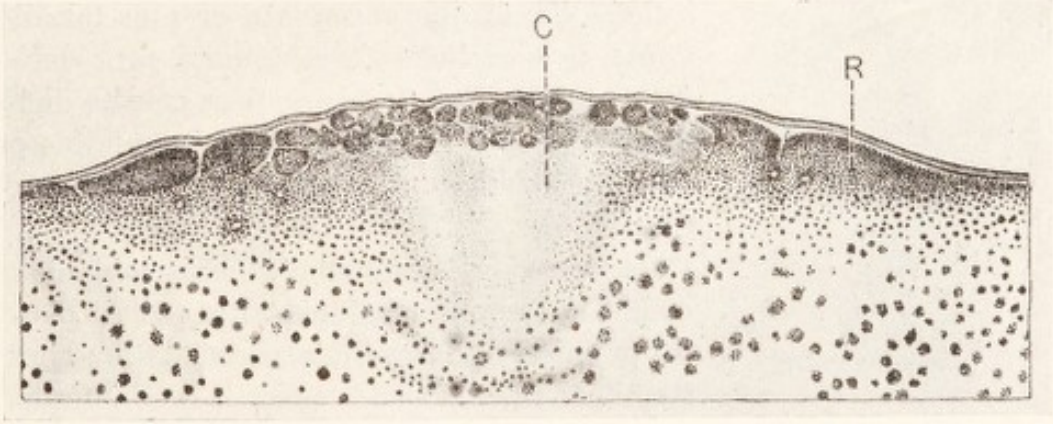


Figure 86. — Disque germinatif de pigeon en segmentation (d'après Mary Blount). *C*, cavité sous-germinale ; *R*, rempart germinatif.

les cellules du germe segmenté — se rassemblent ; les plus superficielles s'ordonnent en un épithélium plus ou moins régulier, les plus profondes les tapissent de plusieurs couches. Mais la face inférieure de cette plaque cellulaire dont les bords s'insèrent sur le rempart germinatif, est irrégulière ; elle est en effet plus épaisse dans une moitié du disque que dans l'autre (fig. 87). Dans la première, elle n'est séparée de la surface du syncytium que par une fente ou un espace relativement étroit ; dans la seconde cet espace devient une

véritable cavité, remplie d'un liquide albumineux, dans lequel nagent des masses deutoplasmiques de dimensions variées, généralement anucléées et qui sont en voie de fragmentation ou de dissolution. C'est la cavité sous-germinale ou de segmentation. Topographiquement, elle est excentriquement placée sous la partie amincie du disque germinatif. Or, c'est dans cette partie que l'ébauche de l'embryon va apparaître ; c'est elle qui est la région embryogène du blastodisque.

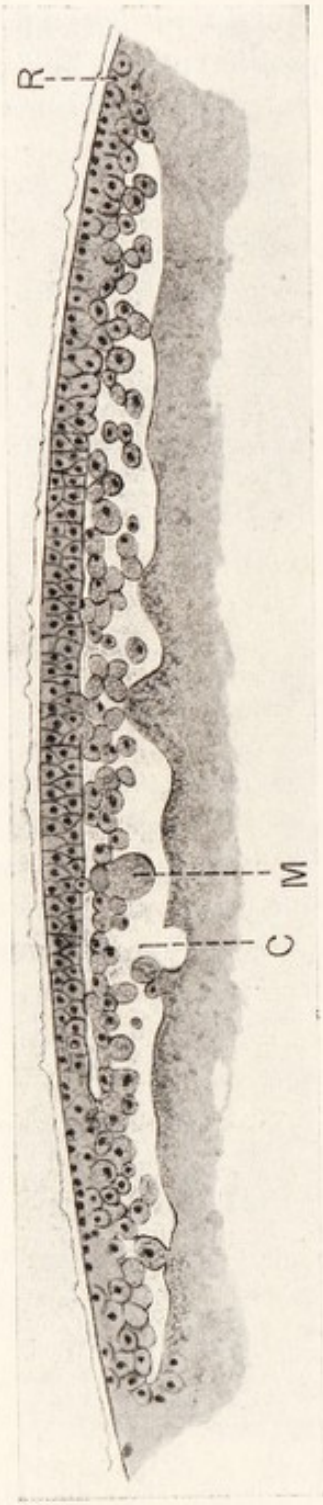


Figure 87. — Disque germinatif segmenté de Chouka (d'après R. Bonnet). Le stade blastula est atteint. *C*, cavité sous-germinale. *M*, mégasphères ; *R*, rempart germinatif.

Il est de toute évidence que la cavité sous-germinale tire son origine de la concentration des blastomères à sa voûte, mais surtout d'une liquéfaction du deutoplasme. Celle-ci permettra aux cellules de se nourrir ; elle a la valeur d'un premier acte de digestion et indique, par cela même, que la segmentation est finie.

On a apporté récemment un correctif à la description de Mathias Duval (Blount, Patterson). Les premiers plans de segmentation sont, en réalité, complets d'emblée, et individualisent, jusqu'à leur face profonde, une couche de gros blastomères, dont les marginaux seuls restent en continuité avec le rempart germinatif. Le syncytium central, source de nouveaux blastomères pour Mathias Duval, n'existerait donc pas. Toutes les cellules du disque germinatif et plus tard de la voûte de la cavité sous-germinale, procéderaient de la prolifération de la première couche de blastomères, et accessoirement, pour une faible part, d'une néoformation partant du rempart germinatif.

Ce correctif est d'autant plus vraisemblable qu'il confirme des observations faites par Nicolas sur les premières phases de la segmentation chez les Reptiles. Chez l'Orvet aussi la délimitation de la première couche des blastomères par leur face profonde n'est pas due à l'apparition d'un plan de segmentation horizontal, mais au fait qu'ils s'individualisent totalement dès le début ; les noyaux que l'on peut trouver à ce stade dans la zone intermédiaire dérivent des têtes des spermatozoïdes accessoires. Quant au syncytium vitellin central définitif, chez les Reptiles comme chez les Oiseaux, il résulterait d'une émigration secondaire de quelques-uns des noyaux du rempart germinatif.

Les stades ultérieurs de la segmentation, la formation de la cavité sous-germinale, de sa voûte et de son plancher ressemblent trop, chez les Reptiles, à ce qu'ils sont chez les Oiseaux pour qu'il y ait lieu de les décrire en détail (fig, 88). Notons simplement que chez certains d'entre eux au moins, spécialement chez les Ophidiens, la segmentation est achevée et a cédé la place à des processus ultérieurs, alors que la cavité sous-germinale est encore traversée par de nombreux groupes de cellules qui ne se sont pas encore rassemblées à sa voûte (fig. 155).

La description qui vient d'être faite autorise à conclure que, l'équivalence étant admise entre la cavité sous-germinale et la cavité de segmentation des Vertébrés à segmentation totale, il n'y a aucune objection sérieuse à appliquer la dénomination de blastula à la forme qu'a prise l'œuf des Reptiles et celui des Oiseaux à la fin de la segmentation de son blastodisque.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Voir à la fin du chapitre IV.

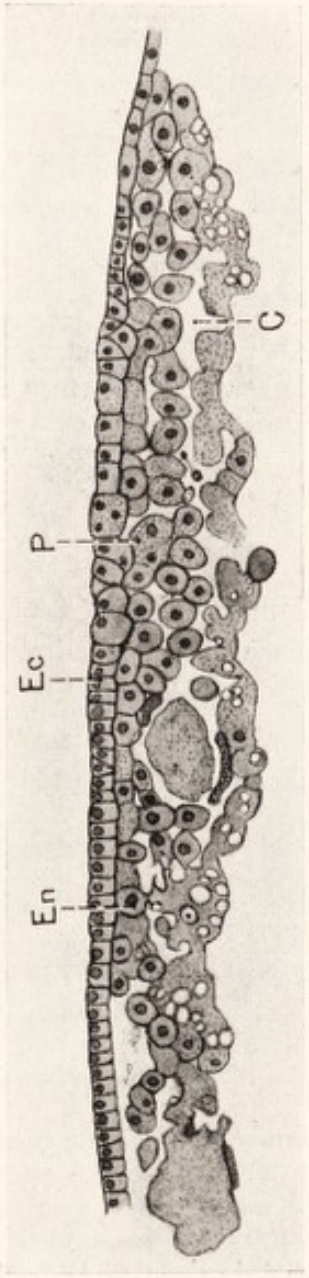


Figure 88. — Disque germinatif de Gecko ayant achevé sa segmentation (d'après Will). *Ec*, ectoblaste; *En*, entoblaste; *C*, cavité sous-germinale; *P*, plaque primitive.

CHAPITRE IV

SEGMENTATION ATYPIQUE DE L'ŒUF DES MAMMIFÈRES. CONCLUSIONS

Ainsi qu'il était à prévoir, la segmentation se présente sous un aspect très différent chez les Monotrèmes et les Marsupiaux d'une part, chez les Placen-

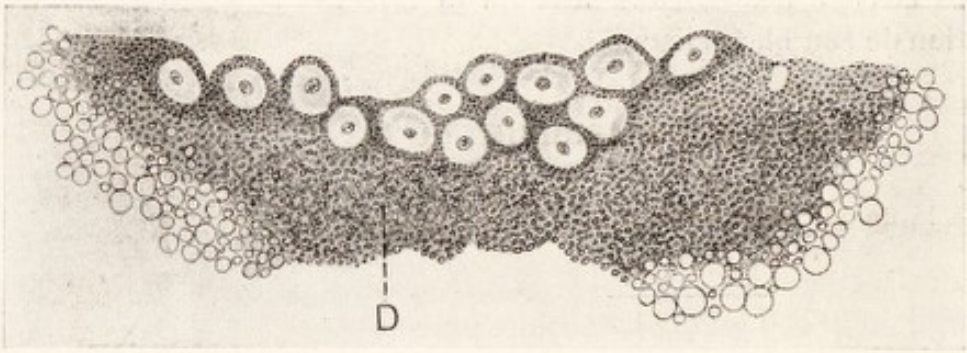


Figure 89. — Disque germinatif d'Ornithorhynque en segmentation (d'après Wilson et Hill). *D*, masse deutoplasmique.

taires de l'autre. Dans tous les cas, elle est très aberrante et si elle reste conforme à la définition biologique que nous avons formulée, il faut reconnaître qu'il est beaucoup plus malaisé d'en donner une interprétation morphologique satisfaisante. En raison même des caractères spéciaux qu'elle affecte, nous la décrirons avec quelque détail.

MONOTRÈMES ET MARSUPIAUX

Chez les Monotrèmes, nos connaissances sont encore très fragmentaires. Semon, puis Wilson et Hill ont décrit quelques stades intéressants dont le principal est reproduit dans la figure 89. L'œuf utérin de l'Ornithorhynque mesure de 4 à 6 millimètres de diamètre en moyenne. On n'en connaît ni la fécondation, ni les deux premiers stades de la segmentation. Le plus jeune œuf connu possède 8 blastomères bien délimités, régulièrement rangés, 4 à

droite et 4 à gauche d'un plan médian (Wilson et Hill). Ce plan se maintient-il dans la suite et est-il en relation quelconque avec les axes de l'embryon? On l'ignore ; toujours est-il que l'œuf est à segmentation partielle, discoïdale, assez analogue à celle des Reptiles.

A un stade plus avancé, les blastomères ont proliféré et constituent un petit amas en forme de bouton logé dans une dépression du deutoplasme (fig. 89). Un rempart vitellin, qui n'est que la partie marginale d'une couche finement granuleuse interposée entre le disque et la masse deutoplasmique, rappelle encore les dispositions réalisées dans tous les autres œufs méroblastiques.

Tel est l'unique stade connu de la segmentation. Les œufs plus avancés,

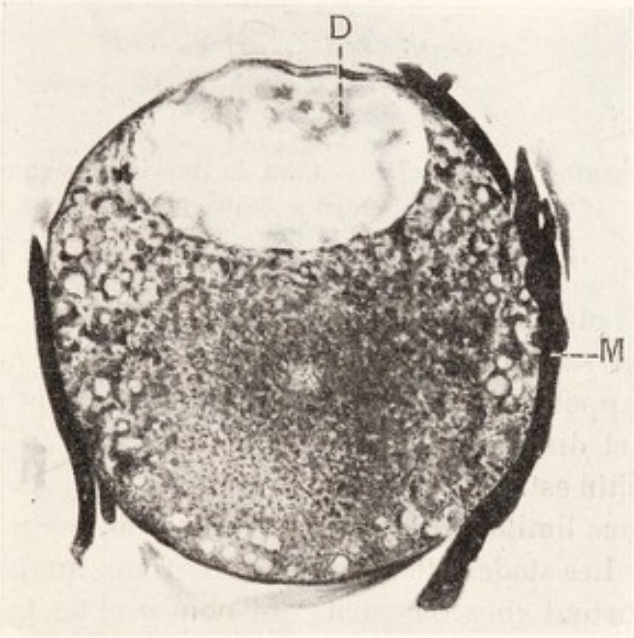


Figure 90. — Coupe d'œuf fécondé et prêt à se segmenter de Dasyurus viverrinus (d'après J. P. Hill). *D*, globe deutoplasmique ; *M*, coque de l'œuf.

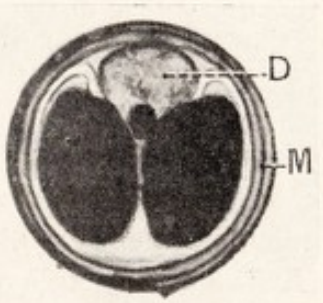


Figure 91. — Œuf de Dasyurus segmenté en deux (d'après J. P. Hill). *D*, globe deutoplasmique expulsé ; *M*, coque de l'œuf.

décrits par Wilson et Hill, seront examinés au chapitre traitant de la gastrulation.

Nous sommes mieux documentés en ce qui concerne les Marsupiaux. La segmentation en a été étudiée sur des coupes bien sériées, chez Dasyurus viverrinus (J. P. Hill), Didelphys virginiana (Hartmann, Spurgeon et Brooke) et Didelphys aurita (J. P. Hill) Les premiers stades sont extrêmement curieux et présentent des caractères assez inattendus.

L'œuf de Dasyurus mesure 0,25 millimètre de diamètre ; celui de Didelphys 0,13 à 0,14 seulement. Tous deux sont revêtus d'une couche d'albumen assez épaisse et après leur chute de l'ovaire, s'entourent d'une coque mince. L'œuf mûr ou fécondé de Dasyurus contenu dans l'oviducte, est polarisé grâce à la position de son noyau et d'une volumineuse vésicule remplie d'un liquide clair qui se coagule en gros flacons par l'action des réactifs (fig. 90). Le cyto-

plasme recouvre *ce globe vitellin* d'une couche très mince au pôle inférieur. Nous avons déjà dit (page 49) que pendant que se constitue la première figure de division le globe vitellin est expulsé. L'œuf, dès lors considérablement



Figure 92. — Œuf de Dasyurus segmenté en quatre (d'après J. P. Hill), vu par son pôle supérieur.



Figure 93. — Œuf de Dasyurus segmenté en 16. Coupe passant par l'anneau des 8 blastomères inférieurs (d'après J. P. Hill).

rapetissé, se divise suivant un plan vertical en deux blastomères égaux (fig. 91). La seconde division suit sans arrêt ; elle est verticale aussi et perpendiculairement orientée par rapport à la première. Les quatre blastomères ainsi formés sont très réguliers et disposés en quartiers moulés les uns sur les autres (fig. 92). Le globe vitellin est, à ce moment, en train de se dissocier en un point quelconque de l'espace limité par la couche d'albumen.

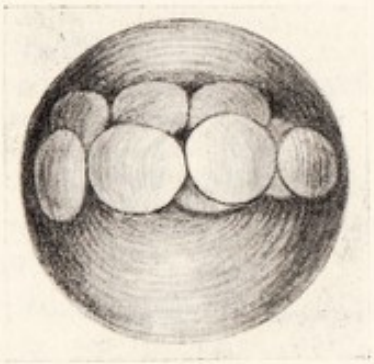


Figure 94. — Vue d'ensemble d'un œuf de Dasyurus segmenté en 16 (d'après J. P. Hill). Les 16 blastomères sont disposés en deux anneaux de 8 blastomères superposés.

Les stades ultérieurs sont très remarquables, surtout chez Dasyurus qui nous sert de type. Chacun des quatre blastomères se divise encore suivant un plan vertical, mais les huit éléments formés s'écartent les uns des autres et, la couche d'albumen s'étant résorbée, ils viennent s'appliquer contre la coque de l'œuf en une sorte de couronne ou d'anneau horizontal (fig. 93). Puis une nouvelle division survient qui se fait cette fois dans un plan horizontal ; elle ne s'effectue pas synchroniquement dans tous les blastomères, mais quand elle est achevée, l'anneau simple s'est dédoublé en deux anneaux superposés (fig. 94) ; celui du dessus est formé d'éléments un peu plus petits que l'autre.

Dans la suite, la prolifération se poursuit d'une façon très spéciale. Les blastomères de chacun des anneaux se multiplient : de l'anneau supérieur naît une série de plus en plus nombreuse de blastomères, qui remontent le long de la face interne de la coque et en tapissent finalement tout l'hémisphère supérieur d'une couche continue mais unique ; l'anneau inférieur se comporte de

même vis-à-vis de l'autre hémisphère. Il en résulte la formation d'une sphère régulière et complète, délimitée par une seule couche continue de cellules aplaties et polyédriques (fig. 95, 96). Le centre de la sphère est creux et rempli d'un liquide dans lequel flottent des débris du globe deutoplasmique. Un détail très remarquable, est que les deux hémisphères sont séparés par une ligne nette, régulière, qui n'est autre que l'ancienne ligne de contact des anneaux dont ils sont issus (fig. 96). Au-dessus et en dessous de cette ligne, les caractères histologiques des cellules sont un peu différents.

Quand ce stade est atteint, la segmentation est terminée ; les cellules sont petites et ne diminueront plus. L'œuf, toujours dans l'oviducte, y puisera de nouveaux matériaux, s'accroîtra et passera par d'autres phases qui seront examinées ultérieurement.

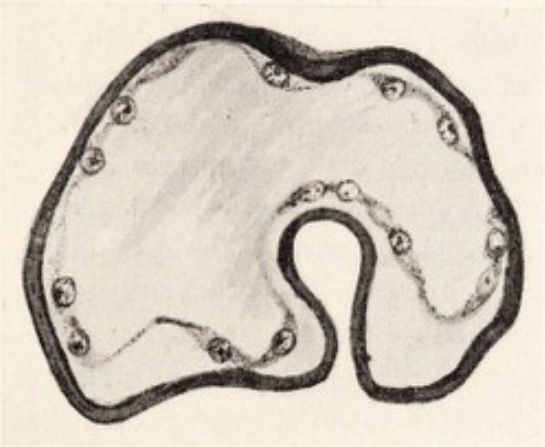


Figure 95. — Coupe d'une vésicule blastodermique de Dasyurus, à la fin de la segmentation (d'après J. P. Hill).

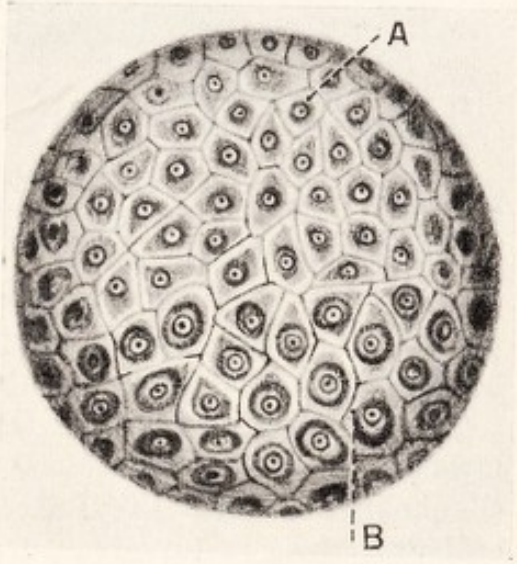


Figure 96. — Vésicule blastodermique de Dasyurus à la fin de la segmentation (d'après J. P. Hill). *A*, hémisphère formatif ; *B*, hémisphère végétatif.

Tous ces processus, encore que fort aberrants, peuvent s'interpréter assez facilement (J. P. Hill). Le globe vitellin représente en miniature, la masse deutoplasmique de l'œuf des Sauropsidiens. Son expulsion en bloc dès que la segmentation commence, fait que celle-ci dans l'œuf de Dasyurus, en dépit des apparences, est partielle. Elle diffère évidemment beaucoup du type discoïdal, mais c'est parce que la quantité de deutoplasme est faible et qu'il est rapidement et aisément revêtu sur toute sa surface par une couche de cellules. Cet enveloppement existe dans tous les œufs méroblastiques, mais à cause du trajet énorme qu'il a à parcourir, il ne s'achève que très tard, chez les Reptiles et les Oiseaux, comme chez les Poissons ; dès lors, il relève de stades bien ultérieurs à la segmentation. Quant au contenu de la vésicule de Dasyurus, il est évidemment l'homologue à la fois de la cavité sous-germinale et du jaune de l'œuf des Sauropsidiens.

Phylogénétiquement, tous ces faits rendent extrêmement plausible l'idée

que les Marsupiaux descendent d'ancêtres dont les œufs étaient riches en deutoplasme et subissaient, comme ceux des Monotrèmes, une segmentation partielle.

Dans les deux espèces de Didelphys étudiées par Hartmann et par J. P. Hill, il y a quelques variations de détail, assez intéressantes, avec Dasyurus. L'œuf de Didelphys ressemble beaucoup à celui des Mammifères placentaires; il est petit, et n'a pas de globe vitellin bien individualisé. Au lieu d'une expulsion en masse de son deutoplasme, il subit, à partir de la fécondation et pendant les deux premiers stades de la segmentation, une intense deutoplasmolyse (fig. 97). Par toute sa surface il expulse des gouttelettes ou des vésicules vitellines, et la masse formée par les deux ou les quatre premiers blastomères baigne dans une cavité relativement grande remplie de détritus. Il va de soi que, physiologiquement comme morphologiquement, ce ne sont là que deux aspects d'un même processus.

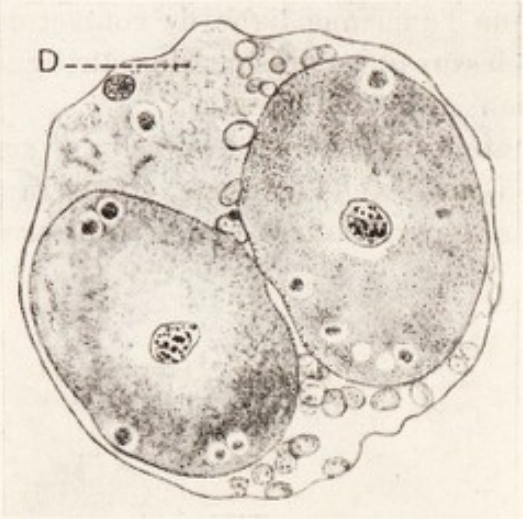


Figure 97. — Œuf segmenté en deux de Didelphys aurita (d'après J. P. Hill). *D*, détritus provenant de la deutoplasmolyse.

Quant à la segmentation de l'œuf proprement dit, elle est moins claire et moins typique que chez Dasyurus mais elle aboutit au même résultat. Il se divise en deux, puis en quatre suivant des plans que l'on peut conventionnellement appeler verticaux et qui se croisent à angle droit (Hartmann) ; mais alors les quatre blastomères pivotent sur eux-mêmes, se déplacent et il semble que l'un des plans restant vertical, l'autre soit devenu horizontal. Semblable déplacement a été souvent observé chez les Placentaires, où il a donné lieu à de nombreuses discussions (Assheton).

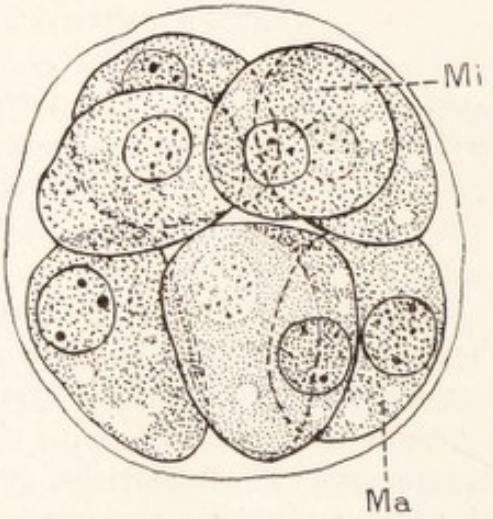


Figure 98. — Œuf segmenté en huit de Didelphys virginiana (d'après Spurgeon et Brooks). *Mi*, micromères ; *Ma*, macromères.

Quoi qu'il en soit, la segmentation se poursuit. Peut-être le stade à 8 blastomères est-il formé de deux anneaux de 4 éléments (J. P. Hill) ; Spurgeon et Brooke en ont figuré un cas très typique (fig. 98). Il semble pourtant (Hartmann) que la prolifération des quatre premiers blastomères se fasse sans synchronisme, qu'ils se dispersent sans ordre au milieu des détritus de la deutoplasmolyse et de la dissolution de la couche d'albumen.

Ce n'est que quand on peut compter de 15 à 18 cellules, qu'on les voit s'ap-

pliquer contre la coque en une couche à peu près continue et ébaucher la vésicule monodermique définitive caractéristique des Marsupiaux (fig. 95). Dans son intérieur, outre les grumeaux deutoplasmatiques, on observe souvent quelques cellules qui n'ont pas pu trouver place dans la paroi; elles sont en voie de nécrose et disparaissent. Hill, chez Dasyurus, a fait une constatation analogue. Enfin jamais, chez Didelphys, on ne remarque cette ligne nette entre les deux hémisphères de la vésicule que Dasyurus montre si clairement ; il y a bien une légère différence de taille entre les cellules, mais c'est vague et de signification incertaine.

La vésicule de cellules plates des Marsupiaux est, par définition, une blastula, mais il est évident que ce mot ne doit être pris ici ni dans son sens étymologique, ni dans son sens phylogénétique.

MAMMIFÈRES PLACENTAIRES

La segmentation de leur œuf a été souvent et très soigneusement étudiée : du point de vue embryologique d'abord, c'est-à-dire dans un but de comparaison et d'interprétation par Ed. van Beneden, Mathias Duval, Hubrecht, Assheton, von Spee, Heape, Bonnet, Keibel, Huber, et d'autres encore, pour ne citer que les plus récents et les plus importants ; du point de vue cytologique ou histologique ensuite, par O. Vander Stricht, Lams, Van Durme, G. Levi. C'est ce dernier point de vue que nous examinerons pour commencer.

Nous avons déjà signalé (page 50), le renversement ou tout au moins le remaniement de la polarité de l'œuf après la fécondation (O. Vander Stricht, Lams, Van Durme) et nous avons rangé ce phénomène, ainsi qu'il convenait, parmi les manifestations dynamiques, sans préjuger des conséquences encore inconnues qu'il peut avoir sur la marche du développement. Nous avons vu aussi qu'en même temps que ce remaniement se produit, l'œuf se débarrasse, par deutoplasmolyse, d'une partie de ses réserves ; cette expulsion n'est pas encore achevée au moment où la segmentation en deux est devenue effective (fig. 40). Elle aussi rentre dans le cadre des manifestations dynamiques de la fécondation, mais rien n'empêche d'y voir également, comme chez les Marsupiaux bien qu'à un degré moindre, une disjonction partielle du protoplasme et du deutoplasme et le vestige d'un état méroblastique ancestral.

Dans un autre ordre d'idées, on a signalé la persistance de la queue du spermatozoïde dans le cytoplasme de l'œuf fécondé, et même son passage intégral dans l'un des deux premiers blastomères (O. Vander Stricht, Lams) (fig. 40). Ce détail a fait naître l'idée, très plausible et très séduisante en elle même, qu'il serait la marque de la destinée spéciale du blastomère privilégié, appelé à jouer dans l'embryogénèse un rôle beaucoup plus considérable que son congénère (Henneguy). Les faits ont malheureusement contredit cette interprétation : après la seconde division, la queue du spermatozoïde passe encore tout entière dans un des quatre blastomères formés (G. Levi). Dès lors on ne peut plus, raisonnablement, lui attribuer de rôle

déterminatif et il devient assez indifférent qu'elle se fonde dans le cytoplasme un peu plus tôt ou un peu plus tard.

Nous pouvons maintenant passer à l'examen de la segmentation envisagée en tant que processus morphologique. Elle a été l'objet de nombreuses controverses, tant à cause de son importance au point de vue comparatif qu'eu égard aux difficultés qu'elle oppose à l'observation. Nous ne pouvons malheureusement nous y arrêter, bien qu'elles forment un des chapitres les plus intéressants de l'histoire de l'embryologie. Il est des points sur lesquels on a exagérément discuté et qui actuellement ont perdu beaucoup de leur intérêt, ou sont définitivement tranchés : tels sont la question de l'épibolie (Ed. van Beneden, Assheton, etc.), la théorie de la metagastrula, émise par Ed. van

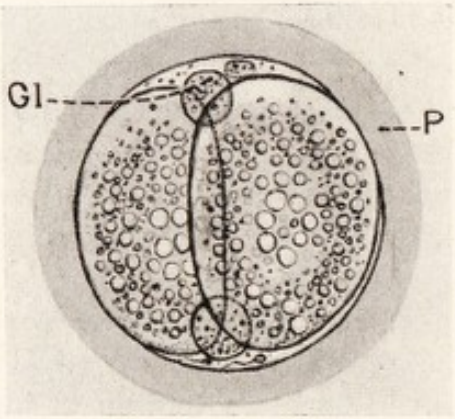


Figure 99. — Œuf de Murin segmenté en deux, vu de côté (d'après Ed. van Beneden). *Gl*, globules polaires ; *P*, membrane pellucide.

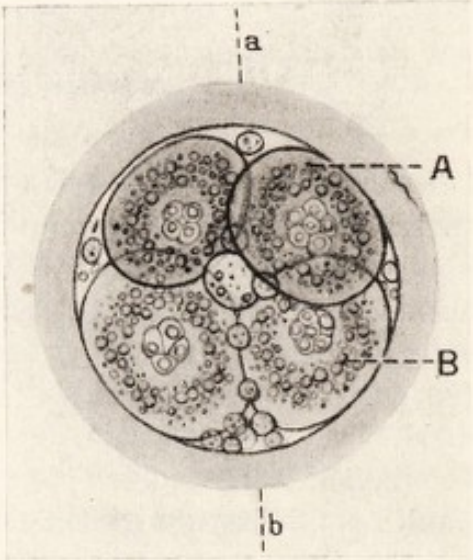


Figure 100. — Œuf de Murin segmenté en quatre, vu par le pôle supérieur (d'après Ed. van Beneden). Détritus de la deutoplasmolyse sous la membrane vitelline. *A*, blastomères antérieurs ; *B*, blastomères postérieurs ; *a-b*, plan de symétrie bilatérale.

Beneden, abandonnée par lui plus tard et reprise ensuite par Mathias Duval. Aujourd'hui que les mots blastula et gastrula ont pris un sens précis et bien défini, on voit que beaucoup de discussions anciennes n'étaient que des querelles de mots et, pour les comprendre, il faudrait faire revivre l'époque où elles se sont produites.

La description très objective que nous allons faire est basée sur un travail posthume d'Ed. van Beneden consacré à l'œuf de la chauve-souris ; il force la conviction grâce à l'abondance des matériaux étudiés, à la fidélité des dessins publiés et au fait que quelques-uns des stades les plus importants ont été observés sur le vivant.

L'œuf fécondé du murin (fig. 2) montre une différenciation polaire accusée par l'existence d'un croissant de grains ou de gouttelettes deutoplasmiques entre les branches duquel se sont accolés les deux pronuclei. L'œuf

commence par se segmenter en deux, suivant un plan vertical ; les deux blastomères formés, en rapport par une large surface de contact, sont de taille légèrement inégale (fig. 99) et le plus petit paraît, sur le vivant, un peu plus opaque. Il en est exactement de même chez le lapin, mais on ne peut pourtant pas faire de l'inégalité des deux premiers blastomères une règle générale applicable à tous les Mammifères.

Le second plan de division est vertical aussi, et perpendiculaire au premier. Des quatre blastomères formés, deux sont naturellement un peu moins gros (fig. 100). Souvent, non seulement chez le murin mais chez bien d'autres espèces, l'un des deux premiers blastomères, probablement le plus petit, devance l'autre dans sa division, et le stade 4 est précédé d'un court stade 3.

La troisième mitose se fait horizontalement et le plan de cytodiérèse passe à une faible distance au-dessus de l'équateur; il est donc latitudinal (fig. 101) et sépare un groupe de quatre micromères d'un groupe inférieur de quatre macromères. Mais ici deux remarques sont nécessaires : d'abord la différence entre micromères et macromères, bien que réelle, n'est pas très considérable ; ensuite les micromères proviennent par paires des deux premiers blastomères, tout comme les macromères ; il y en a donc deux un peu plus petits et deux un peu plus gros.

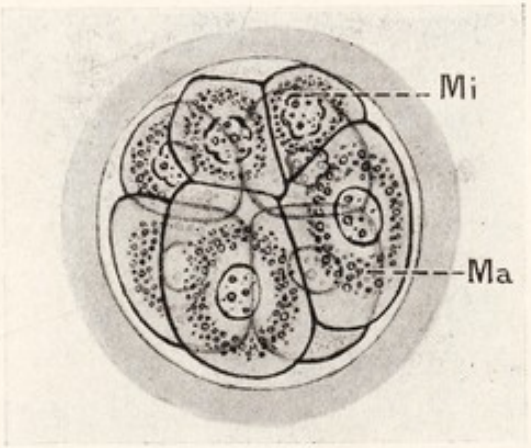


Figure 101. — Œuf de Murin segmenté en huit (d'après Ed. van Beneden). ***Mi***, micromères ; ***Ma***, macromères.

Jusqu'ici, la segmentation de l'œuf du Murin ressemble étonnamment à celle de Rana fusca ou d'Amphioxus. Il n'y a aucune différence notable. Toutes proportions gardées, les figures 58 et 101 sont exactement superposables et il est permis d'en tirer certaines déductions dont la principale est la suivante : l'œuf du Murin se segmente comme s'il était symétrique bilatéral et comme si le premier plan de division était perpendiculaire au méridien de symétrie, le second plan coïncidant avec lui.

Quand il y a quatre blastomères, ils sont placés deux à deux, un plus petit devant, un plus gros derrière, à droite et à gauche du plan médian ; quand il y en a huit, il y a de chaque côté de ce plan, un petit et un gros micromères, un petit et un gros macromères (fig. 100 et 101).

On s'explique dès lors l'inconstance, selon les espèces, de l'inégalité de taille entre les deux premiers blastomères. Ni ceux qui l'ont admise, ni ceux qui l'ont contestée ne se sont trompés, mais tous ont commis l'erreur de vouloir généraliser leur observation. Chez les Mammifères, les deux premiers blastomères sont de taille différente quand le plan qui les sépare est perpendiculaire au plan de symétrie ; ils sont de même taille quand ces deux plans coïncident exactement ; quand ils sont obliques l'un par rapport à l'autre, leurs dimensions respectives dépendent de l'amplitude de cette obliquité.

Cette interprétation n'est pas purement spéculative ; elle est l'application aux Mammifères de faits dûment constatés chez la grenouille, où la première segmentation montre seulement une tendance à se faire suivant le plan de symétrie et n'y cède que dans 40 à 50 0/0 des cas.

La valeur démonstrative des figures 100 et 101 est exceptionnelle puisqu'elles reproduisent des œufs préalablement étudiés sur le vivant, n'ayant donc pas subi les rétractions habituelles des réactifs.

Le stade à huit blastomères n'est pas toujours aussi pur que dans la figure 101 ; souvent les micromères pivotent sur les macromères d'un quart de cercle, obscurcissant ainsi les rapports primitifs. D'ailleurs dès le stade suivant ceux-ci deviennent toujours méconnaissables et dans la suite de la segmentation toute trace de symétrie bilatérale s'efface. Micromères et macromères proliférant, leurs différences de taille s'atténuent et deviennent indistinctes (fig. 102). Il est, de même, impossible de suivre avec quelque précision la succession des mitoses ; elles ne sont pas synchrones comme dans tant d'autres cas et de plus les fuseaux sont orientés de toutes façons. Pendant un certain temps on peut encore reconnaître à l'amas de blastomères, véritable morula, des traces de sa polarité primitive, mais cet état est fugace.

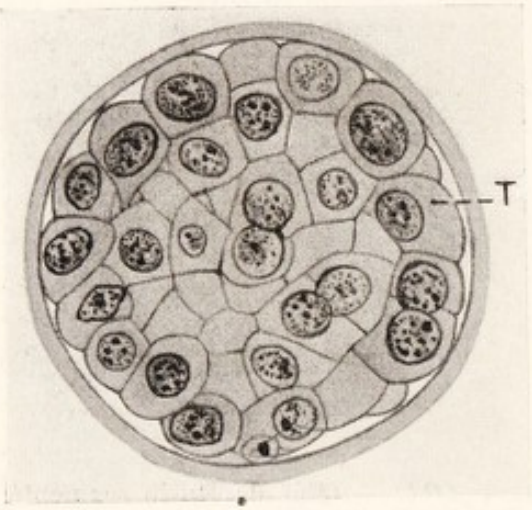


Figure 102. — Coupe d'œuf de Murin à la fin de la segmentation (d'après Ed. van Beneden). *T*, couche enveloppante ou trophoblaste.

Aux derniers stades de la segmentation, l'œuf du Murin — on pourrait dire l'œuf des Mammifères — est une masse compacte de cellules, composée d'un noyau central d'éléments polyédriques moulés les uns sur les autres, et d'une couche corticale d'aspect plus ou moins épithélial ; cet épithélium par sa face profonde s'engrène dans les irrégularités du noyau central et, par les divisions mitotiques dont il est le siège, continue, un certain temps encore, à augmenter le nombre de ses cellules constitutives. Cette couche finit toutefois par se délimiter plus nettement et dans la suite elle s'individualisera de plus en plus. On lui donne alors le nom simplement topographique de couche enveloppante (Ed. van Beneden), ou, en préjugeant de sa destinée future, celui de trophoblaste (Hubrecht). Elle prend bientôt un aspect un peu plus homogène et une coloration plus sombre (fig. 102). L'amas cellulaire ou noyau central reste jusqu'à la fin formé de cellules polyédriques par pression réciproque.

L'œuf, arrivé à ce stade, a encore sensiblement le volume de l'œuf fécondé ; il ne s'est pas accru, s'est simplement fragmenté en cellules de plus en plus petites et c'est dans cet état qu'il achève sa segmentation. Plus tard, il va s'accroître, par conséquent se nourrir et entreprendre une nouvelle étape de son développement ; nous l'y suivrons dans un prochain chapitre.

Tels sont les faits chez un Mammifère bien étudié et choisi comme type. Ils sont partout les mêmes, avec quelques variantes qui n'altèrent pas l'essence des phénomènes ainsi qu'en font foi de nombreux travaux. Mais peut-on donner le nom de blastula à la forme par où s'achève la segmentation ? Oui, si par convention on détourne ce mot de sa signification étymologique et morphologique, mais assurément non, si le critérium d'une blastula est la présence d'une cavité de segmentation Nous verrons d'ailleurs par la suite, que le trophoblaste ou couche enveloppante est une formation exclusivement propre à l'œuf des Mammifères, qui n'a pas son équivalent ailleurs. C'est, comme le syncytium vitellin des méroblastiques, un organe de nutrition, grâce auquel l'œuf s'implantera dans l'organisme maternel et vivra en symbiose avec lui ; il formera la plus grande partie du placenta (Mathias Duval, Ed. van Beneden, Hubrecht, etc.).

QUELQUES CONCLUSIONS RELATIVES A LA SIGNIFICATION DE LA SEGMENTATION

A. — Dans tout le cours de notre exposé, nous avons décrit la segmentation en partant des principes et de la définition énoncés dans le chapitre premier de ce livre. Du point de vue biologique, elle apparaît clairement comme la conséquence nécessaire d'une loi très générale qui veut que dans toute cellule d'un organisme donné, la substance nucléaire et le protoplasme se trouvent dans un rapport quantitativement déterminé. En fait, partout, de l'Amphioxus aux Mammifères, l'œuf se découpe en segments de plus en plus petits, chacun pourvu de son noyau, jusqu'à ce qu'ils aient atteint une certaine taille ; à partir de ce moment, celle-ci ne diminue plus malgré les innombrables divisions que ces segments subiront encore. Les blastomères sont devenus des cellules qui, se nourrissant de leurs réserves et de matériaux venus d'ailleurs, fonctionnent autrement : l'œuf entre dans une nouvelle phase de sa vie.

Du point de vue morphologique, l'interprétation des faits est beaucoup plus complexe et moins certaine. Sans doute on peut dire, sans commettre d'erreur, que tous les œufs passent par une forme morula ; celle-ci est sphérique ou discoïdale, selon que l'œuf dont elle provient est holoblastique ou méroblastique, mais la morula n'est qu'un aspect dû à la tension superficielle des blastomères ; elle n'a aucune valeur phylogénétique : un œuf est une sphère; qu'elle se découpe en segments de sphère et l'aspect de morula devient une nécessité.

Si la morula ne donne d'assise sérieuse à aucune vue spéculative sur l'origine historique des Vertébrés, il n'en est pas de même de la blastula, dont certains organismes, dans la nature actuelle, reproduisent encore plus ou moins la forme-type, telle qu'elle est réalisée chez l'Amphioxus. Nous avons montré que par une série graduellement croissante de complications, on pouvait encore, même chez les Sauropsidiens, retrouver à la fin de la segmenta-

tion, une forme aisément assimilable à la blastula. Seuls les Mammifères, surtout placentaires, n'en reproduisent plus la moindre trace ; mais on peut admettre que c'est précisément la formation de l'ébauche placentaire qui, dès le début, fait dévier leur développement.

La valeur morphologique de la blastula étant admise, il reste à déterminer sa signification biologique, ou si l'on préfère, physiologique ; seule elle nous fera comprendre la raison d'être actuelle et par conséquent la cause réelle de la réapparition, vague et élémentaire d'ailleurs, d'un stade ancestral. Ainsi que l'ont montré les chapitres précédents, entre la cavité de segmentation large, vaste, régulière de l'Ammocète ou de Rana, la cavité de résorption d'un Sélacien et la cavité sous-germinale d'un Reptile ou d'un Oiseau, il n'y a aucune différence essentielle. Dans tous les cas, le liquide qui la remplit, chargé de substances albuminoïdes et de déchets deutoplasmatiques, est un produit de l'activité cellulaire des blastomères ou des cellules. Il a pour origine, selon les cas, une véritable sécrétion, ou une fonte en masse de portions plus ou moins considérables du deutoplasme, avec accumulation en un même point des produits qui en résultent. Il est hors de doute que la cavité de segmentation des œufs méroblastiques (cavité de résorption, cavité sous-germinale) n'est autre chose qu'un réservoir de substances alimentaires, provenant de la désintégration du deutoplasme et que le germe, qui se trouve à son contact immédiat, utilisera dans son développement. Cette interprétation, pour être moins évidente chez les holoblastiques, ne leur en est pas moins parfaitement applicable. L'origine du blastocèle est la même ; peut-être y entre-t-il un peu d'eau venue du milieu ambiant, mais cela ne l'empêche pas d'être essentiellement un produit de l'œuf lui-même. A première vue, on aperçoit mal le mode d'utilisation de ces produits par le germe, mais c'est simplement parce que cette utilisation ne se fait que plus tard, par une forme embryonnaire plus évoluée que la blastula. Nous montrerons en effet, dans un prochain chapitre, qu'au moment de la gastrulation, chez tous les holoblastiques, le contenu de la cavité de segmentation passe entièrement dans l'archentéron, ébauche du tube digestif de l'embryon, et dans la paroi duquel persisteront, jusqu'après l'éclosion, les dernières réserves deutoplasmatiques.

Enfin, si l'on continue à envisager les choses de ce même point de vue physiologique, l'intense deutoplasmolyse des Marsupiaux, celle plus discrète des Placentaires, deviennent des processus fonctionnellement équivalents à la formation de la cavité sous-germinale des Reptiles ou des Oiseaux, et de la cavité de segmentation de tous les Anammiotes. La physiologie rassemble ainsi en un même faisceau et soumet à une même loi générale des faits qui, morphologiquement, paraissaient inconciliables. Il y a dans ces notions, pour ceux qu'intéresserait le chimisme du développement embryonnaire, matière à de fructueuses recherches.

B. — Chaque fois que les documents objectifs l'ont permis, nous avons insisté sur la symétrie bilatérale de l'œuf fécondé, de l'œuf segmenté, de la blastula. Ce n'est pas que la symétrie en elle-même ait une importance particulière ; mais elle est la manifestation extérieure et persistante de stade en stade, de localisations germinales, c'est-à dire de potentialités évolutives

régionales, que l'expérimentation a mises en lumière, parmi les Vertébrés, chez les Amphibiens. Nous ne pouvons traiter ici cette question avec toute l'ampleur qu'elle mérite, mais nous en dirons juste ce qu'il faut pour pouvoir dégager une dernière conclusion de l'étude de la segmentation.

Prenons comme point de départ, l'œuf de la grenouille rousse. On connaît bien ses localisations germinales ; on sait que son plan de symétrie bilatérale deviendra celui de l'embryon et de la larve, que la tête se formera dans la région du croissant gris, etc... On sait aussi que le premier plan de segmentation coïncide parfois, souvent même, avec le plan de symétrie ; dans ces conditions les deux blastomères sont l'un droit et l'autre gauche. Si l'on détruit le premier, il se forme un hémiembryon gauche (fig. 103) et *vice versa*.

Mais dans le cas, fréquent d'ailleurs, où le premier plan de division coupe obliquement ou même perpendiculairement le plan de symétrie déterminable par le croissant gris, les deux blastomères formés restent-ils quand même droit et gauche ? Aucunement ; l'expérience a montré de façon décisive que *la destinée d'un blastomère est sous la dépendance absolue de ses rapports avec le plan de symétrie bilatérale de l'œuf*. Si le plan qui le sépare de son congénère est aussi le plan de symétrie, il donnera la moitié droite ou la moitié gauche de l'embryon ; s'il lui est perpendiculaire, il en formera la moitié craniale ou la moitié caudale ; et si les deux plans se coupent obliquement, il produira une portion d'embryon intermédiaire entre ces extrêmes, variable avec le degré d'obliquité. L'avenir ontogénétique des diverses régions de l'œuf est donc déterminé par les localisations germinales et nullement par la segmentation. D'où la conclusion importante, que la segmentation n'est pas un processus formateur ; elle ne change rien ni aux potentialités de l'œuf ni à leurs localisations. Elle n'est, à ce point de vue non plus, qu'un découpage, qu'un morcellement de l'œuf, ou si l'on veut, une répartition de ses propriétés entre de multiples organites capables de les mettre en œuvre.

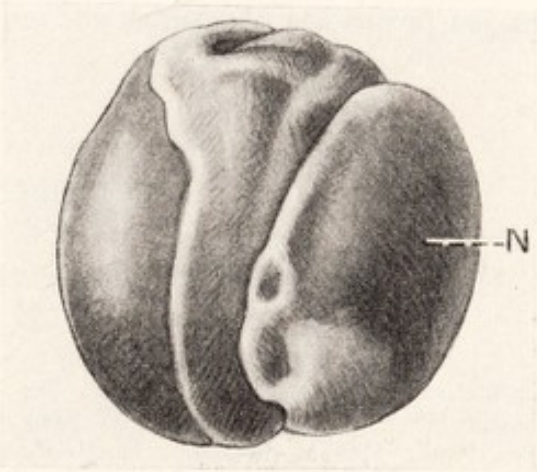


Figure 103. — Hémiembryon gauche de grenouille. *N*, blastomère nécrosé à la suite de la piqûre.

On objectera peut-être à semblable conclusion qu'il serait dangereux de généraliser les observations faites sur l'œuf de grenouille, d'autant plus que chez l'Amphioxus, les deux et même les quatre premiers blastomères, isolés de leurs congénères, donnent chacun une larve complète (Edm. B. Wilson) ; que l'œuf de Petromyzon segmenté en deux et soumis à l'action d'une solution hypertonique peut former un embryon double (Bataillon) ; que l'expérimentation n'a pas révélé de localisations germinales dans l'œuf des Sélaciens (Eismond) ni dans celui de Fundulus (T. H. Morgan, W. H. Lewis) ; que chez

le Tatou enfin, un seul œuf produit régulièrement quatre embryons jumeaux (Newmann et Patterson).

Mais ce sont là des faits d'un tout autre ordre. L'œuf de grenouille aussi peut donner naissance à des embryons doubles, il suffit pour cela qu'on le retourne (O. Schultze, T. H. Morgan) et l'embryologie causale a établi depuis longtemps que si tous les œufs ont des localisations germinales, elles n'ont pas chez tous le même degré de fixité et de stabilité. Il en est où elles sont immuables quelles que soient les conditions expérimentales auxquelles on les soumette (Cténophores) ; il en est où elles sont mieux à la merci de l'expérimentateur, parce qu'elles sont moins rigides et que des suppléances s'établissent entre les parties. C'est sur ces bases que, depuis longtemps déjà, on a divisé les œufs des animaux en deux groupes : les œufs à développement déterminatif ou en mosaïque et ceux à développement régulateur (Fischel, Driesch, Korschelt et Heider, etc.) ; mais la segmentation normale, telle qu'elle s'offre à l'embryologie descriptive, conserve toujours la valeur d'une répartition des propriétés régionales de l'œuf entre des blastomères individualisés.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

pour les quatre chapitres du Livre II

Assheton. *Quart. Journ. microsc. Sc.*, XXXVII, 1894 ; XLI, 1898 ; LVIII, 1910. — Agassiz. *Proc. Amer. Acad.*, XX, 1884. — Agassiz et Whitman. *Mem. Mus. comp. zool.*, 1885 et 1889. — Balfour. *Traité d'embryologie comparée ; Monograph of the development of Elasmobranch fishes.* Londres, 1878. — Blount, *v. Index précédent.* — Boeke, *Petrus Camper*, 1904. — Bonnet, *Arch. f. Anat. u. Entwick.*, 1884 ; *Anat. Hefte*, IX, 1897 ; *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte.* — Boveri. *Zellenstudien*, I à VI, Iena. — A. Brachet, *voir Index précédent* et *Arch. biol.*, XIX, 1902 ; *Zoolog. Jahrb.* Suppl. XV, 1912. — J. Bury. *Arch. Entwick.-Mech.*, XXXVI, 1913. — Cerfontaine. *Arch. biol.*, XXII, 1907. — B. Dean *Quart. Journ. microsc. Sc.*, XXXVIII, 1896. — Mathias Duval. *Ann. Sc. nat. Zool.*, XVIII, 1884 ; *Journ. anat. et physiol.*, 1899. — von Ebner, *Festschrift für Rollett*, 1893. — Eycleshymer and Wilson. *Amer. Journ. Anat.*, V, 1896. — Fauré-Frémiet, *v. Index précédent.* — E. Godlewsky-jun. *Arch. f. Entw.-Mech.*, XXVI, 1908. — A. Gœtte. *Entwicklungsgeschichte der Unke*, 1875 ; *Entwick. des Flusneunauges*, 1890. — Grönroos. *Inaug. Diss.* Helsingfors, 1890 ; *Anat. Hefte*, VI, 1895. — Hartmann, *voir Index précédent.* — Hatschek. *Arb. aus d. zoolog. Inst. Wien.*, 1881. — W. Heape. *Quart. Journ. microsc. Sc.*, XXIII, 1883. — Henneguy. *Journ. anat. et physiol.*, XXIV, 1888. — Herlant, *v. Index précédent.* — R. Hertwig. *Biolog. Centralbl.*, XXIII, 1903 ; *Arch. Zellforsch.*, I, 1908. — O. Hertwig. *Arch. mikrosk. Anat.*, XLII, 1893 ; LXXVII, 1911 ; LXXXII, 1913 ; *v. aussi Index précédent.* — J. P. Hill, *v. Index précédent.* — His. *Abhdl. Königl. Akad. Leipzig*, 1898, 1899, 1900. — C. Huber. *Journ. morph.*, XXVI, 1915. — Hubrecht. *Quart. Journ. microsc. Sc.*, LIII, 1909 ; *Anat. Anz.*, XXVI, 1905 ; *Verhdl. Konink. Akad. Amsterdam*, 1902. — Kerr. *Quart. Journ. microsc. Sc.*, XLV, 1902 ; *Textbook of embryology, Vertebrata.* Londres, 1919. — Kopsch. *Internat. Monatsch. Anat. u. Physiol.*, XVII, 1900 ; XVIII, 1901 ; XX, 1902. — Kowalevsky. *Mém. Acad. Sc. Saint-Pétersbourg*, 1867. — Lams, *v. Index précédent.* — Lanzi. *Arch. ital. anat. e embriol.*, VIII, 1909. — Levi, *v. Index précédent.* — W. H. Lewis. *Anat. Rec.*, VI, 1912. — Michaelis. *Inaug. Diss.* Berlin, 1897. — T. H. Morgan. *Anat. Anz.*, VIII, 1893 ; X, 1895 ; *Arch. Entw.-Mech.*, XV, 1902 ; XVIII, 1904 ; XIX, 1905. — Morgan et Tsuda. *Quart. Journ. microsc. Sc.*, XXXV, 1894. — Morgan et A. Boring. *Arch. Entw.-Mech.*, XVI, 1903. — Nicolas, *v. Index pré-*

cédent. — Patterson, *idem*. — Roux. *Gesamm. Abhandl., et anat. Anz.*, XXIII, 1903. — Rückert. *Festsch. Kupffer*, 1899. — Ruffini. *Anat. Anz.*, XXXI, 1907. — Salensky. *Arch. biol.*, II, 1881. — Samassa. *Arch. Entw.-Mech.*, II, 1895 ; III, 1896. — O. Schultze. *Arch. mikrosk. Anat.*, LV, 1899. — de Sélys-Longchamps. *Arch. biol.*, XXV, 1910. — Semon. *Zool. Forschungsreise in Australien*, 18, 1901. — B. G. Smith. *Journ. morphol.*, XXIII, 1912. — Spurgeon and Brooke. *Anat. Rec.*, X, 1916. — Ed. van Beneden. *Arch. biol.*, I, 1880 ; XXVI, 1911. — Ed. van Beneden et C. Julin. *Arch. biol.*, I, 1880. — O. Vander Stricht, *v. Index précédent*. — Whitman et Eycleshymer. *Journ. morph.*, XII, 1896. — Will, *Zool. Jahrb* , VI, 1893. — Wilson et Hill. *Philos. Trans. royal Soc.*, London B, 199, 1908. — H. E. Ziegler, *Inaug. Diss.* Fribourg, 1892 ; *anat. Anz.*, XII, 1896. — Bibliographie détaillée, jusqu'en 1903, dans le *Handbuch der vergleich. und experim. Entwickl. d'O. Hertwig.*

LIVRE III

GASTRULATION ET FORMATION DE L'ÉBAUCHE EMBRYONNAIRE

CHAPITRE PREMIER

DÉFINITION DE LA GASTRULATION

NOTIONS PRÉLIMINAIRES

I. — CROISSANCE ET DIFFÉRENCIATIONS

Jusqu'à la fin de la segmentation, l'œuf a conservé son volume primitif ; aucun déplacement appréciable des blastomères ne s'est produit modifiant les relations des parties entre elles. Mais à la segmentation va succéder l'embryogénèse ; les cellules constitutives de la blastula vont continuer à proliférer, mais elles vont aussi vivre d'une autre vie que les blastomères. Non seulement elles vont se nourrir, d'abord aux dépens du deutoplasme qu'elles tiennent en réserve puis par l'apport de matériaux venus d'ailleurs, mais elles subiront en outre des changements compliqués de forme et de situation.

Le premier fait nouveau qui s'observe dans la Blastula lorsqu'elle est achevée, c'est qu'elle grandit. Cette croissance, qui ne s'arrêtera qu'avec la fin du développement, accompagne ou précède les altérations morphologiques de la larve et les différenciations de ses parties. Elle joue donc un rôle considérable en embryologie et bien que son analyse soit plutôt du ressort de la physiologie de l'embryon, il est indispensable, au seuil de ce livre, que nous disions un mot de ses mécanismes. Deux facteurs interviennent essentiellement pour la réaliser : l'hydratation et la nutrition.

L'absorption d'eau par le germe en développement est constante bien que quantitativement variable selon les espèces et selon les stades. L'eau pénètre dans les cellules, dans les espaces intercellulaires, dans les cavités de l'embryon, mais il est clair que cet afflux n'est pas continu et régulier. Les cellules, les groupes de cellules ont leur perméabilité pour l'eau et les sels réglée sui-

vant un rythme déterminé ; elles passent par des phases successives de perméabilité et d'imperméabilité. Après une mitose, les cellules-filles absorbent de l'eau pour grandir ; elles ne le font plus quand elles ont repris leur taille normale. Ce rythme, qui maintient l'équilibre osmotique de l'œuf et de son milieu, permet aussi, du même coup, l'élimination des déchets de l'activité vitale et le maintien des conditions nécessaires au développement.

La nutrition, dont l'accomplissement est étroitement lié à la perméabilité cellulaire, est suivie de deux conséquences capitales : la multiplication des cellules et la formation par elles, dans leur intérieur ou dans les espaces qui les séparent, de produits de différenciations : myofibrilles, neurofibrilles, enclaves glandulaires et sécrétoires d'une part, substance collagène, muqueuse, osseuse, cartilagineuse, etc. de l'autre. En d'autres termes, la nutrition est un facteur essentiel de l'organogénèse et de l'histogénèse.

II. — FACTEURS DÉTERMINANTS DE L'EMBRYOGÉNÈSE

Pendant le morcellement de l'œuf qu'est la segmentation, le synchronisme des mitoses n'est rompu qu'à cause des différences dans la surcharge deutoplasmique des blastomères, mais il n'en est plus de même dès que le germe est composé de cellules. Sans doute cette influence ne cesse pas complètement de se faire sentir, puisqu'il n'y a pas de blastula dont toutes les cellules soient exactement de même taille, mais elle cède le pas à des actions nouvelles dont l'importance est bien plus grande. Celles-ci ont leur origine initiale dans les localisations germinales, qui sont réparties dans le germe segmenté comme elles l'étaient dans l'œuf fécondé.

Les localisations germinales, de par leur existence même, sont la cause de propriétés régionales particulières départies aux groupements cellulaires correspondants ; elles sont, de ce chef, des facteurs de l'embryogénèse et de la valeur qualitative des différenciations. Comment agissent-elles ? De quelle nature sont les énergies qu'elles mettent en œuvre ? On l'ignore totalement, et en attendant des éclaircissements que l'avenir apportera sans doute, il est simple et commode de les porter au compte des « tendances héréditaires ». Les changements de forme et les différenciations dont elles paraissent les causes immédiates sont dits spontanés (Selbstdifferenzierung de W. Roux). La forme la plus habituelle, la plus simple aussi, sous laquelle leur action se manifeste est l'inégalité de croissance.

Or, une simple prolifération cellulaire plus active en un point qu'en d'autres, peut avoir des conséquences considérables, les unes immédiates et locales, les autres médiates et plus lointaines. Elle peut simplement épaissir une couche cellulaire, amener la formation d'un bourgeon qui restera plein ou se creusera ; elle peut plisser cette couche, la reployer en dehors (évagination) ou en dedans (invagination). Mais elle pourra aussi étaler la lame en surface, comprimer les parties voisines et les obliger ainsi à se tasser en des bourgeons, ou à se plier en des évaginations ou des invaginations. Mais ce n'est pas tout ! Le bourgeon ou le cul-de-sac, ou la couche cellulaire modifiée,

va, par le fait même, perdre une partie des connexions qu'il avait eues jusqu'alors et en contracter d'autres avec des régions voisines dont les potentialités peuvent être différentes ; ainsi naissent de nouvelles possibilités d'actions et de réactions qui se multiplient à l'infini.

Voilà donc un facteur, très simple à l'origine, qui devient le point de départ d'une série étendue de complications successives et progressives. On en saisira mieux encore les conséquences, si l'on ne perd pas de vue cette notion fondamentale que l'œuf segmenté, tout comme l'œuf simplement fécondé et ultérieurement l'embryon, ne sont pas de simples mosaïques de régions potentiellement différentes, autrement dit que les localisations germinales n'y sont pas seulement juxtaposées. A quelque stade qu'on l'envisage, le germe forme un tout dont un réseau de corrélations fonctionnelles associe étroitement les parties. Ce fait est établi par de nombreuses recherches expérimentales et son analyse définitive n'est qu'une question de temps et de méthodes.

Dès lors, tout changement en un point quelconque agira sur ce réseau de corrélations, le modifiera et en créera de nouvelles ; celles-ci en provoqueront d'autres et ainsi de suite. Un minime processus *spontané* sera le point de départ d'une série d'autres, *provoqués* par lui, s'enchaînant et réagissant les uns sur les autres.

Telle est, en un bref aperçu, la marche générale d'une ontogénèse. Pour peu qu'on y réfléchisse, on saisira la complexité des faits qui s'offrent à l'analyse scientifique. Car les manifestations spontanées ou provoquées ne se résument pas en des inégalités de croissance ; toutes les parties d'un germe sont en perpétuel changement : tension superficielle, pression osmotique, tactismes et tropismes subissent l'influence des conditions nouvelles qui s'établissent constamment et se modifient avec elles. Il s'en faut malheureusement que l'on puisse, à l'heure actuelle, donner autre chose qu'un sommaire de tous ces faits, sommaire résumant les problèmes que l'embryologie causale aura à résoudre par les méthodes expérimentales, quand elle pourra les appliquer à toute la succession des stades.

Pour le moment on ne connaît encore que quelques différenciations authentiquement spontanées, quelques-unes sûrement provoquées, mais toutes les autres n'ont encore pu être que décrites et leur interprétation ne repose que sur des comparaisons. Aussi, dans le cours de notre exposé, parlerons-nous constamment de bourgeonnements, de proliférations, invaginations, de délamination, de déplacements cellulaires sans pouvoir en donner le mécanisme intime et la cause directe ; mais comme nous comparerons les ontogénèses entre elles, nous pourrons établir que ces causes sont sûrement les mêmes pour toutes et que leur ensemble constitue les lois générales de l'embryogénèse.

III. — APPLICATION DES NOTIONS HISTOLOGIQUES A L'EMBRYOLOGIE

Tout comme l'histologie, l'embryologie a sa base fondamentale dans la théorie cellulaire. Ces deux disciplines scientifiques s'aident mutuellement et

se complètent : il y a une histologie de l'embryon comme il y en a une de l'adulte. Les tissus de l'embryon n'ont cependant pas la stabilité et la fixité de ceux de l'animal complètement formé. On a dit souvent que la forme épithéliale est primordiale pour la cellule ; rien en embryologie ne justifie cette manière de voir : les blastomères sont en principe des cellules sphériques qui ne prennent parfois l'aspect épithélial que par les pressions qu'elles exercent les unes sur les autres. On voit fréquemment, dans le cours d'un développement, des cellules étoilées modifier leur forme et se ranger en épithélium, revenir sur leurs pas dans la suite et dans certains cas subir une seconde fois la même évolution. La forme des cellules dans l'embryon est donc sujette à des variations multiples au cours des stades. La formule simpliste qui disait : tout épithélium procède d'un épithélium est complètement inexacte parce qu'elle généralise ce qui n'est vrai que dans quelques cas particuliers.

GASTRAEA ET GASTRULA

On donne le nom de gastrula à la forme embryonnaire qui succède à la blastula, et on appelle gastrulation le processus par lequel elle se forme. En réalité, il n'y a pas toujours transformation immédiate de la blastula en gastrula. Dans les œufs holoblastiques volumineux des Ganoïdes, dans les œufs méroblastiques, une période plus ou moins longue de croissance pure et simple précède la gastrulation et la prépare.

La gastrulation et la gastrula ont occupé dans l'histoire des Sciences morphologiques une place considérable. Huxley, Ray Lankester, E. Haeckel et après eux une foule d'autres auteurs y ont vu une forme commune aux embryons de tous les Métazoaires, et Haeckel, en l'incorporant dans son système généalogique, lui a attribué une portée phylogénétique de premier ordre. La gastrula, pour lui, serait un stade récapitulatif très ancien et absolument général, encore représenté, dans la nature actuelle par les Polypes hydroïdes. Haeckel avait synthétisé ou mieux symbolisé ce stade en imaginant une gastrula idéale, une *Gastræa*, selon sa nomenclature, souche de toutes les gastrulas particulières et à laquelle il devait être possible de les ramener par des considérations d'ordre purement morphologique.

La gastræa aurait la forme d'une coupe dont la paroi serait constituée de deux couches épithéliales adossées, l'une interne, l'autre externe. La cavité de la coupe est la cavité digestive ou archentéron ; son orifice extérieur est la bouche primordiale ou blastopore. La gastrula d'Amphioxus (fig. 106) donne une assez bonne représentation de la gastræa typique. Mais le stade d'état n'importait pas seul dans la théorie d'Haeckel ; le processus de sa formation y prenait une part considérable. La gastræa procéderait d'une blastula vésiculeuse (blastæa) du fait de l'invagination totale de son hémisphère inférieur dans son hémisphère supérieur (fig. 105). Cette invagination doit évidemment faire disparaître la cavité de segmentation (blastocèle) qui se réduit à la fente virtuelle comprise entre les deux couches cellulaires qui

délimitent l'archentéron. Ce dernier n'a donc rien de commun avec le blastocèle ; les deux cavités se remplacent mais ne se confondent pas ; leur signification phylogénétique est radicalement différente.

Tel est le schéma d'Haeckel. A la vérité il diffère beaucoup de celui de Huxley et de Ray Lankester ; mais comme son succès a eu plus de retentissement et comme les Vertébrés ont longtemps semblé le confirmer, nous ne nous occuperons que de lui. Il a exercé sur toute une génération d'embryologistes une influence décisive, non encore effacée aujourd'hui. L'idée était d'ailleurs extrêmement séduisante et justifiait qu'on entreprît d'en vérifier l'exactitude ; mais elle avait le défaut, comme tant d'autres vues phylogénétiques, d'être trop précise, d'entrer trop dans le détail. A vouloir trouver, dans l'embryologie de tous les Vertébrés, un stade qui fût vraiment assimilable à une gastræa, on a perdu du temps et on a dépensé beaucoup de labeur dans d'inutiles recherches et dans de confuses discussions.

De là un certain discrédit jeté, non seulement sur la théorie de la gastræa, mais sur l'existence même d'une forme embryonnaire qui peut être appelée gastrula. Disons nettement que ce discrédit est exagéré. La vérité est que la notion de la gastrula reste très féconde si on l'envisage dans un sens plus large que ne l'avait fait Haeckel, si on la laisse plus vague, si on sait graduer ses caractères selon leur ordre réel d'importance. Elle cesse alors d'être une pure spéculation phylogénétique et devient un excellent fil conducteur pour la découverte d'une des grandes lois qui dirigent l'ontogénèse des Chordés.

Une rapide révision des faits permet en effet de dire que l'Amphioxus passe par un stade gastrula presque schématique ; il est déjà moins pur chez l'Ammocète, moins encore chez les Amphibiens urodèles et anoures, puis chez les Gymnophiones et les Sélaciens. Chez les Téléostéens et chez les Amniotes, l'altération est telle qu'il n'y a plus de gastrula au sens haeckelien du mot ; cependant tous ces termes sont reliés entre eux par un fil que l'on retrouve aisément quand on sait le chercher. Une fois cette constatation faite, la cause de l'altération progressive peut être dégagée et rien ne s'oppose, bien au contraire, à ce que l'on considère l'Amphioxus comme phylogénétiquement primitif.

Nous considérons donc la notion de la gastrula comme féconde parce qu'elle fixe un stade qui est une réalité et constitue une base solide pour l'étude et l'interprétation des complications ultérieures ; mais il convient d'insister sur ce point, l'importance de ce stade, au point de vue embryologique, est indépendante de sa signification phylogénétique possible ; ce que nous avons dit, dans le même ordre d'idées, de la blastula, peut s'appliquer presqu'exactement à la gastrula.

Il résulte de tout ce qui précède que la définition haeckelienne de la gastrula et de la gastrulation doit être modifiée ou même radicalement remplacée par une autre. La meilleure, la plus large, et par conséquent la plus facilement applicable à l'ensemble des Métazoaires, est la suivante : *la gastrulation est le processus grâce auquel, aux dépens de la masse des cellules issues de la segmentation de l'œuf, se constitue une larve à deux feuillets, l'un externe, l'autre interne, qui restent en continuité entre eux en un point déterminé de leur*

étendue. La gastrula est donc, dans tous les cas, un embryon didermique ; à sa couche externe on donnera le nom d'ectoblaste, celui d'entoblaste étant assigné à la couche interne. Cette définition, sous réserves de quelques modifications de détail, est aussi celle qu'ont adoptée Hubrecht, Keibel, d'Eternod, et d'autres encore.

Qu'on remarque bien que le processus peut être quelconque ; peu importe qu'il consiste en une invagination, une délamination ou une épibolie ; l'essentiel est le résultat, c'est-à-dire la formation d'un ectoblaste et d'un entoblaste. On pourra dire avec raison que le mot gastrula est, historiquement et étymologiquement, bien mal approprié pour désigner un stade embryonnaire ainsi constitué. Il convient cependant de le conserver, d'abord parce qu'il est classique et est entré dans le langage courant, ensuite parce qu'il répond très exactement à l'aspect des formes les plus simples, les plus pures et probablement les plus primitives. Pour des raisons analogues, il est utile de conserver le nom de blastopore pour désigner le point où l'ectoblaste et l'entoblaste se continuent entre eux ; il serait impossible de trouver un autre terme s'appliquant également bien à tous les cas particuliers.

Nous venons aussi d'employer le mot de feuillets : la gastrula est une larve à deux feuillets. Mais il en est des feuillets comme de la gastrula ou du blastopore : un feuillet, dans le langage embryologique, n'est pas nécessairement une lame, une plaque cellulaire mince et étalée. Il en est parfois ainsi, notamment chez les Oiseaux et les Mammifères où les anciens embryologistes (von Baer) avaient constaté que l'embryon s'édifie aux dépens de feuillets véritables, et depuis lors, les mêmes couches, chez tous les animaux, ont reçu la même désignation. Mais on verra que dans bien des cas, l'entoblaste ou « feuillet » interne est une masse épaisse et compacte de cellules et que presque toujours l'ectoblaste ou « feuillet » externe est composé de plusieurs strates de cellules. L'expression est donc incorrecte, mais elle est entrée, elle aussi, dans le langage courant, et elle est commode parce que tout le monde la comprend. Le jour où l'embryologie sera finie et deviendra une science morte, on pourra remplacer une nomenclature désuète par une autre mieux appropriée aux faits et définitive ; en attendant, il vaut mieux éviter autant que possible des néologismes qui prêteraient à confusion et dont l'avenir resterait incertain.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Voir les traités d'embryologie de Prenant, Tourneux, O. Hertwig, Korschelt et Heider, Mac Bride, et aussi A. Brachet. *C. R. Soc. biol.* Paris. 1915. — E. Haeckel. *Jen. Zeitsch. Naturwiss.* VIII, 1874 ; XI. 1877. — E. Ray Lankester. *Ann. and Magas. Nat. Hist.*, XI, 1873 ; *Quart. Journ. micr. Sc.*, XVII, 1877. — L. Vialleton. *Un problème de l'évolution*. Paris 1908.

CHAPITRE II

GASTRULATION ET FERMETURE DU BLASTOPORE CHEZ LES ANAMNIOTES

Nous avons montré dans le chapitre précédent, que la gastrulation est un stade important dans la vie de l'embryon. Une ontogénèse est un déroulement continu de processus, mais un stade, si important qu'il soit, n'a pas de durée propre ; il est la conséquence d'un état antérieur et prépare ceux qui, sans interruption vont lui succéder. La gastrulation n'échappe pas à cette loi ; de plus, spécialement dans les gros œufs fortement chargés d'enclaves, elle ne s'accomplit pas simultanément dans toutes les parties de la blastula : les localisations germinales, la symétrie bilatérale de l'œuf s'y opposent. Alors qu'elle s'achève dans la région qui deviendra l'extrémité céphalique, elle ne fait que débuter là où se formera l'anus, et ses complications ultérieures apparaissent avec la même discordance chronologique. Parmi ces complications, la première et la plus importante, est la fermeture du blastopore ; on ne peut donc en séparer l'étude de celle de la gastrulation.

GASTRULATION ET FERMETURE DU BLASTOPORE DANS LES ŒUFS HOLOBLASTIQUES

Ils forment, ainsi que nous l'avons vu, une série régulière et sans lacune importante, depuis l'Amphioxus jusqu'aux Ganoïdes osseux. A vrai dire, l'Amphioxus n'est pas un Vertébré et nous pourrions ne pas nous en occuper ; mais il nous rendra, dans ce chapitre, les mêmes services que pour la segmentation. Il montre certains faits avec une telle clarté, une telle évidence, qu'il donne parfois la clef de dispositions analogues, mais plus obscures, existant dans des formes plus élevées ; mais il s'en faut de beaucoup qu'il puisse servir de prototype pour toute l'ontogénèse des Vertébrés et nous ne l'utiliserons que dans la mesure où il peut faciliter l'intelligence des faits.

I. — AMPHIOXUS

La gastrulation et la fermeture du blastopore sont aujourd'hui bien connus, grâce aux travaux anciens de Kowalewsky et de Hatschek, et à ceux, plus récents, de Morgan et Hazen, de Mac Bride, de Cerfontaine et de Legros.

Rappelons d'abord que dans la blastula de l'Amphioxus, les cellules de l'hémisphère inférieur sont un peu plus volumineuses que celles de l'hémisphère supérieur et que sa symétrie bilatérale se reconnaît à la position excentrique du globule polaire (fig. 55). Quand la gastrulation commence, l'hémisphère inférieur s'aplatit (fig. 104); il devient plan et, en conséquence, la cavité de segmentation cesse d'être sphérique pour prendre une forme hémisphérique. La plaque des grosses cellules s'invagine alors progressivement sous

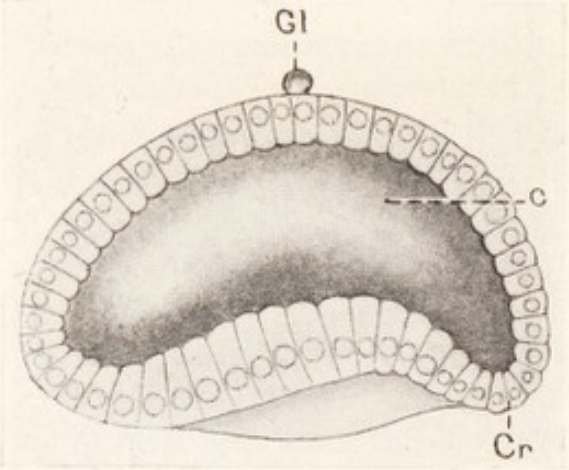


Figure 104. — Gastrulation chez l'Amphioxus (d'après Cerfontaine). *Cr*, lèvre craniale du blastopore ; *C*, cavité de segmentation ; *Gl*, globule polaire occupant le pôle supérieur.

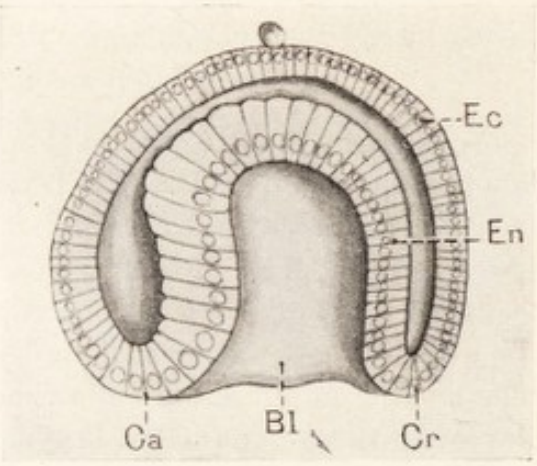


Figure 105. — Amphioxus. Stade plus avancé de la gastrulation (d'après Cerfontaine). *Bl*, blastopore ; *Cr*, lèvre craniale ; *Ca*, lèvre caudale ; *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste.

l'hémisphère supérieur en refoulant devant elle la cavité de segmentation, qu'elle fait disparaître (fig. 105). On remarque que cette invagination ne part pas exactement du pôle inférieur de la blastula, mais bien d'un point excentriquement placé, dans la moitié de la blastula que nous avons appelée craniale. Puis, l'invagination se poursuit (fig. 104, 105) la partie craniale conservant toujours son avance, et réduisant l'étendue de la cavité de segmentation au fur et à mesure qu'elle devient plus profonde. Finalement la gastrulation s'achève (fig. 106) ; la cavité de segmentation n'est plus qu'une fente virtuelle séparant l'ectoblaste de l'entoblaste ou feuillet invaginé. Ce dernier forme la paroi immédiate d'un vaste archenteron, s'ouvrant à l'extérieur par un blastopore circulaire dont le rebord est délimité par le point où l'ectoblaste et l'entoblaste se réfléchissent l'un dans l'autre ; topographiquement, il répond à peu près à l'équateur de la blastula.

La formation excentrique de l'invagination gastruléenne est due à la composition symétrique bilatérale de la blastula et à l'existence, dans cette der-

nière, de deux moitiés, craniale et caudale, dont la première est un peu plus active que la seconde. Le développement y marche plus vite, la délimitation de la lèvre blastoporale y est plus précoce et c'est là aussi, par conséquent, que débutent les transformations ultérieures de cette lèvre. En comparant, en effet, les figures 105 et 106, on remarque aisément que pendant que la formation de l'archentéron s'achève dans la moitié caudale de la larve, le rebord cranial du blastopore, formé le premier, ne reste pas passif. Il est au contraire le siège d'une active prolifération cellulaire ; c'est-à-dire qu'il s'accroît, si bien qu'il se rapproche progressivement du rebord opposé, au contact duquel il finit par se trouver (fig. 106). Dès ce moment, le blastopore n'est plus qu'un étroit pertuis siégeant à l'extrémité caudale de la larve.

Une conclusion importante se dégage de ces faits ; ils relèvent tous de deux processus, immédiatement consécutifs mais qui doivent être soigneusement distingués. Le premier est la gastrulation proprement dite ou l'invagination de l'hémisphère inférieur dans l'hémisphère supérieur, qui aboutit à la délimitation du blastopore ; le second est la fermeture de ce dernier dont les lèvres se rapprochent et se soudent, ne laissant subsister qu'un étroit canal s'ouvrant dans l'archentéron. Or, de par les localisations germinales de l'œuf d'Amphioxus (et sans doute de tous les Vertébrés) la moitié craniale de la blastula, celle où se formera plus tard la tête de l'embryon, étant plus riche en protoplasme et par conséquent douée d'une activité plus grande, c'est en elle que débute non seulement la gastrulation mais aussi la fermeture du blastopore. Les deux processus progressent et se succèdent régulièrement dans le sens cranio-caudal, et le second est le résultat d'un mouvement de convergence des bords blastoporaux cranial et latéraux vers le bord caudal qui reste fixe. Il en résulte que, malgré l'allure en apparence schématique qu'affecte le développement de l'Amphioxus, il n'y existe pas de stade gastrula pur, idéal ; quand il est atteint dans la moitié craniale, il ne l'est pas encore dans la moitié caudale, et quand dans cette dernière la gastrulation s'achève, les parties formées du blastopore ont déjà commencé à se fermer (comp. fig. 104 à 106). Il en résulte encore que dans les deux feuillets cellulaires qui composent la larve d'Amphioxus au stade que représente la figure 106, il faut distinguer deux parties d'origine différente : l'une résulte de l'invagination des deux hémisphères l'un dans l'autre ; l'autre, secondairement formée, procède d'une prolifération de ces deux feuillets localisée au point où, en se réfléchissant l'un dans l'autre, ils circonscrivent l'orifice blastoporal. On verra plus tard que, diffé-

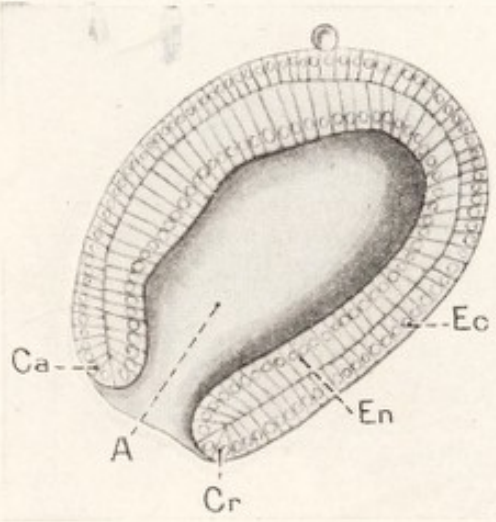


Figure 106. — Amphioxus. Achèvement de la gastrulation et fermeture du blastopore (d'après Cerfontaine). *A*, Archentéron. Pour le reste, même légende que sur la figure précédente.

rentes par leur origine, ces deux parties de la paroi gastruléenne le sont encore bien davantage par leur destinée.

II. — CYCLOSTOMES

Les premières phases du développement des Myxinoïdes sont encore inconnues ; on n'en a décrit que les aspects extérieurs (Bashford Dean). En revanche, l'œuf du Petromyzon a été l'objet de nombreux et bons travaux que l'on doit à M. Schultze, A. Götte, J. P. Nuel, et plus récemment à S. Hatta, et à M. de Sélys-Longchamps.

Rien dans la jeune blastula d'Ammocète (fig. 107) ne trahit ses localisations

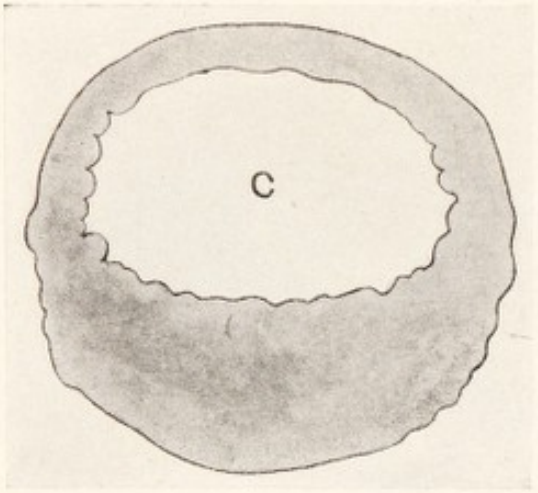


Figure 107. — Blastula d'Ammocète (d'après de Selys-Longchamps). *C*, cavité de segmentation.

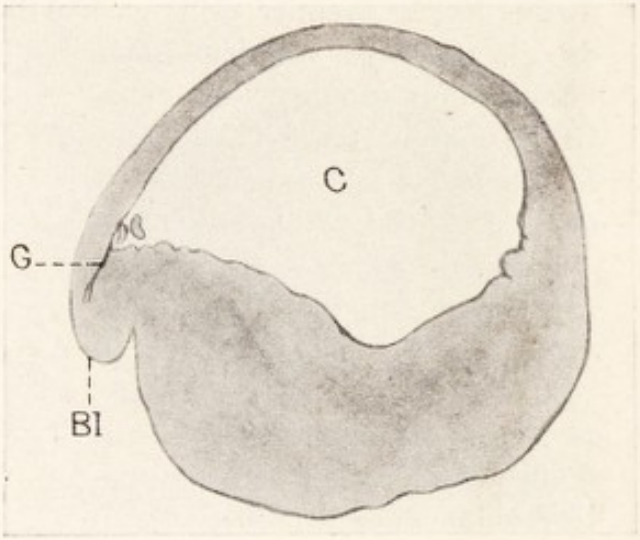


Figure 108. — Gastrulation chez l'Ammocète (d'après de Selys-Longchamps). *Bl*, blastopore (lèvre craniale réelle) ; *G*, fente de clivage gastruléen.

germinales ni sa symétrie bilatérale, mais cette dernière ne tarde pas à devenir très évidente. Dans une des moitiés la voûte de la cavité de segmentation est plus mince, bien qu'encore formée de deux couches cellulaires ; ensuite, dans cette même moitié, la zone marginale (point de continuité de la voûte et du plancher) est plus épaisse, saillante, comme s'il s'y était produit un tassement, une concentration d'éléments cellulaires venus du voisinage. Cette moitié de l'œuf est, comme on va le voir, la moitié craniale ; elle se caractérise, comme toujours, par une activité plus précoce et plus grande.

Un peu plus tard, d'ailleurs, c'est en ce point que la gastrulation commence. A l'examen extérieur de l'œuf, on aperçoit une rainure horizontale, courbe, à concavité caudalement dirigée et siégeant à la surface de l'œuf un peu au-dessous de l'équateur. En coupe sagittale et médiane, passant par le plan de symétrie bilatérale (fig. 108), cette rainure apparaît comme une encoche superficielle, vrai rudiment de cavité archentérique, qui s'enfonce dans la zone marginale épaissie et est délimitée en avant par une lèvre fai-

sant saillie en bourrelet. Vers la cavité de segmentation, au fond de cette encoche, des cellules du plancher, par émigration active, sont venues s'accumuler en un amas nettement circonscrit. Enfin, au point de continuité de la voûte et du plancher, une courte fente, étroite, s'est insinuée dans l'épaississement marginal, comme si un clivage en avait réparti les éléments constitutifs en deux groupes, l'un externe continuant la voûte blastuléenne et se prolongeant d'autre part dans la lèvre blastoporale, l'autre interne incorporé dans la saillie qui circonscrit l'encoche archentérique. Dans les limites où il s'est produit, ce clivage a donc amené la formation de deux couches cellulaires accolées l'une à l'autre, et dont l'une, externe, peut être appelée ectoblaste, l'autre, interne, étant de l'entoblaste. Le clivage lui-même, dès lors, mérite le nom de clivage gastruléen (fig. 109).

Dans la suite, le développement progresse : l'encoche archentérique s'approfondit, la lèvre blastoporale qui limite son ouverture extérieure devient plus nette et plus saillante. Sur l'œuf entier, la fente blastoporale reste en fer à cheval ouvert caudalement. Mais elle ne siège plus immédiatement en-dessous de l'équateur, elle s'est beaucoup rapprochée du pôle inférieur (fig. 110).

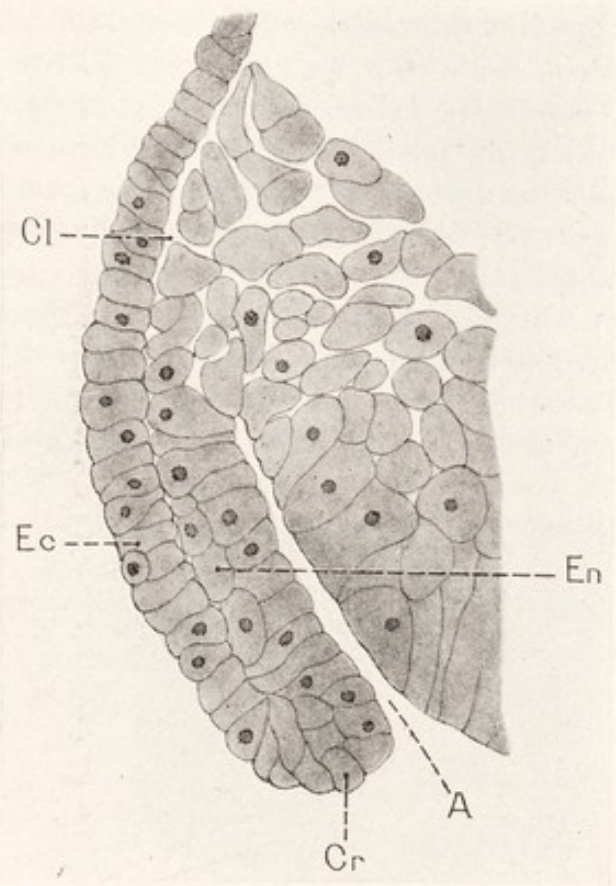


Figure 109. — Gastrulation chez l'Ammocète (d'après de Selys-Longchamps). *A*, Archenteron ; *Cr*, lèvre craniale du blastopore ; *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste ; *En'*, cellules entoblastiques amiboïdes ; *Cl*, clivage gastruléen.

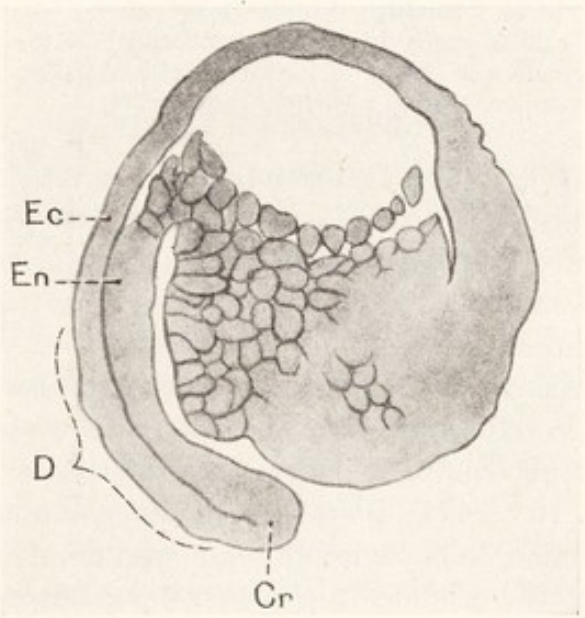


Figure 110. — Gastrulation et fermeture du blastopore chez l'Ammocète (d'après de Selys-Longchamps). Même légende que pour la figure précédente. *D*, voûte deutentérique.

Deux processus essentiels se sont accomplis en effet. Le premier consiste dans une prolifération intense des éléments de la lèvre blastoporale issus du clivage gastruléen ; la lèvre s'est allongée et abaissée, entraînant avec elle l'ectoblaste et l'entoblaste qui la composent et glissant sur la surface de l'hémisphère inférieur de l'œuf. Dès lors, la petite encoche archentérique des plus jeunes stades est devenue une fente allongée, comprise entre l'entoblaste et la masse des grosses cellules vitellines, abondamment chargées encore de plaquettes deutoplasmiques. L'interprétation de ces faits est simple : le blastopore, dès qu'il s'est ébauché, a commencé à se fermer et toutes les parties de son rebord convergent vers le pôle inférieur de la blastula.

Le second processus est très différent, et relève, lui, de la gastrulation proprement dite. L'amas de cellules qui limitait le fond de l'encoche archentérique, s'est disloqué ; ses éléments se déplacent, émigrent, par mouvements amiboïdes, dans la cavité de segmentation et remontent le long de sa voûte en en tapissant la face profonde. C'est là, mais par un mécanisme très particulier, une véritable *invagination* des cellules de l'hémisphère inférieur, qui aboutira, finalement, au même résultat que chez l'Amphioxus.

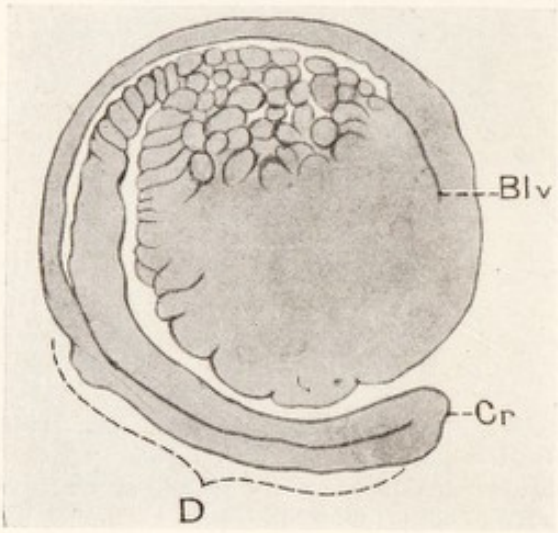


Figure 111. — Achèvement de la gastrulation et de la fermeture du blastopore chez l'Ammocète (d'après de Selys-Longchamps). Même légende que pour la figure précédente. *Blv*, blastopore virtuel : portion caudale.

Ultérieurement, tous ces phénomènes s'accusent encore davantage. A la surface de l'œuf le fer à cheval blastoporal continue de s'abaisser tout en se rétractant ; sa lèvre craniale atteint, puis dépasse le pôle inférieur et s'engage ainsi dans la moitié caudale de l'œuf (fig. 111). Le blastopore, à ce moment, est tellement rétréci par confluence de ses lèvres, qu'il n'apparaît plus que comme un orifice punctiforme, dont le pourtour caudal reste formé par les grosses cellules vitellines. Il est maintenant semblable à celui que nous avons vu chez l'Amphioxus et reconnaît, au fond, la même origine.

Ce déplacement des lèvres blastoporales a continué d'amener une extension progressive, dans le même sens, de l'ectoblaste et de l'entoblaste ainsi que de la fente comprise entre ce dernier et la surface de l'hémisphère inférieur (fig. 108 à 111). D'autre part, concurremment, la gastrulation s'achève dans la région de la cavité de segmentation. Le clivage gastruléen s'est propagé à la moitié caudale du plancher de cette dernière, y subdivisant aussi la zone marginale en une couche ectoblastique et une couche interne qui se trouve incorporée dans l'entoblaste. Au-dessus de lui les cellules superficielles du plancher de la cavité ont suivi le mouvement inauguré dans la moitié craniale et se sont invaginées par émigration amiboïde, tapissant sur toute sa

face profonde ce qui fut la voûte de la blastula. Dès lors, la cavité de segmentation est disparue et ce qui en reste n'est plus qu'une étroite fente virtuelle.

Simultanément, du côté cranial, la fente archentérique primitive s'est propagée de bas en haut, s'insinuant entre les cellules invaginées, utilisant pour cela les espaces compris entre elles, qui ne sont que des fragments de la cavité de segmentation, et venant finalement se terminer en cul-de-sac non loin du pôle supérieur. Ainsi est achevée la gastrulation. Partout la larve est formée de deux assises cellulaires, de deux feuillets pour employer l'expression habituelle. L'ectoblaste procède de la voûte de la blastula primitive et du renfort que lui a apporté le clivage gastruléen ; l'entoblaste dérive tout entier des grosses cellules du plancher et des couches profondes de la zone marginale. L'archentéron, formé dans l'hémisphère supérieur de l'œuf grâce à l'invagination active des cellules entoblastiques, se prolonge en bas, le long de l'hémisphère inférieur dans une fente étroite au bout caudal de laquelle il s'ouvre à l'extérieur par le dernier vestige du blastopore. Ce prolongement de l'archentéron reconnaît pour origine la fermeture, dans le sens cranio-caudal, du blastopore qui recouvre ainsi de ses lèvres la plus grande partie de l'hémisphère inférieur de la bastula ; en raison de cette origine, toute secondaire, on lui donne le nom de *deutentéron* (M. de Selys-Longchamps). Comme l'archentéron, il est creusé dans l'entoblaste, et sa voûte est mince tandis que son plancher est épais et compact.

On voit que dans l'œuf d'Ammocète, l'activité de la partie dorsale est encore plus marquée que chez l'Amphioxus ; c'est en elle que se passent tous les processus importants et avec leur maximum d'effet. On constate en outre, qu'il n'y a plus aucun *stade* gastrula. La gastrulation existe pourtant, mais comme elle se complique au fur et à mesure qu'elle se poursuit, le germe n'est plus une gastrula quand elle est achevée ; son blastopore s'est fermé et à son archentéron s'est ajouté un deutentéron plus étendu que lui.

III. — AMPHIBIENS URODÈLES ET ANOURES

Ils ont joué un rôle considérable dans l'histoire de la gastrulation et de la fermeture du blastopore chez les Vertébrés. L'étude de leur développement a été très féconde en faits et en idées ; c'est d'elle qu'est sortie la conception que l'on se fait actuellement de la signification de ces deux processus fondamentaux. Les travaux qui lui ont été consacrés sont extrêmement nombreux et dans plusieurs d'entre eux on trouve la consécration expérimentale, donc décisive, de certaines déductions de l'embryologie descriptive. Nous nous bornerons à citer, parmi les pionniers de l'ontogénèse des Amphibiens : Stricker, Götte, Van Bambeke, Moquin-Tandon, O. Hertwig, O. Schultze, Schwink, Houssay, W. Roux, Kopsch, Spemann, T. H. Morgan, Assheton, Seeman, De Lange j^{r}, Ruffini, etc., etc.

Chez les urodèles, dont nous nous occuperons d'abord, la blastula ne diffère guère de celle de l'Ammocète que par l'épaisseur plus grande de son plancher et par la situation de la cavité de segmentation qui est localisée

toute entière dans l'hémisphère supérieur. Le premier indice, très vague encore, de la gastrulation se remarque sur la figure 112. La cavité de segmentation a changé de forme (comparer fig. 47 et 112). En coupe elle apparaît comme un croissant, dont les cornes effilées s'enfoncent dans les parties supérieures de la zone marginale. Une de ces cornes sur la figure 112 est plus mince que l'autre ; ce détail est caractéristique de la moitié craniale de l'œuf. La comparaison avec des stades plus jeunes montre que la forme nouvelle qu'affecte la cavité de segmentation est due au clivage gastruléen, plus précoce et plus marqué ici que chez l'Ammocète, mais qui produit des résultats analogues : il découpe dans la zone marginale une bande ectoblastique qui prolonge la voûte de la blastula, tandis que les couches internes, entoblastiques, restent incorporées au plancher. A l'extrémité inférieure du plan de clivage, la zone marginale se reconstitue, l'ectoblaste et l'entoblaste se remettent en continuité. On peut donner le nom de *blastopore virtuel* à la zone annulaire où cette continuité s'établit : elle est un peu sous-équatoriale.

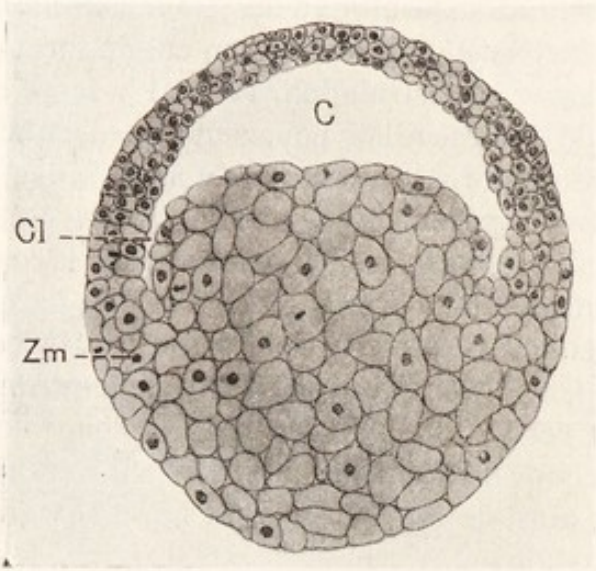


Figure 112. — Prophase de la gastrulation chez l'Axolotl. *C*, cavité de segmentation ; *Cl*, clivage gastruléen ; *Zm*, zone marginale.

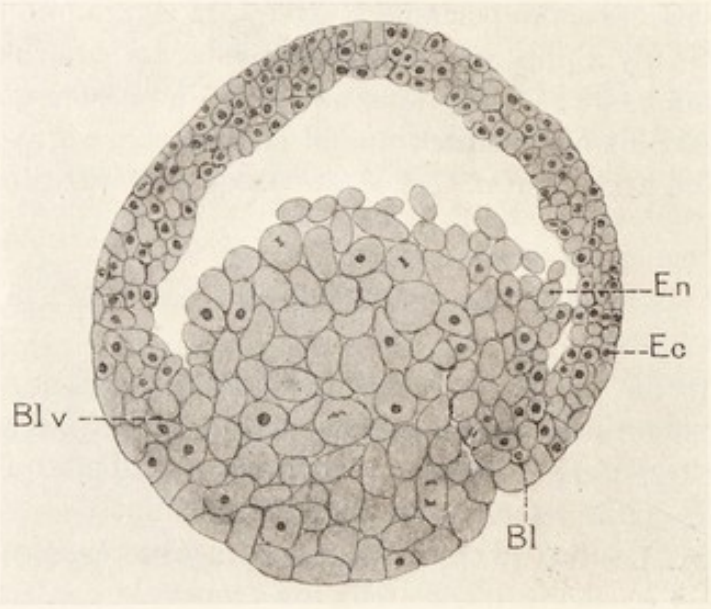
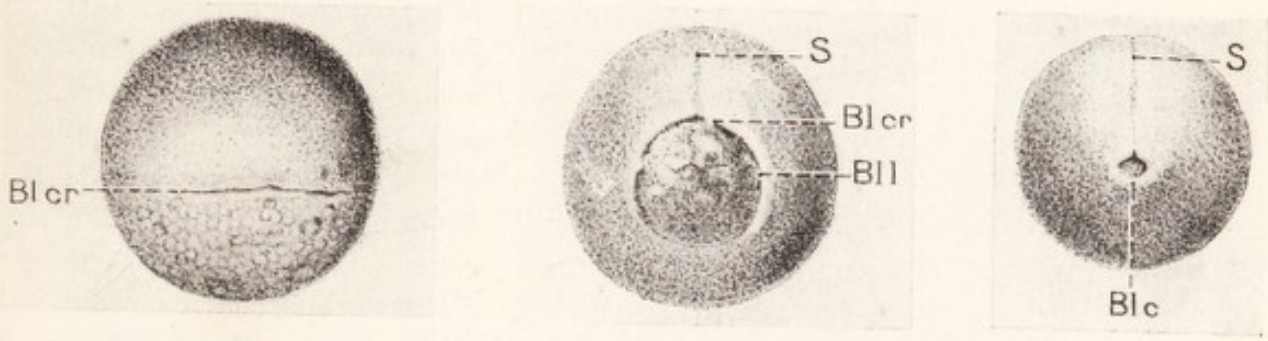


Figure 113. — Gastrulation et formation du blastopore chez l'Axolotl. *Bl*, blastopore (lèvre craniale) ; *Blv*, blastopore virtuel ; *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste.

Très rapidement (fig. 113) ce blastopore virtuel devient réel, mais dans la moitié craniale de l'œuf seulement. A l'examen extérieur, il se présente comme un sillon superficiel horizontal, un peu recourbé vers l'arrière, délimité par une lèvre légèrement saillante (fig. 114). Il siège approximativement à mi-distance entre l'équateur et le pôle inférieur. Nous en suivrons l'évolution, avant d'aborder par l'étude des coupes, l'intimité des processus ; elle est la même d'ailleurs chez les uro-

dèles, les anoures et dans un autre groupe, chez les Dipneustes (Semon, G. Kerr) qui, ainsi qu'on le verra par ailleurs, ont un développement presque superposable à celui des Amphibiens.

L'arc de la fente blastoporale se tend de plus en plus ; il devient un fer à



Figures 114, 115 et 116. — Trois œufs de Cryptobranchus, montrant l'évolution du blastopore (D'après B.-G. Smith). *Blcr, Bll, Blc,* lèvres craniale, latérales et caudale du blastopore. *S*, sillon médian de la future gouttière médullaire.

cheval à branches assez longues (fig. 115), et on peut dès ce moment lui distinguer une lèvre craniale et deux lèvres latérales, droite et gauche. Celles-ci s'allongent, s'engagent par leurs extrémités dans la moitié caudale de l'œuf et bientôt s'y rejoignent, formant ainsi une lèvre caudale, vaguement indiquée chez les urodèles, très nette partout ailleurs (fig. 116). En même temps, grâce au mouvement d'abaissement et de convergence que nous avons déjà reconnu chez l'Ammocète, la lèvre craniale et les parties avoisinantes des lèvres latérales se sont concentrées et, dans un mouvement d'ensemble, se sont progressivement rapprochées de la lèvre caudale (voir le schéma fig. 117). Il en résulte que quand le blastopore est devenu circulaire et délimité de toutes parts par un rebord saillant (fig. 116), il est beaucoup plus petit qu'il ne le serait si la lèvre craniale était restée en place, et que topographiquement, il est tout entier dans ce qui fut la moitié caudale de la blastula. Entre ces lèvres, on voit en hernie une petite masse de cellules vitellines : on lui donne le nom de bouchon vitellin.

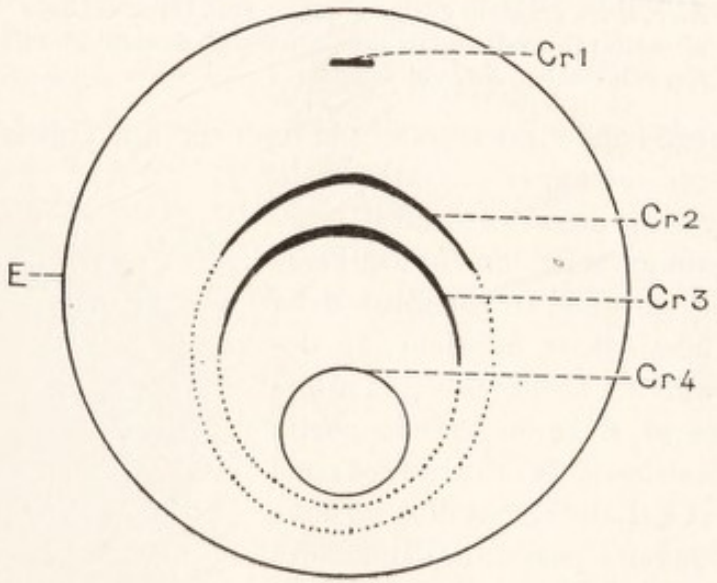


Figure 117. — Représentation schématique du mode de fermeture du blastopore des Amphibiens (d'après Th. H. Morgan). $Cr^{1, 2, 3, 4}$, lèvre craniale du blastopore dans ses diverses positions successives. Les lignes en pointillé indiquent les parties virtuelles du blastopore. *E*, équateur de l'œuf.

Plus tard encore, le blastopore continue à se resserrer, la lèvre caudale res-

tant immobile ou ne se déplaçant que très peu (Kopsch) ; le bouchon vitellin est refoulé dans la profondeur, et il ne reste plus qu'un tout petit pertuis à peine perceptible ; nous verrons plus tard ce qu'il en advient. sur ces entrefaites, de nouveaux détails, très nets et très importants, apparaissent au devant du pertuis blastoporal ; il se dessine en relief (fig. 124) une sorte d'écusson parcouru en son milieu par un sillon très pigmenté, qui marque exactement le plan de symétrie bilatérale. Cet écusson est la première ébauche du système nerveux central. Ses bords latéraux se perdent en arrière dans les lèvres blastoporales, tandis qu'ils s'unissent en avant par une large bande transversale : le repli cérébral transverse. Ce qu'il y a d'essentiel dans cet exposé, c'est que le système nerveux central, l'organe axial fondamental de l'embryon futur, se constitue dans l'hémisphère inférieur, au devant du blastopore punctiforme et siège en grande partie dans la moitié craniale de l'œuf.

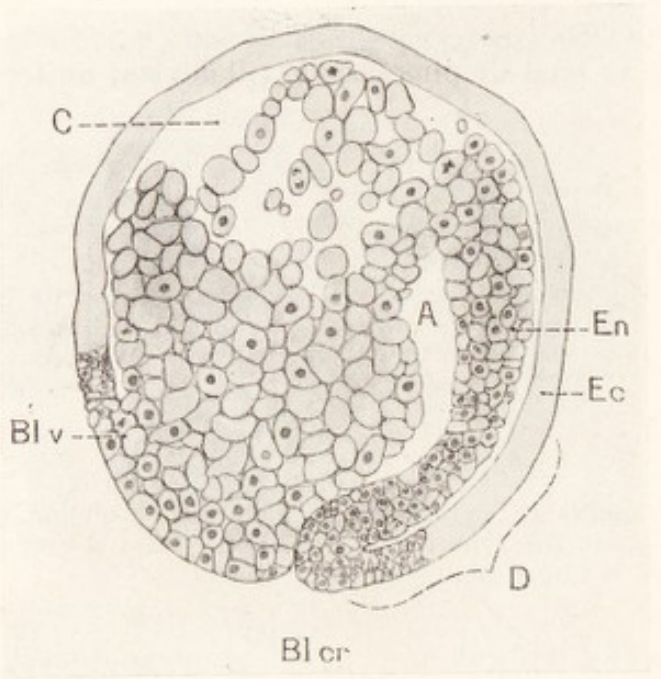


Figure 118. — Achèvement de la gastrulation et fermeture du blastopore chez l'Axolotl. *A*, archentéron ; *Blcr*, lèvre craniale du blastopore ; *Blv*, lèvre caudale virtuelle ; *C*, cavité de segmentation ; *D*, deutentéron ; *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste.

Ces points étant établis, nous pouvons passer à l'étude des coupes qui nous permettra de les interpréter rationnellement. Dès que le blastopore virtuel devient réel, il se présente, en coupe sagittale et médiane (fig. 113), comme une encoche fortement pigmentée, prolongée vers le haut par une étroite fente archentérique qui s'enfonce dans l'entoblaste issu du clivage gastruléen. Celui-ci est plus profond qu'au stade antérieur et s'arrête au point où, dans la lèvre blastoporale réelle, l'ectoblaste et l'entoblaste se

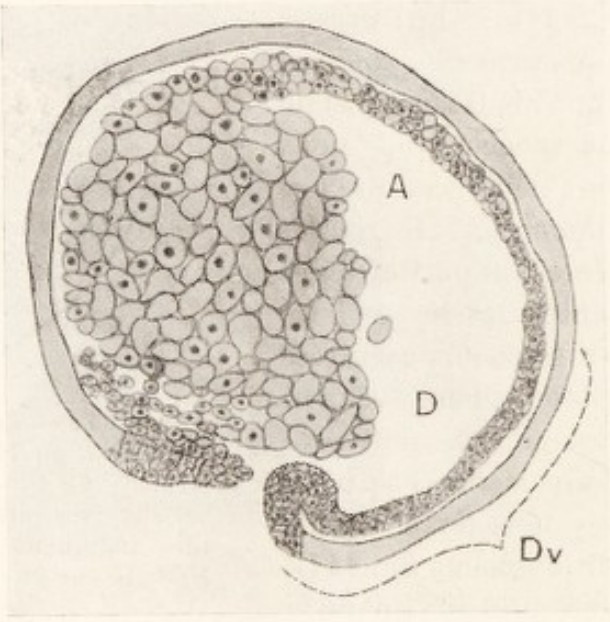


Figure 119. — Achèvement de la fermeture du blastopore chez l'Axolotl. *A*, archentéron ; *Bl*, blastopore ; *D*, deutentéron ; *Dv*, limite de la voûte deutentérique.

mettent en continuité. Dans la suite du développement, on assiste, mais avec une netteté et une ampleur plus grandes, aux mêmes processus que chez l'Ammocète.

La gastrulation proprement dite s'achève par une invagination entoblastique, qui se réalise grâce à une émigration active des cellules du plancher de la cavité de segmentation ; isolées ou groupées en amas et en traînées, elles traversent cette cavité et finissent par s'étaler en couche continue sur toute la face profonde de sa voûte (fig. 118, 119). C'est, comme toujours, dans la moitié cranial que ce processus est le plus actif mais, à des degrés divers, il se manifeste partout. En même temps l'archentéron s'étend vers le haut, parce que les cellules entoblastiques s'ordonnent de façon à en délimiter les parois. Son fond, dilaté en un large culde-sac (fig. 119) occupe, dans l'hémisphère supérieur, la place d'une bonne partie de la cavité de segmentation et s'est d'ailleurs constitué à ses dépens. Sa voûte, entoblastique, est mince, comme étirée ; les cellules qui la composent utilisent le deutoplasme qu'elles contiennent ; son plancher, rejeté dans la moitié caudale de l'œuf, est formé d'une masse compacte de grosses cellules vitellines.

En même temps que la gastrulation s'achevait et que se complétait l'archentéron, le blastopore se fermait progressivement. On voit sur les figures 113, 118 et 119, sa lèvre craniale descendre de plus en plus, dépasser le pôle inférieur et terminer son mouvement dans la moitié caudale. Un deutentéron long, d'abord étroit, mais qui se dilate ensuite, s'est ainsi formé, allant de l'archentéron au fin canal qui est le dernier vestige du blastopore ; sa voûte, due à l'activité des lèvres craniales et latérales du blastopore est aussi formée d'un entoblaste relativement mince adossé à l'ectoblaste.

Chez les Anoures, la gastrulation et la fermeture du blastopore se font comme chez les Urodèles ; certains détails, pourtant, sont particulièrement instructifs, et vont nous permettre de dégager quelques conclusions nouvelles et très importantes.

Le clivage gastruléen, net et profond (fig. 120) s'observe d'abord dans la moitié craniale de la blastula, encore reconnaissable à ce stade, chez la grenouille, aux vestiges du croissant gris ; bientôt après il se propage à la moitié caudale (fig. 121) Le blastopore virtuel qu'il délimite ne tarde pas à devenir réel, et la lèvre craniale, dès qu'elle apparaît, fait saillie dans l'hémisphère inférieur à midistance entre l'équateur et le pôle (fig. 120). L'invagination entoblastique par laquelle s'achève la gastrulation, se fait ici en masse, par un processus très remarquable (fig.121). Le centre du plancher de la cavité de segmentation se creuse, parce que les cellules qui en forment les couches superficielles émigrent en direction centrifuge, s'accumulent tout le long de la périphérie mais avec une prédominance marquée dans la partie craniale. Elles commencent alors leur mouvement ascensionnel vers le pôle supérieur, en longeant la voûte blastuléenne, au centre de laquelle elles finissent par se rejoindre (fig. 122). En coupe, cela donne l'image de deux cornes d'entoblaste, l'une craniale, plus épaisse et plus longue, l'autre caudale, plus courte et plus effilée. La première, au fur et à mesure qu'elle s'élève, se creuse de proche en proche d'une cavité archentérique ; le liquide

contenu dans la cavité de segmentation, s'infiltrant à travers la corne entoblastique craniale, s'accumule finalement dans cette cavité et la dilate en une large poche, étalée dans l'hémisphère supérieur (cul-de-sac archentérique antérieur). La disposition finale, ainsi que l'indiquent les figures, ne diffère guère de ce qu'elle est chez les Urodèles et l'analogie se complète par l'abaissement de la lèvre blastoporale, son cheminement vers le pôle inférieur, son passage dans la moitié caudale, où elle termine son voyage en venant buter contre une lèvre ventrale nette et saillante (fig. 122) ; par le fait même un long deutentéron se trouve formé.

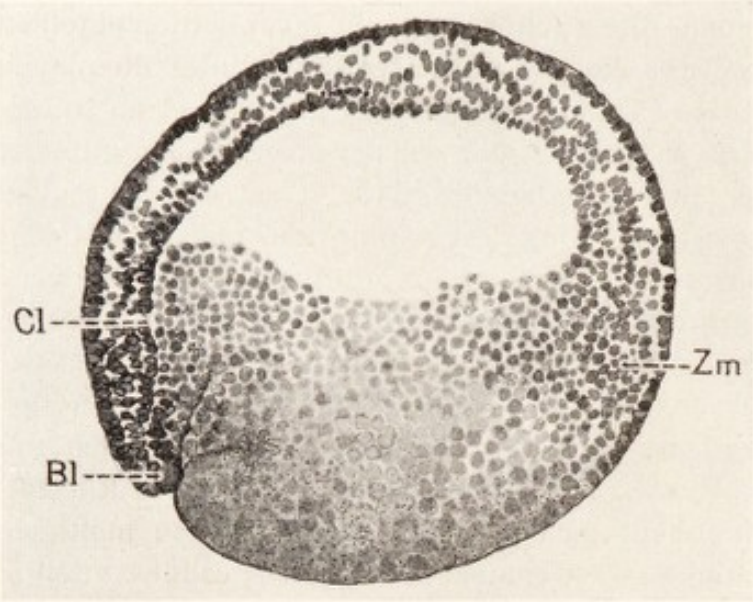


Figure 120. — Gastrulation de la grenouille. *Bl*, lèvre craniale réelle du blastopore ; *Cl*, clivage gastruléen ; *Zm*, zone marginale.

Mais chez les Anoures, l'écusson médullaire dont nous avons parlé plus haut, et qui est la manifestation extérieure de la première ébauche du système nerveux central, est très précoce. Il est dû à un épaississement ectoblastique, qui atteint son maximum dans le repli cérébral transverse. Ce repli, ainsi qu'en témoigne le cours ultérieur du développement, donnera naissance à l'extrémité antérieure du cerveau et marque par conséquent l'extrémité antérieure du dos de l'embryon. Sur une coupe sagittale et médiane (fig. 122) il se présente comme une plaque ectoblastique fortement épaissie. Entre elle et le fin pertuis qui est le dernier

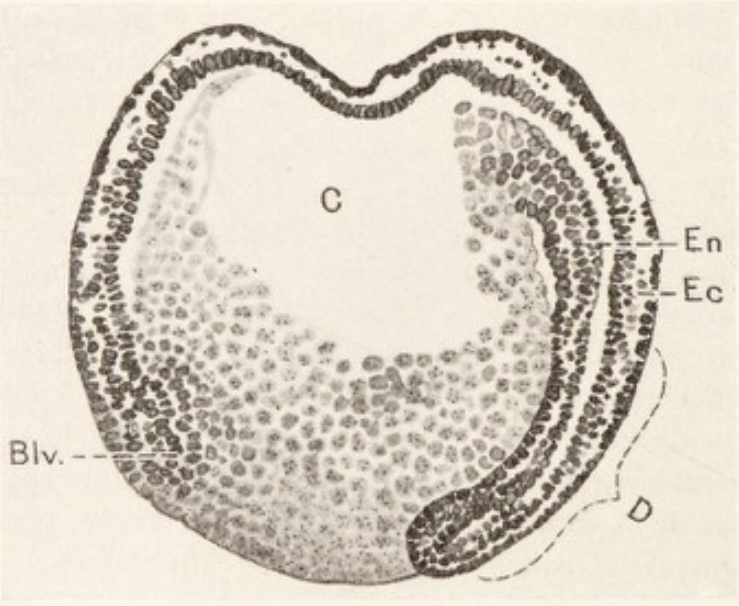


Figure 121. — Gastrulation et fermeture du blastopore chez la grenouille. *Blv*, blastopore virtuel ; *C*, cavité de segmentation ; *D*, voûte deutentérique ; *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste.

vestige du blastopore et aux dépens duquel s'édifiera l'anus, se constituera progressivement tout le dos de l'embryon avec les organes axiaux caractéristiques des Vertébrés : système nerveux central, chorde dorsale, segments mésoblastiques. Or, il suffit de comparer entre elles les figures 120 et 122, pour constater que le repli cérébral transverse se forme juste au-dessus du point où la lèvre craniale du blastopore a fait sa première apparition. On en a déduit cette conclusion, d'une importance capitale pour la morphologie des Chordés, que *l'écusson médullaire et les organes qui lui sont sous-jacents, par conséquent le dos tout entier de l'embryon, au cerveau antérieur à l'anus, se forment dans le domaine exclusif du deutentéron, par différenciation sur*

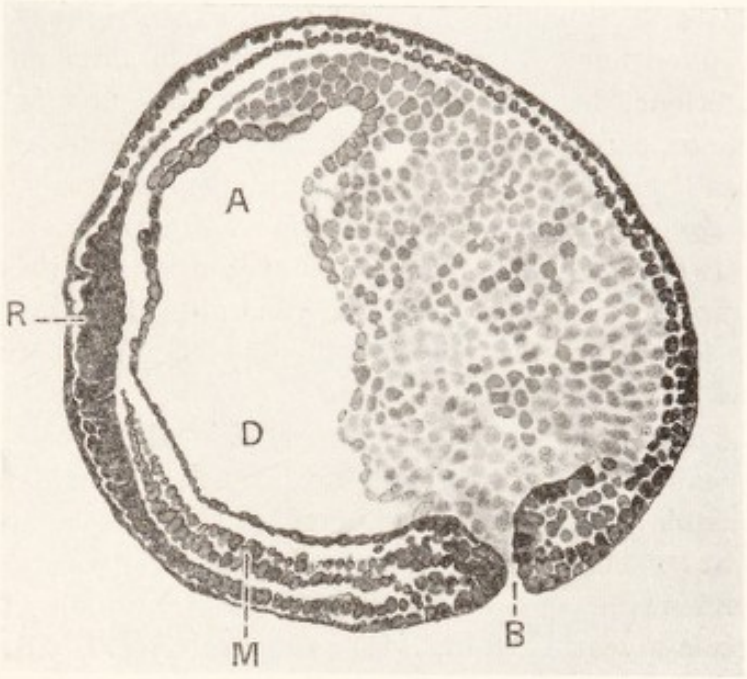
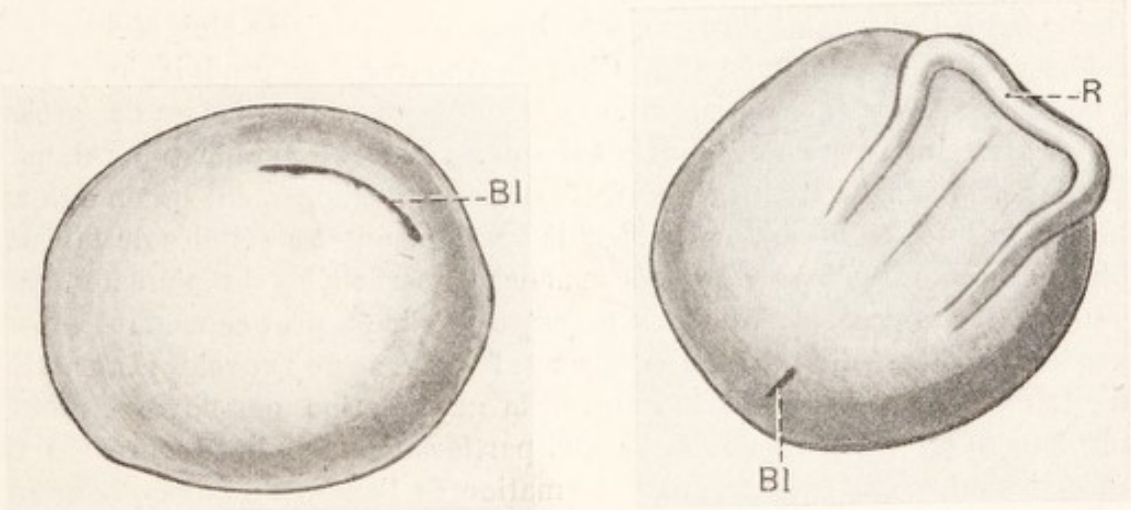


Figure 122. — Achèvement de la fermeture du blastopore et formation du dos de l'embryon chez la grenouille. *A*, archentéron ; *Bl*, blastopore ; *D*, deutentéron ; *M*, mésoblaste deutentérique ; *R*, repli cérébral transverse.



Figures 123 et 124. — Stades initial (123) et terminal (124) de l'évolution du blastopore et de la voûte deutentérique chez la grenouille (d'après O. Hertwig). *Bl*, blastopore ; *R*, repli cérébral transverse.

place de l'ectoblaste et de l'entoblaste qui en constituent la paroi superficielle. Nous donnerons à cette paroi le nom de *voûte deutentérique*. Dès lors, la

distinction faite entre la gastrulation proprement dite et la fermeture du blastopore prend sa pleine signification : la gastrulation a pour résultat de constituer les deux feuillets primaires de l'embryon, l'ectoblaste et l'entoblaste ; la fermeture du blastopore, excentrique et progressant dans le sens cranio-caudal, a comme conséquence la mise en place, dans l'hémisphère inférieur, des matériaux aux dépens desquels se constitueront les organes axiaux caractéristiques des embryons de tous les Chordés. En d'autres termes l'archentéron et les deux feuillets primaires sont d'origine gastruléenne ; *le dos de l'embryon est d'origine blastoporale*. Selon toute vraisemblance, cette conclusion, qui se dégage avec une parfaite clarté de l'ontogénèse des Amphibiens, s'applique à la généralité des Chordés et constitue même un de leurs caractères morphologiques fondamentaux (Comparer fig. 123 et 124 avec le schéma fig. 117).

Clivage gastruléen et épibolie. — Il importe, avant de poursuivre, de revenir sur certains détails de la gastrulation dans la moitié caudale de la blastula. Chez l'ammocète, chez les Urodèles comme les tritons ou l'axolotl, dont les œufs sont relativement petits, le clivage gastruléen n'y est pas notablement plus étendu que dans la moitié craniale : le blastopore virtuel est au même niveau partout, il est assez exactement latitudinal.

Chez les Anoures, notamment chez Rana fusca, il n'en est déjà plus tout à fait ainsi. Dans la région où se formera la lèvre caudale du blastopore (fig. 121 et 122), le clivage gastruléen dure plus longtemps et s'étend beaucoup plus bas qu'au point diamétralement opposé. Non seulement la zone marginale primaire de la blastula s'y trouve dédoublée dans toute sa hauteur en ectoblaste et entoblaste, mais elle se propage elle-même vers le bas, grâce à une prolifération sur place des cellules corticales de l'hémisphère inférieur, et le clivage suit de près cette propagation. Le blastopore virtuel descend donc progressivement, et quand il devient réel, par le creusement d'une courte fente archentérique, la lèvre qui le délimite n'est pas très éloignée du pôle inférieur (Comp. fig. 121 et 122). Chez les Anoures il se produit donc, grâce à ce processus, un enveloppement, peu étendu encore, de la masse des grosses cellules vitellines qui reçoivent ainsi un revêtement ectoblastique dans la partie anti-embryonnaire de l'œuf. C'est à cet enveloppement qu'on a donné le nom d'*épibolie*, en entendant par là que ce sont les cellules de la voûte blastuléenne qui glissent sur les couches superficielles du plancher. Nous venons de voir que tel n'est pas le processus, mais on peut cependant conserver le nom d'épibolie pour caractériser le fait même de l'enveloppement. Elle n'est, en somme, qu'une extension de la gastrulation par clivage, dont le résultat est de mettre en bonne place la partie caudale du blastopore réel. Or, celle-ci n'interviendra que dans la formation de l'anus et du canal neurentérique ; elle n'est plus embryogène à proprement parler et ne se déplace pas, ou guère, dès qu'elle est apparue ; elle marque simplement la limite extrême atteinte par le clivage gastruléen. L'épibolie paraît n'être, et n'est en réalité, qu'un simple détail dans l'embryologie des Anoures ; mais elle va prendre une importance considérable dans les gros œufs à segmentation totale et intermédiaire et surtout dans les œufs méroblastiques des Sélaciens et des Téléostéens.

IV. — AMPHIBIENS URODÈLES ET ANOURES A GROS ŒUFS. DIPNEUSTES. GYMNOPHIONES. GANOÏDES

Beaucoup d'Amphibiens ont des œufs bien plus volumineux que ceux du triton ou de la grenouille rousse ; nous citerons, parmi ceux dont le développement a été étudié : Alytes obstetricans, Hynobius, Spelerpes, Salamandra, Necturus, Cryptobranchus japonicus. Les œufs des Dipneustes : Ceratodus, Lepidosiren, Protopterus (Semon, G. Kerr) rentrent exactement dans la même catégorie, et peuvent être avec eux, réunis dans une même description.

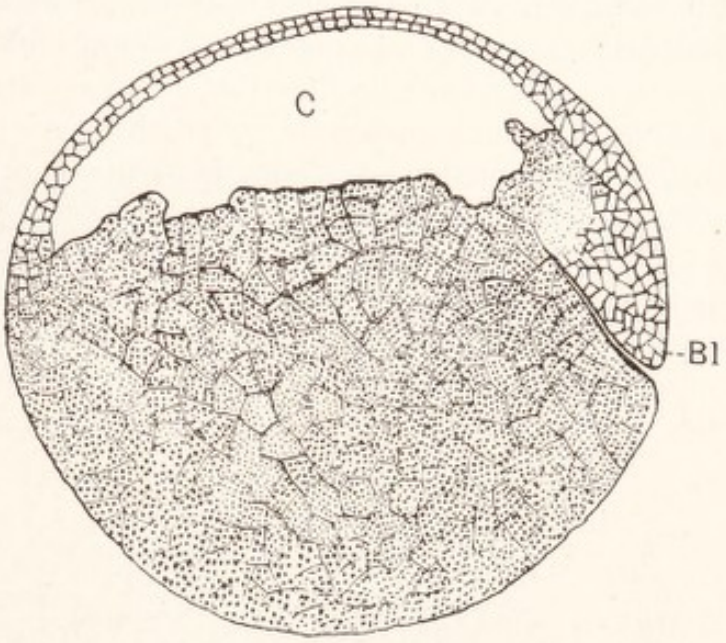


Figure 125. — Soulèvement de la lèvre craniale du blastopore. *Bl*, et formation de l'archentéron chez Lepidosiren (d'après G. Kerr). *C*, cavité de segmentation.

Leur segmentation est totale et le plancher de la blastula est formé de grosses cellules vitellines serrées les unes contre les autres (fig. 64). Mais la cavité de segmentation reste petite, haut placée dans l'hémisphère supérieur et la zone marginale est sus-équatoriale. Dans la moitié craniale, le clivage gastruléen est peu étendu, très tôt le blastopore y devient réel grâce au soulèvement de sa lèvre et à l'apparition de l'encoche archentérique ; celle-ci est aussi sus-équatoriale (fig. 125). Plus tard, le blastopore se comporte comme chez la grenouille ou l'axolotl, en ce sens qu'il descend et se resserre excentriquement, amenant la formation d'un deutentéron

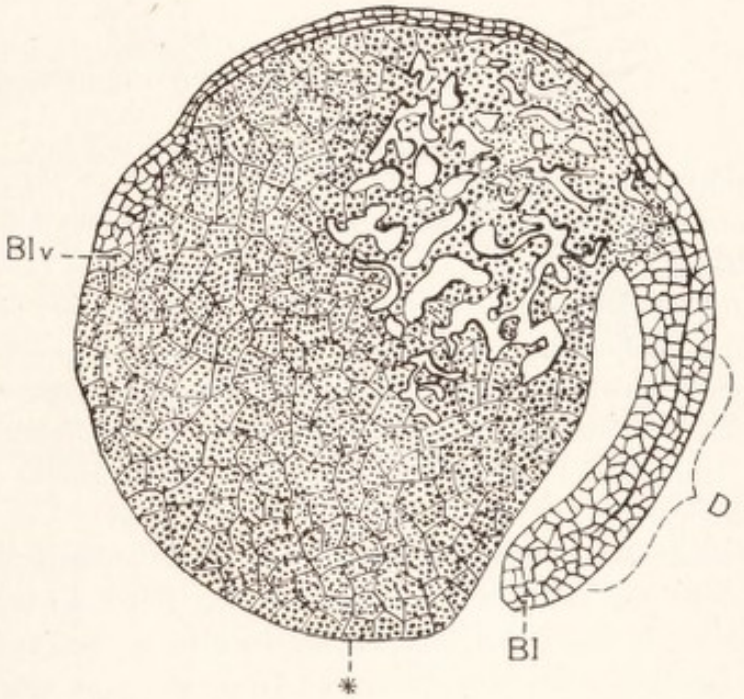


Figure 126. — Lepidosiren. Descente de la lèvre craniale du blastopore *Bl*. *D*, voûte deutentérique. *Blv*, blastopore virtuel ; *, limite inférieure future du clivage gastruléen (d'après Kerr).

avec ses caractères habituels. Seulement, en raison du volume de l'œuf, la concrescence blastoporale s'achève au voisinage du pôle inférieur, ou même, dans les très gros œufs, ne l'atteint pas. L'évolution du blastopore réel s'accomplit donc tout entière dans la moitié craniale de l'œuf et c'est là aussi que, pour l'achever, se soulève la lèvre caudale (fig. 126).

En revanche, dans la moitié opposée, le clivage gastruléen prend une importance d'autant plus grande que le volume de l'œuf est plus considérable. Toujours précédé d'une prolifération sur place des cellules superficielles de la blastula, étendant de proche en proche, vers le bas, la zone marginale primitive, il se poursuit jusqu'au pôle inférieur, peut même le dépasser et ne s'arrête que quand il a atteint le point où doit se former la lèvre caudale. Dans cette partie de l'œuf, la gastrulation par clivage se poursuit donc longtemps après qu'elle est achevée dans la région embryogène ; elle a la valeur d'une longue épibolie, puisque, dans la totalité de son parcours, elle décolle de la surface de l'œuf une couche d'ectoblaste, tandis que les couches profondes se trouvent, par le fait même, incorporées dans l'entoblaste. Le blas-

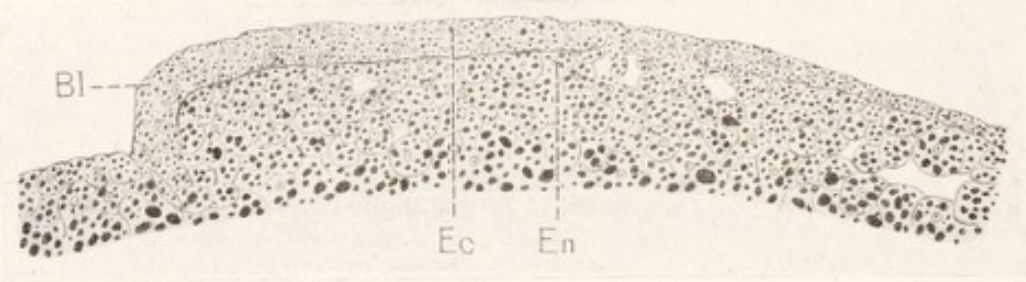


Figure 127. — Formation de la lèvre blastoporale dorsale (*Bl*) chez Hypogeophis (d'après Brauer). *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste.

topore virtuel se comporte, pendant tout ce temps, comme un simple bord d'enveloppement et l'étendue de son cheminement est proportionnelle à la surface qu'il a à revêtir (Comparer fig. 125 et 126). Il résulte encore de ce qui vient d'être dit, que dans les plus gros œufs des Amphibiens, Necturus par exemple (Eycleshymer), on ne peut plus correctement distinguer une moitié craniale et une moitié caudale; elles sont respectivement dorsale et ventrale, puisque le dos de l'embryon se forme tout entier dans la première et que dans la seconde le blastopore n'est jamais que virtuel, sans pouvoir embryogène.

Chez les Gymnophiones, dont le développement a été minutieusement étudié par Brauer, le rôle joué par le bord d'enveloppement grandit tellement qu'il nous conduit sans difficulté à l'interprétation rationnelle de la gastrulation des Ganoïdes, des Téléostéens et des Sélaciens. L'œuf est très gros ; la segmentation, rapide dans la région du pôle supérieur, ne s'étend que très tardivement vers le bas et il n'est même pas certain qu'elle soit jamais complète dans la masse épaisse du deutoplasme sous-équatorial (Voir page 79). Néanmoins, en nous basant sur les descriptions et les figures de Brauer, qui sont supérieures à ses interprétations, nous pourrons ramener

aisément la formation de l'embryon des Gymnophiones à celle des Urodèles et des Anoures.

Très haut dans l'hémisphère supérieur, on voit, dans la calotte des petits blastomères qui occupent la région polaire, les cellules s'orienter en deux couches séparées par une fente virtuelle. La couche superficielle, faite d'épithélium cylindrique, est l'équivalent de la voûte de la cavité de segmentation de la grenouille ou de l'axolotl ; les cellules de la couche profonde, plus volu-

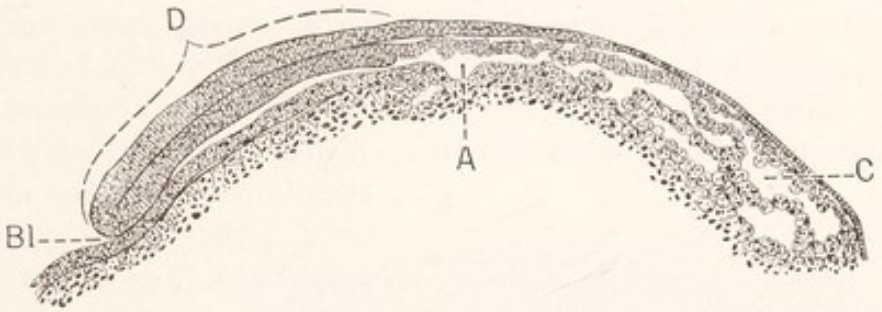


Figure 128. — Hypogeophis. Stade plus avancé (d'après Brauer). *A*, archentéron ; *C*, cavité de segmentation ; *D*, voûte deutentérique ; *Bl*, blastopore.

mineuses, lâchement unies entre elles, sont séparées par des espaces qui représentent un vestige de la cavité de segmentation. Marginalement les deux couches se continuent l'une dans l'autre. Cette zone marginale, bien qu'elle

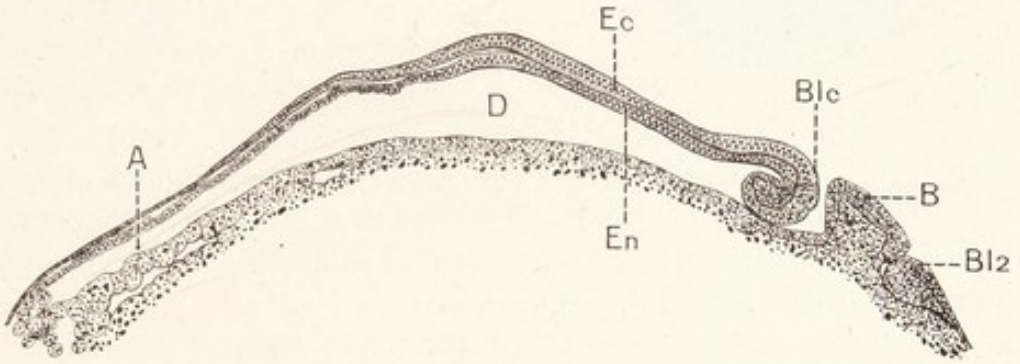


Figure 129. — Hypogeophis. Achèvement de la fermeture du blastopore (d'après Brauer). *A*, archentéron ; *Blc* et *Blv*, lèvres craniale et caudale du blastopore. *B*, bouchon vitellin ; *D*, deutentéron ; *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste.

siège tout près du pôle par le seul fait du volume de l'œuf et de l'inégalité de sa segmentation, est évidemment l'homologue de la formation de même nom que nous avons reconnue partout jusqu'ici. Cette zone s'étend d'abord excentriquement et un *clivage gastruléen* en dédouble les éléments en ectoblaste et en entoblaste par le processus que nous connaissons, amenant ainsi la formation d'un blastopore virtuel circulaire. Bientôt, suivant une bande limitée de son étendue, ce blastopore devient réel (fig. 127) ; une lèvre se soulève bordant une encoche superficielle. Cette lèvre, vue en surface, prend la forme d'un fer à cheval et subit l'évolution que nous avons décrite chez les Amphi-

biens. Pour ne pas tomber dans des redites inutiles, reportons-nous aux deux coupes sagittales représentées dans les figures 128 et 129 ; l'existence d'un archentéron et d'un deutentéron y est manifeste. L'entoblaste qui les délimite n'a pas la même structure ; tandis que la voûte archentérique est caractérisée par des cellules claires, riches en deutoplasme, disposées en une couche irrégulière, la voûte deutentérique, par contre, issue de la prolifération des lèvres blastoporales est faite de cellules rangées en un épithélium cylindrique.

Pendant l'édification de la voûte deutentérique, la partie du blastopore virtuel étrangère à sa formation, s'est étendue excentriquement sur toute la masse volumineuse de l'œuf, l'a enveloppée par épibolie et, le clivage gastruléen s'y poursuivant sans arrêt, elle se trouve revêtue d'une couche continue d'ectoblaste. L'enveloppement achevé, le blastopore virtuel termine son évolution en se soulevant en une lèvre caudale qu'un petit bouchon vitellin sépare encore du bord postérieur de la voûte deutentérique (fig. 129).

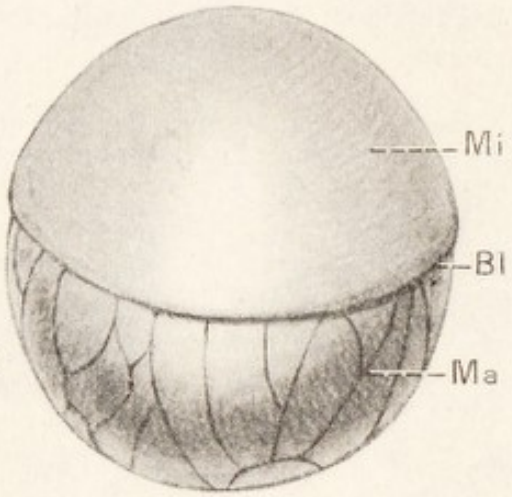


Figure 130. — Œuf d'Amia calva au début de la gastrulation. *Bl*, blastopore ; *Ma*, Macromères ; *Mi*, Micromères.

On voit donc que malgré le volume de l'œuf des Gymnophiones, malgré le trajet que le clivage gastruléen doit accomplir, les processus de la gastrulation, de la fermeture du blastopore et la mise en place des ébauches du dos de l'embryon ne sont pas modifiés dans leur essence ; si nous nous y sommes arrêtés quelque peu longuement, c'est surtout parce que, même à des stades avancés, l'archentéron et le deutentéron se reconnaissent et se délimitent nettement grâce aux caractères histologiques de leur entoblaste.

Nous possédons maintenant les éléments suffisants pour comprendre le développement des *Ganoïdes osseux*, les seuls qui soient intéressants, les seuls aussi dont l'étude soit de date relativement récente (Eycleshymer et Wilson, Sobotta, Lanzi, etc.).

Nous avons étudié antérieurement (page 82) l'état de l'œuf d'un Ganoïde à la fin de la segmentation (fig. 68). Une calotte de petites cellules recouvre la masse des gros blocs deutoplasmiques et s'en détache nettement par un rebord circulaire (fig. 130). Le long de ce rebord existe une zone de transition entre petites et grosses cellules, complètement assimilable à la zone marginale des Amphibiens. Dans la suite, cette zone marginale, par prolifération sur place des grosses cellules de la surface de l'œuf, s'étend vers le bas et gagne l'équateur, amenant par le fait même l'extension de la calotte superficielle. En même temps, la fente virtuelle qui, aux derniers stades de la seg-

mentation, représente le vestige ultime de son blastocèle (fig. 131) s'étend dans la zone marginale au fur et à mesure que celle-ci envahit de nouvelles parties de l'œuf et, par un véritable clivage gastruléen, la subdivise en ectoblaste et en entoblaste.

Rien, dans l'œuf des Ganoïdes, ne permet jusqu'ici de lui reconnaître une symétrie bilatérale. Le clivage gastruléen *paraît* se faire régulièrement et simultanément sur tout le pourtour de la calotte germinative ; le blastopore virtuel, qui n'est que le bord d'arrêt du clivage, est annulaire et identique dans toutes ses parties. A un moment donné cependant, et avant qu'il n'ait atteint l'équateur, il se modifie dans une région déterminée de son pourtour (fig. 132). L'ectoblaste s'épaissit, se soulève en une lèvre légèrement saillante : en cette région, le blastopore virtuel est en train de devenir réel et il présente là certains caractères sur lesquels il est nécessaire d'insister quelque peu.



Figure 131. — Coupe méridienne de la calotte micromérique d'un œuf d'Amia. *Bl*, blastopore réel ; *Blv*, blastopore virtuel ou d'enveloppement ; *E*, épaississement prostomial ; *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste.

L'ectoblaste, dans toute l'étendue de la calotte, est stratifié en plusieurs couches de petites cellules très serrées (fig. 131). La plus superficielle de ces couches prend très tôt des caractères spéciaux ; les cellules sont plus claires, plus régulièrement rangées ; on l'appelle la couche de revêtement (Deckschicht). Au niveau de la zone marginale ou du blastopore virtuel (fig. 131 à gauche) elle perd toute netteté. Mais là où le blastopore devient réel, ses cellules grandissent rapidement et s'accumulent en un petit amas qui ne fait que reposer sur les gros blocs vitellins plurinucléés sous-jacents. On a donné à cet amas le nom d'épaississement prostomial (Sumner, Bœke, Lanzi). En dedans, il se continue dans une couche de grosses cellules claires, constituant la face profonde de l'entoblaste et qui sont simplement en rapport avec les masses deutoplasmiques, dont une étroite fente les sépare (fig. 132 et 131 à droite). Cette fente est l'archentéron : elle est presque virtuelle et son ouverture à l'extérieur ne l'est pas moins. Le fait essentiel, toutefois, est que quand

le blastopore virtuel devient réel, la prolifération, par laquelle la zone marginale se propage, cesse et toutes les cellules de cette zone se décollent du vitellus sous-jacent avec lequel elles ne présentent plus qu'un rapport de contiguité. Le résultat de ce décollement est la formation de l'archentéron. Nous aurons à revenir sur ces détails quand nous traiterons du développement des feuillets.

L'évolution ultérieure ne nous arrêtera guère ; les faits sont beaucoup plus indistincts que chez les Gymnophiones, mais il n'est pas douteux qu'ils ne soient essentiellement les mêmes. Le blastopore réel se recourbe en fer à cheval ; il se ferme excentriquement vers le pôle inférieur, provoquant ainsi

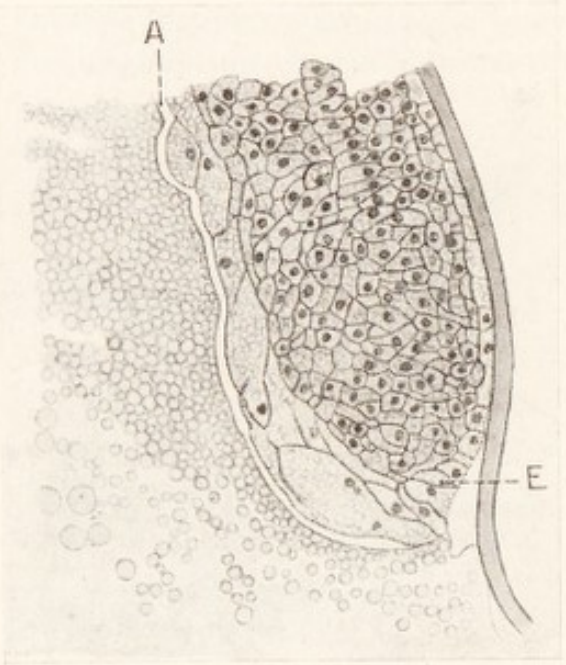


Figure 132. — Même œuf que figure 131. Région du blastopore réel. *A*, archentéron ; *E*, couche enveloppante et épaississement prostomial.

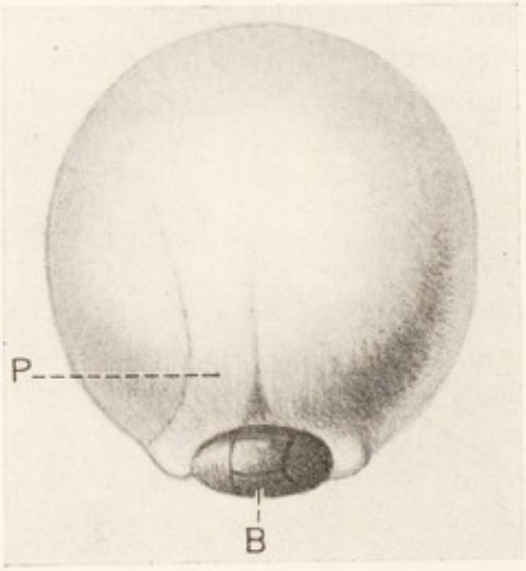


Figure 133. — Œuf d'Amia montrant le début de la formation de l'écusson médullaire. *B*, bouchon vitellin ; *P*, plaque médullaire gauche.

l'édification d'un deutentéron avec une voûte didermique, sur laquelle l'écusson médullaire ne tarde pas à se dessiner (fig. 133). Pendant ce temps, le clivage gastruléen s'est poursuivi dans tout le reste de l'œuf qui s'est revêtu d'une couche ectoblastique et il s'achève en se soulevant en une lèvre caudale, qui complète le pourtour d'un petit orifice par lequel fait hernie le bouchon vitellin.

Malgré les difficultés techniques très réelles de l'étude des Ganoïdes et malgré que nos connaissances soient encore fort incomplètes, il n'y a aucune difficulté à faire rentrer les premières phases de leur ontogénèse dans le cadre que nous avons tracé précédemment ; les lois de la gastrulation et de la formation de l'embryon sont, au fond, les mêmes que chez les Amphibiens en dépit des apparences.

GASTRULATION ET FORMATION DE L'EMBRYON DANS LES ŒUFS MÉROBLASTIQUES DES TÉLÉOSTÉENS ET DES SÉLACIENS

Dans l'échelle des altérations que subit la gastrulation au fur et à mesure qu'on s'élève dans la série des Vertébrés, les Téléostéens se placent au-dessous des Sélaciens, du moins à certains points de vue ; c'est donc par eux que nous commencerons. Ils ont d'ailleurs fait l'objet de nombreux et bons travaux : ceux d'Œllacher, de His, de List, etc., les recherches encore classiques de Henneguy, puis les études, plus récentes de Sumner, de Kopsch, de Bœke et de Lanzi, ont élucidé la plupart des points importants et permettent de tracer une histoire suffisamment complète des premières phases de l'ontogénèse des Poissons osseux.

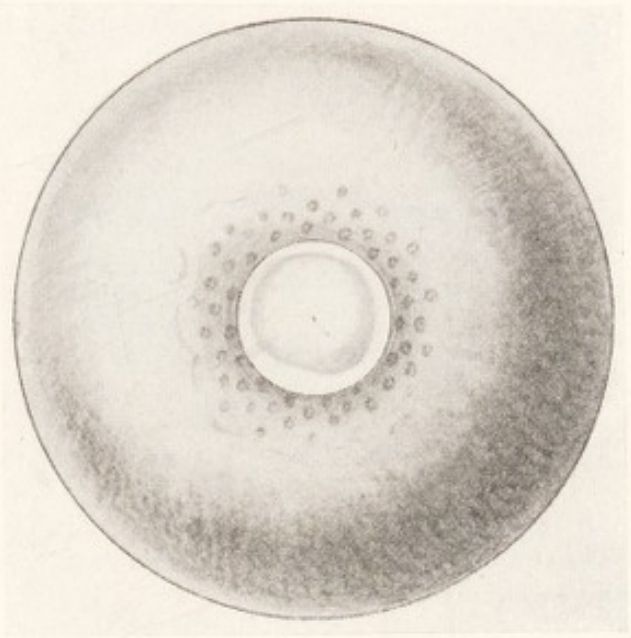


Figure 134. — Œuf de truite vu par son hémisphère supérieur (d'après Henneguy). Le disque germatif au centre.

Rappelons qu'à la fin de la segmentation, le disque germinatif apparaît, en coupe (fig. 79), sous la forme d'une lame cellulaire présentant plusieurs couches stratifiées et en continuité par tout son pourtour avec le syncytium vitellin sur lequel elle semble s'écraser. Quelques cellules, en effet, rejetées en dedans, s'avancent dans la vaste cavité de segmentation, appliquées sur son plancher. Dès le début, ces cellules invaginées sont plus nombreuses dans une moitié du disque que dans l'autre et forment un

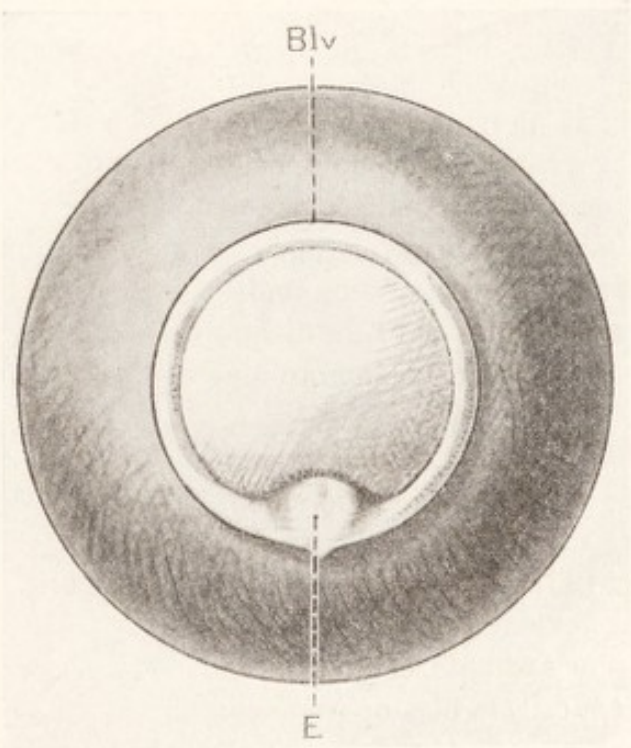


Figure 135. — Œuf de truite (d'après Henneguy). *E*, ébauche embryonnaire ; *Blv*, bord d'enveloppement.

amas plus épais. Ce détail caractérise, dès ce stade, la région où se formera le corps de l'embryon.

Pour les stades ultérieurs, l'examen de blastodisques *in toto*, vus en surface et à la loupe, est très instructif (fig. 134 à 139). Le disque s'étale progressivement à la surface de la masse deutoplasmique ; son bord se présente comme une bande annulaire, un peu plus claire, légèrement élargie en un point limité de son étendue ; nous appellerons ce point portion embryogène du disque. Tout le long de cette bande annulaire, mais à un degré beaucoup plus marqué dans la portion embryogène, l'écrasement marginal et l'invagination des cellules profondes du disque se sont accentués et le germe se trouve constitué là de deux couches cellulaires pluristratifiées : l'une, ectoblastique, prolonge directement la voûte de la cavité de segmentation, l'autre, entoblastique, s'insinue sous la première, à la surface du syncytium vitellin qui en tapisse le plancher (fig. 140). Il n'est pas douteux que le processus par lequel cette disposition s'est réalisée ne soit assimilable à un clivage gastruléen (Bœke) et que, à ces stades encore, tout le bord du disque ne soit un large blastopore virtuel.

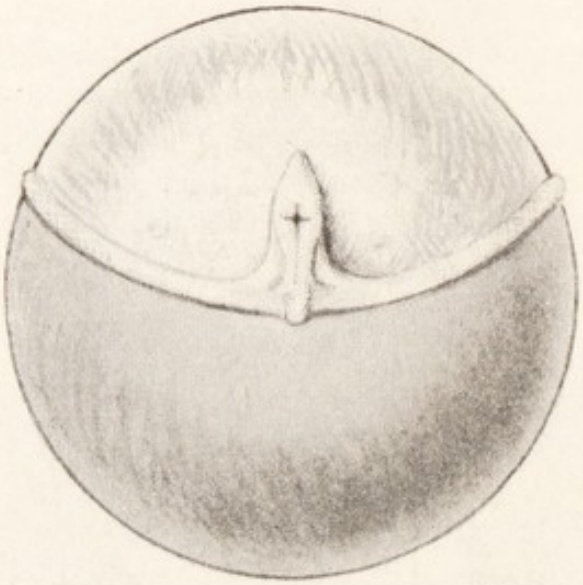


Figure 136. — Œuf de truite plus avancé (d'après Henneguy). Même légende ; les détails de l'embryon commencent à se montrer.

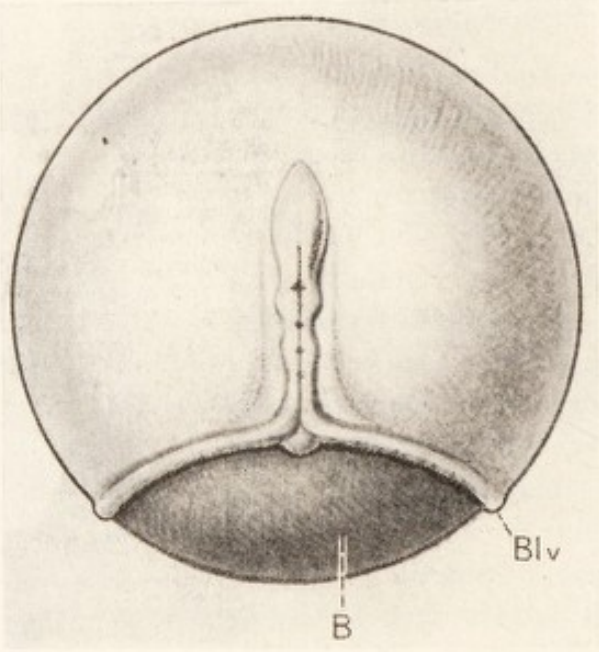


Figure 137. — Œuf de truite (d'après Henneguy). Même légende.

Dans la suite, le disque germinatif poursuit régulièrement son mouvement d'extension (fig. 135). La région embryogène devient très tôt plus épaisse, plus saillante, comme si, en cet endroit, le blastopore devenait réel sans toutefois se soulever et sans que l'on puisse apercevoir, sous lui, le moindre indice d'une cavité archentérique. D'abord assez largement étalée dans le sens transversal, cette région se tasse vers le plan médian, se

rétrécit en même temps qu'elle s'allonge (fig. 136). En réalité, ses parties latérales glissent derrière la partie médiane en se soudant entre elles et ainsi se constitue un bouton embryonnaire, ovale, à grand axe antéro postérieur. Il est clair que ce que nous venons de décrire est entièrement comparable à la confluence de la lèvre craniale et des lèvres latérales du blastopore en fer à cheval d'un Amphibien quelconque. Sous leur diversité d'aspect, les deux processus ont la même signification : ils mettent en place les matériaux aux dépens desquels va se former le dos de l'embryon (Fig. 150).

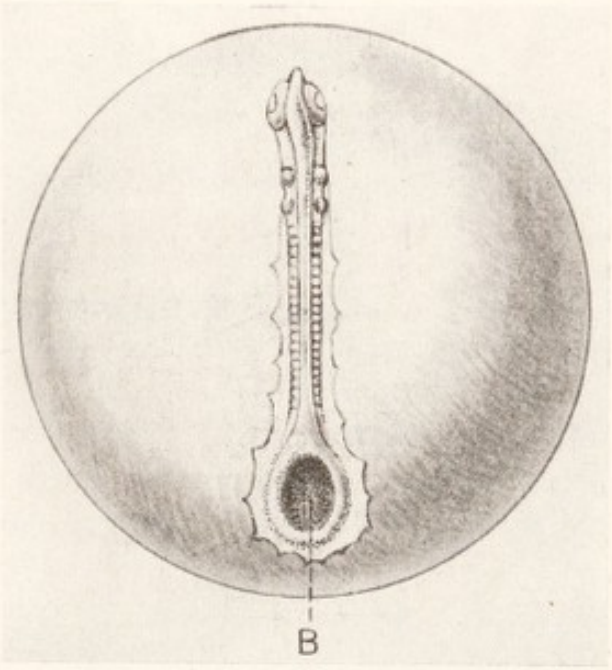


Figure 138. — Œuf de truite (d'après Henneguy). L'embryon est formé. *B*, bouchon vitellin.

Le bouton embryonnaire, se creuse bientôt d'un sillon superficiel, puis il s'allonge, beaucoup moins par la persistance du mouvement de concentration par lequel il s'est ébauché que par accroissement propre (fig. 137). Son sillon médian s'accuse davantage et des détails du système nerveux central embryonnaire commencent à s'indiquer. Pendant ce temps, tout le reste du bord du disque germinatif, conservant les caractères d'un bord virtuel, s'étend rapidement et régulièrement, enveloppe toute la masse deutoplasmique et la revêt d'une mince couche d'ectoblaste. C'est à l'extrémité caudale de l'embryon que l'enveloppement s'achève (fig. 138 et 139) et on peut voir qu'il est total, que tout orifice blastoporal disparaît complètement et que les dernières traces du bouchon vitellin se tapissent d'ectoblaste comme le reste.

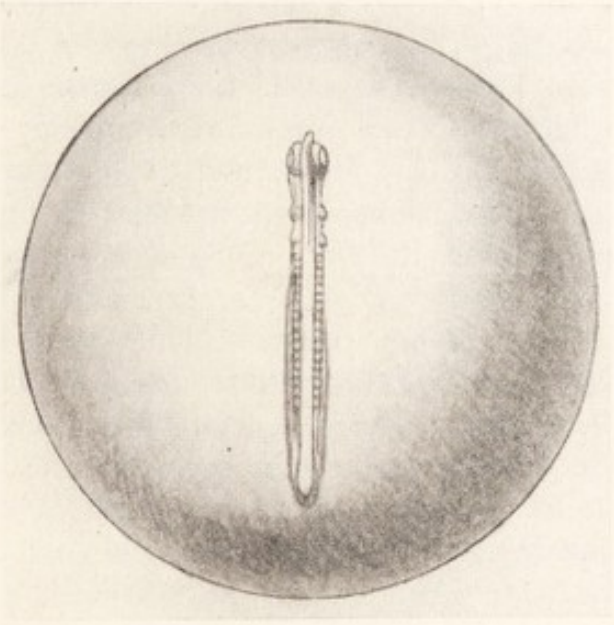


Figure 139. — Œuf de truite (d'après Henneguy). Deutoplasme complètement enveloppé ; embryon constitué.

Dès ce moment, la gastrulation est terminée et le corps de l'embryon s'est formé. Dans le domaine du bouton embryonnaire, un entoblaste épais, étendu,

s'est constitué par prolifération de la couche cellulaire issue du clivage gastruléen (fig. 140). Il a la valeur d'un entoblaste deutentérique ; mais le deu-

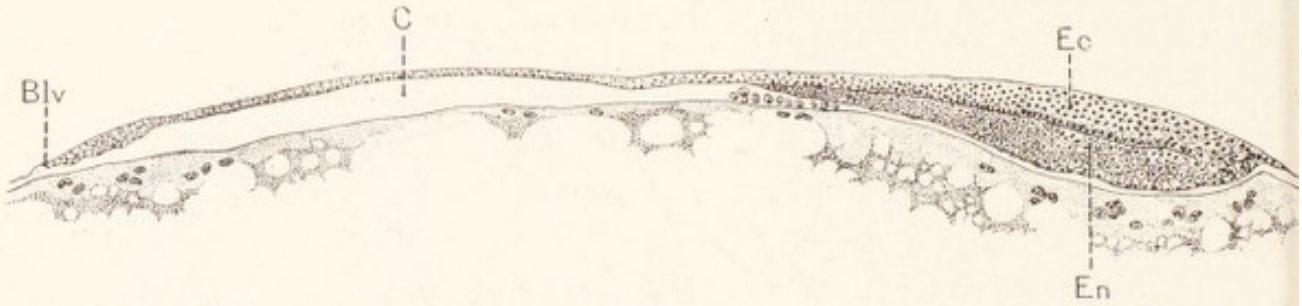


Figure 140. — Coupe sagittale d'un œuf de Téléostéen au stade de la figure 135 (d'après Gurwitch). *C*, cavité de segmentation ; *Ec*, ectoblaste embryonnaire ; *En*, entoblaste ; *Blv*, bord d'enveloppement.

tentéron lui-même n'est représenté que par une simple ligne, une fente purement virtuelle limitée par l'entoblaste et par le syncytium vitellin sur lequel il repose. En dehors du bouton embryonnaire, il n'en est pas de même ; le bord d'enveloppement en s'étalant, entraîne avec lui la mince couche d'entoblaste qui s'y était formée ; elle n'augmente pas d'épaisseur, au contraire, et tout cet entoblaste marginal finit par venir s'étaler en couche simple derrière l'extrémité caudale de l'embryon, à la surface des derniers vestiges du bouchon vitellin. Partout ailleurs, seule une mince pellicule syncytiale, tapissée d'une lame d'ectoblaste unistratifié recouvre l'œuf (fig. 140). Nous aurons à revenir sur ces particularités quand nous traiterons en détail le développement des feuillets.

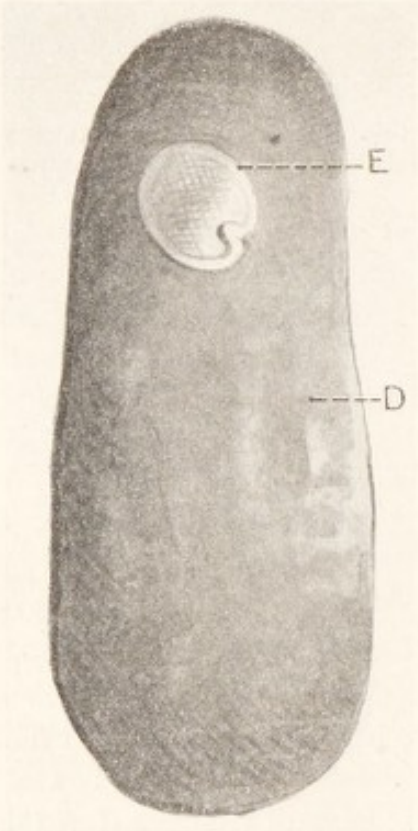


Figure 141. — Œuf entier de Scyllium canicula (d'après O. Hertwig). *D*, masse deutoplasmique ; *E*, disque germinatif avec ébauche embryonnaire.

Si aberrantes que paraissent la gastrulation et la formation de l'embryon des Téléostéens, ce qui précède montre qu'on y retrouve sans difficulté la série des processus dont nous suivons, depuis l'Amphioxus, les complications progressives.

Les Sélaciens, par certains traits, offrent un développement plus pur que les Téléostéens ; par d'autres, ils s'écartent plus encore des formes-types.

Nous avons vu comment est constituée la blastula, ou plutôt la pseudoblastula ; elle est nettement symétrique bilatérale ; dans une de ses moitiés elle se compose d'une masse épaisse de cellules, dans l'autre une lame cellulaire plus mince, recouvrant la cavité de résorption (fig. 73) vient reposer, par son bord, sur le syncytium marginal.

Examinée de face, cette région paraît plus claire, son pourtour est mieux délimité vis-à-vis du deutoplasme ; elle est, nous l'avons déjà dit, la zone embryogène du disque. Comme chez les Téléostéens, le disque commence par s'accroître en surface, tout en s'amincissant (fig. 142). Du côté embryogène, son bord s'étend sur le deutoplasme, laissant en place la cavité de segmentation qui ne tarde pas à devenir centrale.

L'étalement va se poursuivre, mais l'œuf des Sélaciens est toujours très gros et son grand diamètre mesure souvent plusieurs centimètres. Le chemin que le bord d'enveloppement (blastopore virtuel) doit parcourir est très long et exige beaucoup de temps. Aussi est-il loin d'avoir achevé sa course quand, dans la région embryogène, les ébauches de l'embryon futur se sont constituées (fig. 141). De là des aspects nouveaux et caractéristiques qui devront retenir notre attention.

Au début, tout se passe à peu près comme chez les Téléostéens. Le disque

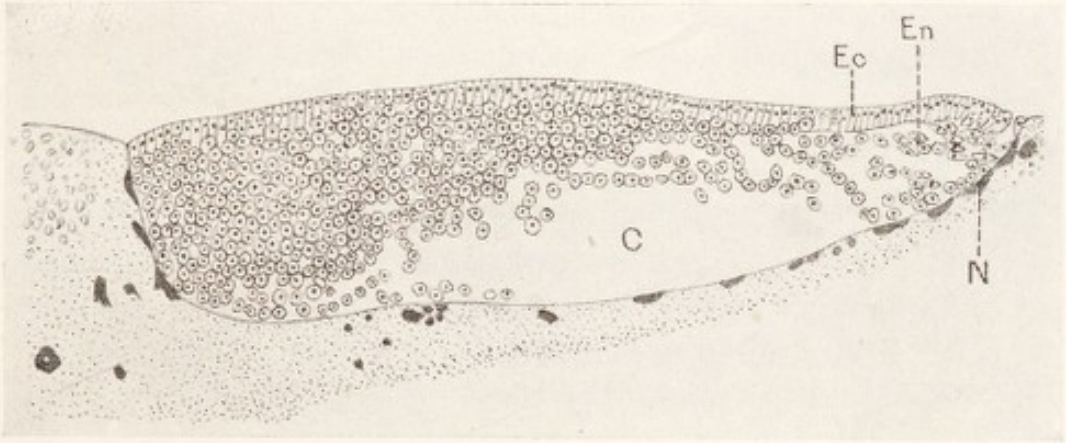


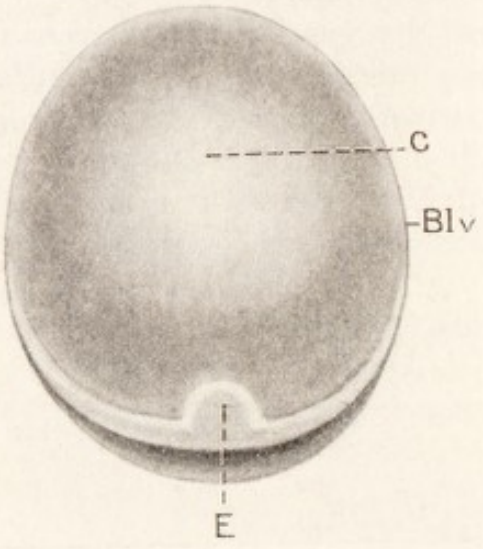
Figure 142. — Coupe sagittale d'un disque germinatif de Pristiurus (d'après Rückert). *C*, cavité de segmentation ; *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste ; *N*, noyaux du syncytium.

germinatif, circulaire ou légèrement allongé, ne tarde pas à montrer, en un point limité de son bord, dans la zone embryogène, un épaississement ; puis, là, le bord se soulève au-dessus du vitellus dont le sépare une légère encoche (fig. 143). C'est le blastopore virtuel qui devient réel et s'indique par une lèvre saillante. Cette région prend l'aspect d'une élevure convexe en forme de bouton, terminée par un bord libre et surplombant le deutoplasme dont le sépare une cavité fermée à l'avant en cul-de-sac. C'est là, à n'en pas douter, un véritable archenteron. A droite et à gauche, la lèvre blastoporale se continue insensiblement dans le bord d'enveloppement.

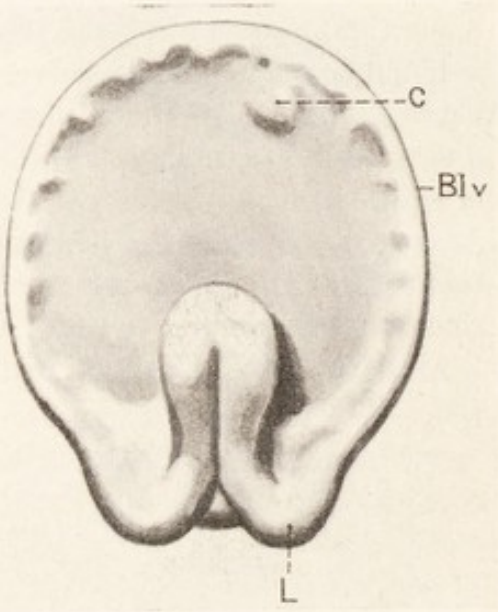
Puis, le bouton embryonnaire s'allonge, et il est manifeste (comparer fig. 143 et 144) que cet allongement est dû à ce que les parties latérales de la région embryogène (blastopore réel) reculent en convergeant pour s'unir entre elles sur le prolongement de la partie moyenne. En d'autres termes, le blastopore se ferme par convergence, dans le sens cranio-caudal, de sa lèvre craniale et de ses lèvres latérales, et un deutenteron se constitue à la suite de l'archentéron, surplombant une nouvelle partie de la masse deutoplasmique. C'est donc, mais avec une netteté plus grande, ce que nous avons reconnu

chez les Téléostéens et l'interprétation des faits ne souffre aucune difficulté. Naturellement les voûtes archentérique et deutentérique s'allongent aussi par

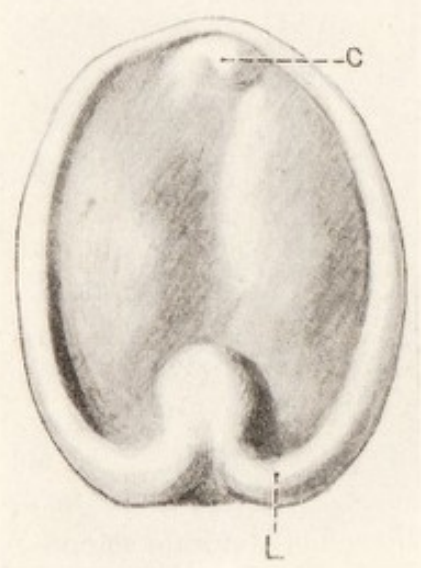
143



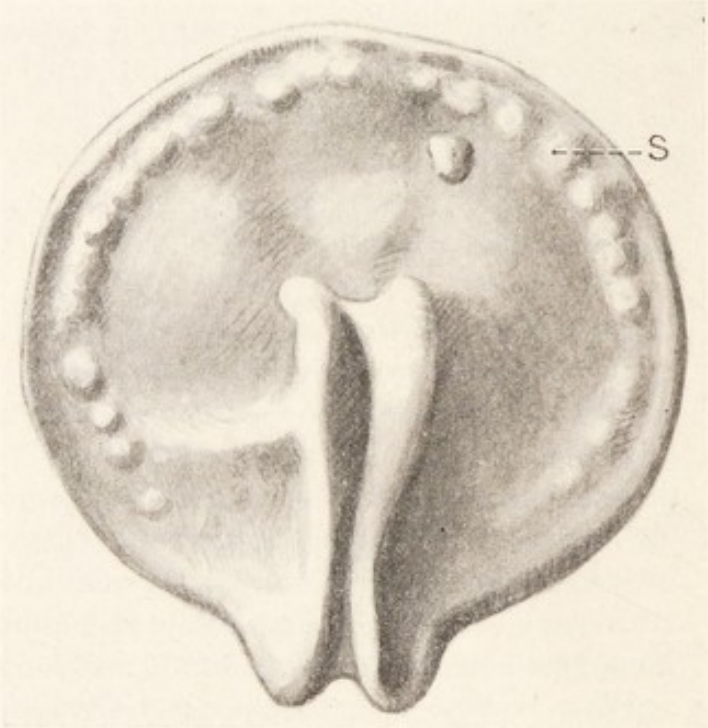
145



144



146



Figures 143 à 146. — Quatre stades de la formation de l'ébauche embryonnaire et de l'extension du bord d'enveloppement chez Torpedo (fig. 143 d'après Ruckert ; les autres d'après H. E. Ziegler). *C*, cavité de segmentation ; *E*, ébauche embryonnaire ; *Blv*, bord d'enveloppement ; *L*, lobes caudaux ; *S*, îlots sanguins.

accroissement propre, interstitiel. Dès ce moment, le dos de l'embryon est largement ébauché ; il se présente comme une plaque saillante, un peu dépri-

mée en son milieu et fendue en arrière en deux moitiés qui, se recourbant en dehors et en avant, se continuent insensiblement dans les parties droite et gauche du bord d'enveloppement (fig. 144). En coupe (fig. 209), on constate que, dans toute son étendue, cette ébauche est formée d'un ectoblaste et d'un entoblaste épithéliaux, accolés l'un à l'autre jusqu'au blastopore où ils se mettent en continuité. Le plancher de la cavité dont ils forment la voûte est formé par la masse deutoplasmique, dépourvue de syncytium. Tous ces faits sont connus depuis longtemps grâce aux recherches de Balfour, Rückert, Swaen, H. E. Ziegler, C. Rabl et d'autres encore, et nous ne nous écartons de ces auteurs que dans l'interprétation de certains détails.

Par la suite (fig. 145), l'ébauche embryonnaire continue à grandir ; dans sa partie antérieure se dessinent les plaques médullaires, rudiments du système nerveux central ; en arrière, elle se coupe encore en deux moitiés, formant deux lobes allongés et saillants, appelés lobes caudaux ; leur bord externe, dirigé d'arrière en avant, s'unit en dehors au bord d'enveloppement. Ce point d'union s'est notablement rapproché du plan médian (Comparer fig. 143 et 145). Plus tard encore, tout l'embryon se soulève ; une large gouttière médullaire parcourt sa face dorsale. Les lobes caudaux, très étendus, se redressent ; ils tendent à devenir verticaux. Enfin, les diverses parties de l'embryon s'achèvent : la tête, fortement accrue, se soulève et se projette librement en avant ; les lobes caudaux, devenus verticaux et se regardant par leur face interne, se soudent l'un à l'autre, d'abord par leur bord dorsal, puis par leur bord ventral. La queue ainsi formée, revêtue d'ectoblaste par toute sa surface, est, comme la tête, complètement dégagée (fig. 146).

Voilà donc l'embryon de Sélacien très avancé dans son développement, ayant dépassé et de beaucoup les stades dont nous nous occupons dans ce chapitre et pourtant l'enveloppement du deutoplasme est loin d'être achevé. Il va se poursuivre excentriquement, à partir de l'embryon, sur toute la surface de l'œuf et, pendant ce temps, l'embryon lui-même reste uni à la masse deutoplasmique de l'œuf par un pédicule qui part de sa paroi ventrale et s'allonge en un véritable cordon ombilical (fig. 262). Encadré par le pourtour du bord d'enveloppement (blastopore virtuel), émerge un gros bouchon vitellin qui se réduit peu à peu et finit par disparaître complètement. Mais sa délimitation n'est pas celle du bouchon vitellin des Amphibiens ; il est exclusivement circonscrit par un blastopore virtuel et est à longue distance de l'extrémité caudale de l'embryon.

Une des principales caractéristiques du développement des Sélaciens est donc l'évolution, indépendante à un moment donné, des portions embryogène et non embryogène du bord du disque germinatif. Chez les Téléostéens, formation de l'embryon et enveloppement du deutoplasme marchent de pair et s'achèvent en même temps ; jusqu'à la fin, l'embryon est marginal (fig. 137), tandis que chez les Sélaciens, il ne l'est qu'aux premières phases. Dès que les lobes caudaux se sont soudés par leur bord ventral, l'ébauche embryonnaire cesse d'être marginale pour devenir centrale ; c'est excentriquement et à partir d'elle, que l'enveloppement se poursuit. On saisira toute l'importance de cette constatation dans le chapitre traitant de la gastrulation des Amniotes

où la position centrale de la plaque embryonnaire est immédiate et primaire.

Nous compléterons ce paragraphe par la description brève de quelques détails visibles sur des coupes microscopiques seulement. Le disque germinatif, tel qu'il est constitué à la fin de la segmentation, se modifie beaucoup; en s'accroissant, en s'étalant en surface, il s'amincit, et à la voûte de la cavité de segmentation (ou de résorption) les cellules superficielles se rangent en un épithélium cylindrique, qu'une ligne nette sépare des cellules sous-jacentes disséminées ou groupées en amas (fig. 142). Cette sorte de clivage se poursuit excentriquement, continuant à séparer deux couches cellulaires de plus en plus compactes, jusqu'au bord du blastodisque, où ces deux couches se fusionnent. Ce clivage est évidemment gastruléen ; les deux couches qu'il isole sont de l'ectoblaste et de l'entoblaste, et le bord où ils se confondent a la valeur d'un blastopore virtuel. C'est dans la région embryogène que ce dernier se délimite tout d'abord (fig. 147) et c'est au point diamétralement

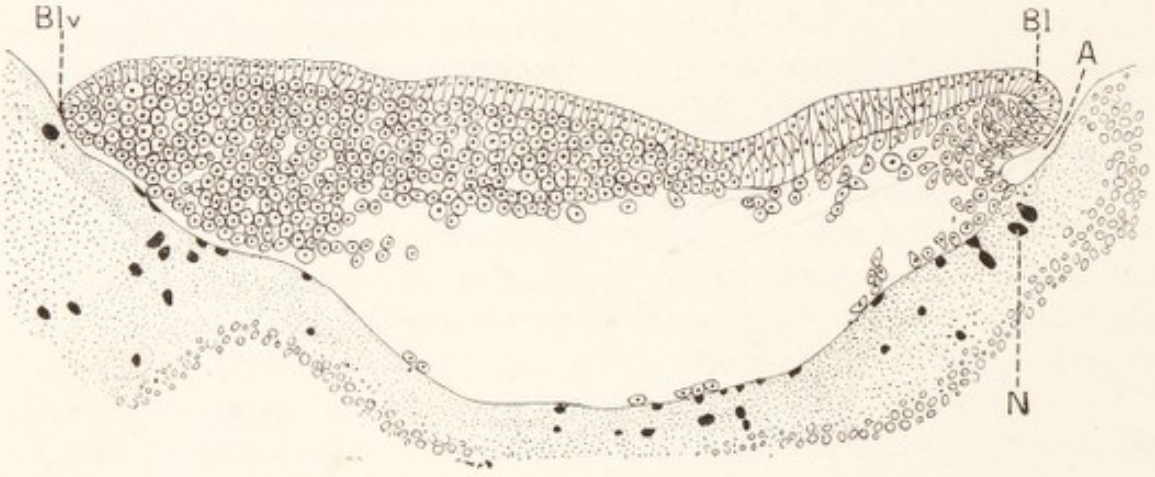


Figure 147. — Coupe sagittale d'une jeune gastrula de Pristiurus, au stade de la figure 143 (d'après Rückert). *A*, archentéron ; *Bl*, lèvre blastoporale embryogène ; *Blv*, bord d'enveloppement ; *N*, mérocytes.

opposé qu'il apparaît en dernier lieu ; c'est là aussi que l'entoblaste a son minimum d'épaisseur et de cohésion.

La cavité de segmentation s'aplatit, se réduit, et en raison de la croissance plus rapide de la zone embryogène, elle subit un déplacement relatif; elle finit de ce fait par siéger dans la partie antiembryonnaire du germe (fig. 144). Quand le blastopore devient réel dans la zone formative de l'embryon, l'ectoblaste se soulève en une lèvre arrondie au-dessous de laquelle il se réfléchit dans l'entoblaste (fig. 147) et là ce dernier se dispose aussi en un épithélium, fait d'une ou deux couches de cellules cylindriques, qui voûte un court archentéron. Dans la suite, sur son prolongement et par le processus que nous avons indiqué plus haut, se constituera un deutentéron beaucoup plus long mais dont les parois auront la même constitution (fig. 209).

Rien de semblable ne se produit, à aucun stade, dans le bord d'enveloppement. Celui-ci s'étale par prolifération puis clivage de ses éléments. Ce clivage sépare jusqu'à la fin un ectoblaste d'un entoblaste, mais tous deux restent minces ; le feuillet interne, notamment, ne forme sur toute la surface de l'œuf

qu'une couche unistratifiée, discontinue, de cellules cubiques reposant sur une mince pellicule syncytiale. On se rappelle que chez les Téléostéens, semblable revêtement cellulaire n'existe même pas.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

La forme interprétative que nous avons adoptée pour notre description de la gastrulation, de la fermeture du blastopore et de la formation de l'embryon chez les Vertébrés anamniotes, nous dispense d'en donner un résumé et de formuler des conclusions qui ne seraient que des redites. Bornons-nous à rappeler qu'entre l'Amphioxus et les Sélaciens existe une série continue d'intermédiaires, grâce auxquels on peut dépister tous les processus fondamentaux sous la diversité de leurs aspects, et qui autorise à affirmer que tous les embryons se constituent sous l'influence des mêmes lois morphogénétiques appliquées à des matériaux différents. En langage phylogénétique cela signifie que tous les Anamniotes — et même tous les Vertébrés — dérivent sinon d'une souche commune, du moins de souches extrêmement voisines par leurs caractères ; et même, à ce point de vue, les divergences les plus apparentes n'ont qu'une valeur très relative, puisque leur cause principale réside dans l'accumulation plus ou moins grande du deutoplasme dans l'œuf.

Sans doute, l'interprétation de ces processus, telle qu'elle a été exposée ici, n'est pas partagée sans conteste par tous les embryologistes. Si la notion du blastopore virtuel est assez généralement admise, certains auteurs (O. Hertwig, Bœke, etc.) se refusent à voir, dans l'enveloppement du deutoplasme chez les Sélaciens et les Téléostéens, un processus de gastrulation. Il en est d'autres (O. Schultze, Kopsch, Assheton, Mac Bride) qui nient la fermeture excentrique du blastopore et assignent au deutentéron une autre origine que celle ici décrite. D'autres enfin (O. Hertwig, etc.) reconnaissent cette concrescence et la formulent même d'une façon plus rigide que nous-même, mais la considèrent comme faisant partie de la gastrulation, dont elle n'est que l'achèvement.

Dans ce débat, le mode de constitution de la voûte deutentérique et la localisation des matériaux formateurs du dos de l'embryon sont d'importance capitale ; il ne sera donc pas inutile de consolider l'interprétation que nous en avons donnée, en signalant brièvement quelques faits d'ordre descriptif ou expérimental qui n'ont pu trouver place dans l'exposé fait jusqu'ici.

La question essentielle peut, en somme, se formuler comme ceci : la voûte deutentérique, où se différencieront tous les organes axiaux de l'embryon de Vertébré (système nerveux central, chorde dorsale, somites mésoblastiques, hypoblaste du tube digestif) est-elle ou non d'origine blastoporale ? Nous avons vu que l'étude de stades régulièrement sériés permet déjà de répondre par l'affirmative. Mais il est d'autres arguments, plus décisifs encore.

On peut, chez la grenouille, par divers procédés (surmaturation des œufs,

développement à une température supérieure à l'optimum), empêcher le blastopore de se fermer (O. Hertwig). Dans ces conditions, le clivage gastruléen et l'invagination entoblastique se font normalement, l'archentéron se creuse, et le blastopore virtuel se soulève, sur tout son pourtour, en une lèvre réelle. Cette lèvre annulaire ou ovalaire, sous-équatoriale, entoure de toutes parts un énorme bouchon vitellin qui met un obstacle absolu à sa fermeture (fig. 148). Ici donc la gastrulation s'est opérée, mais le blastopore ne s'est pas fermé ; les deux processus ont été dissociés. Or, de telles larves, auxquelles O. Hertwig a donné le nom très mal choisi d'ailleurs de spina

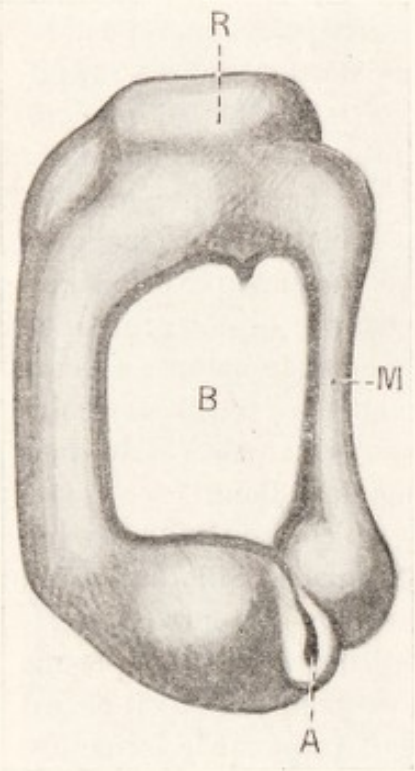


Figure 148. — Spina bifida de grenouille (d'après O. Hertwig). *A*, anus ; *B*, bouchon vitellin ; *M*, demi-plaque médullaire ; *R*, repli cérébral transverse.

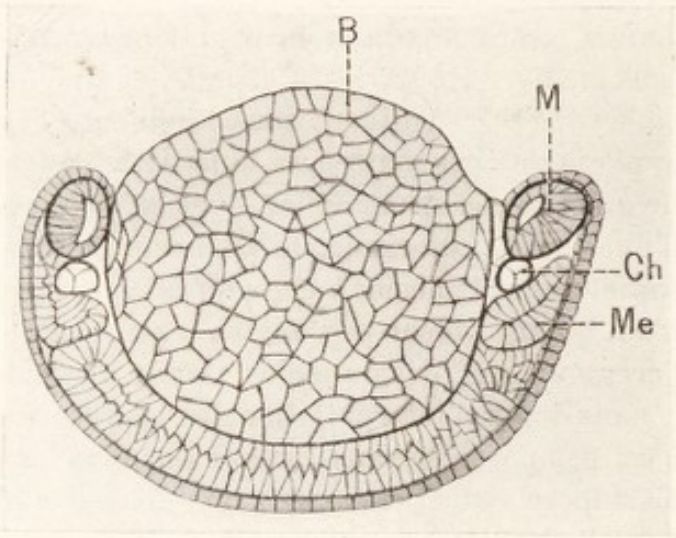


Figure 149. — Coupe transversale de spina bifida de grenouille (d'après O. Hertwig). *B*, bouchon vitellin ; *Ch*, chorde dorsale ; *M*, tube médullaire ; *Me*, mésoblaste.

bifida, peuvent se développer assez pour que les lèvres blastoporales, tout en restant largement écartées, subissent les premières phases de leurs différenciations. Il se forme alors un embryon annulaire, comme l'est le blastopore lui-même. Sur une coupe transversale entamant les lèvres latérales (fig. 149) on voit que chacune d'elles a formé une plaque médullaire, c'est-à-dire une moitié de l'ébauche du système nerveux central, une demi-chorde dorsale et une bande mésoblastique segmentée en somites. Que par la pensée, on réunisse dans le plan médian ces deux lèvres blastoporales droite et gauche, et qu'on les soude l'une à l'autre, on aura l'image typique de la coupe transversale d'un embryon de grenouille normal. Le long de la lèvre crâniale du blastopore annulaire d'un spina bifida, les deux demi-systèmes nerveux se rejoignent en un repli cérébral transverse, et les deux demi-chordes s'unis-

sent. Dans la lèvre caudale, système nerveux, chorde et mésoblaste viennent se perdre insensiblement.

Il s'agit donc, dans ces cas, de véritables asyntaxies blastoporales (R. Legros) ; rien ne peut mieux démontrer qu'eux l'origine blastoporale des organes axiaux de l'embryon et par conséquent de la voûte deutentérique.

Chez l'Amphioxus, en utilisant des procédés analogues, R. Legros a obtenu des asyntaxies aussi claires et aussi nettes que chez Rana fusca. Tous ces faits prouvent à l'évidence que les matériaux formateurs du dos de l'embryon sont mis en place par la fermeture du blastopore, et que cette fermeture se fait dans le sens cranio-caudal (Schéma fig. 117). On donne généralement le nom de concrescence à ce processus de resserrement du blastopore vers son extrémité caudale. Le mot est juste et il n'aurait pas soulevé autant de critiques qu'il l'a fait, s'il n'avait été employé, il y a déjà de longues années, dans un sens assez différent. His, en se basant surtout sur l'étude des Téléostéens avait émis l'idée que l'embryon se constitue par soudure, par « concrescence », des deux moitiés, droite et gauche, du disque germinatif qui en enveloppant le vitellus se rejoignaient progressivement dans l'hémisphère opposé de l'œuf. Cette manière de voir était complètement inexacte : Henneguy l'a démontré à suffisance. Mais l'idée de His est restée liée au mot et lui a fait beaucoup de tort. Le mode de fermeture du blastopore tel que nous l'avons décrit, peut très bien être appelé concrescence, mais il n'a que des analogies très lointaines avec celui que His désignait sous ce nom. Une fois dissipée cette équivoque qui porte surtout sur un mot, bien des objections tombent (celles de Mac Bride par exemple) et l'accord devient aisé.

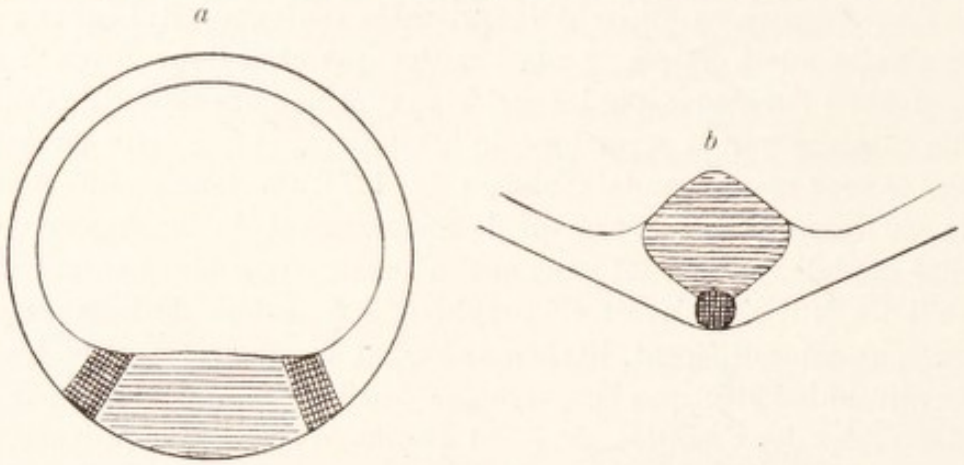
Mais on en a soulevé d'autres. On a dit (Eycleshymer, Helen D. King, Goodale, Assheton, etc.) que même chez les Amphibiens, où les faits sont les plus nets, la partie céphalique de l'embryon est préblastoporale, se forme dans le domaine de la voûte de la cavité de segmentation. Sans contester l'exactitude des faits sur lesquels ces auteurs s'appuient, on peut discuter l'interprétation qu'ils en donnent. Il n'est possible de mesurer exactement les rapports de l'embryon et de la voûte deutentérique que quand l'écusson médullaire est très précoce, et se marque avant qu'un allongement interstitiel n'ait troublé les rapports des parties. C'est le cas chez Rana fusca ; mais il est loin d'en être ainsi chez tous les Amphibiens. Chez l'Axolotl, chez Necturus, chez Bufo et chez bien d'autres encore, la voûte deutentérique s'est déjà allongée quand elle se différencie, et aucune conclusion solide n'est plus possible. Dans cette question comme dans toute autre, une observation positive prévaut sur de nombreuses observations négatives.

Si nous passons maintenant aux œufs à segmentation partielle des Sélaciens et des Téléostéens, l'interprétation que nous avons adoptée s'y trouve aussi appuyée par des faits expérimentaux très instructifs.

Nous avons vu que la portion embryogène du disque germinatif, celle où le blastopore virtuel deviendra réel, est une bande peu étendue, dont les parties latérales se rapprochent en convergeant derrière la partie médiane, à laquelle elles se soudent en même temps qu'elles se fusionnent entre elles. Le bouton embryonnaire d'un Sélacien ou d'un Téléostéen est donc formé d'une

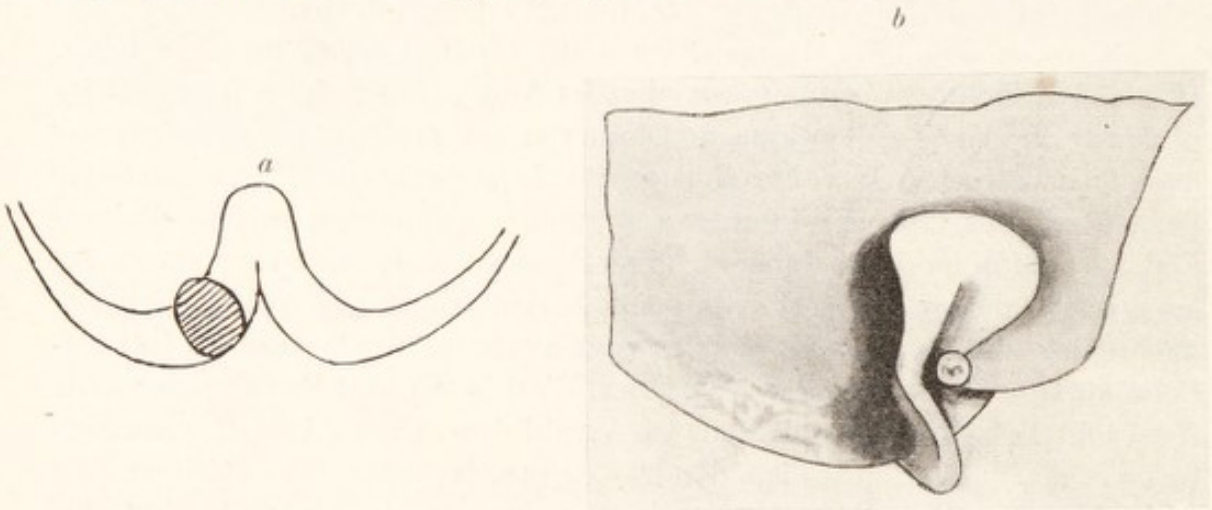
partie antérieure et médiane et de deux parties postérieures et latérales confondues entre elles. Nous avons assimilé ces trois parties respectivement à la lèvre craniale et aux lèvres latérales du blastopore d'un Amphibien (fig. 150 *a* et *b*).

La preuve que cette assimilation est juste est donnée par l'expérience sui-



Figures 150 a et b. — Evolution de la portion embryogène du blastopore chez la truite (d'après Kopsch) ; les parties latérales, quadrillées, se réunissent en un bouton terminal.

vante (Kopsch) : si l'on détruit avec un fin cautère l'une des parties latérales de la zone embryogène du blastopore virtuel à un stade très jeune (fig. 151 *a*), l'œuf continue de se développer, les parties restantes subissent leurs différen-



Figures 151 a et b. — Destinée de l'ébauche du lobe caudal d'un Sélacien (d'après Kopsch). En *a* le lobe est détruit au point hachuré ; en *b* résultat de l'opération après quelques jours (La figure *a* a été renversée ; en réalité la lésion a été faite à droite).

ciations normales et l'on obtient un embryon (fig. 151 *b*) dont l'extrémité céphalique est intacte, mais à qui il manque toute la moitié droite ou gauche du corps, selon que c'est le côté gauche ou droit qui a été détruit. Il se forme en somme un hémiembryon latéral, dont le repli cérébral transverse seul est complet. Semblable démonstration dispense de commentaires.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Bonne bibliographie dans le *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte* d'O. Hertwig, 9e édition, Iena, 1910. Notons spécialement, parmi les travaux parus alors et depuis lors : Assheton, *Quart. Journ. microsc. Sc.*, XXXVII, 1895. — Balfour. *Monographie des Sélaciens ; Quart. Journ. microsc. Sc.*, XX, 1880. — A. Brauer. *Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog.*, X, 1897. — Boeke. *Petrus Camper*, II, 1904 : *Verhdl. Konink. Akad.* Amsterdam, 1907. — A. Brachet. *Arch. biol*, XIX, 1903 ; *Anat. Anz.*, XXVII, 1905 ; *Zool. Jahrb.. Anat. u. Ontog.* Suppl., XV, 1912. — Brook. *Trans. roy. Soc.* Edinburgh, XXXIII. — Cerfontaine. *Arch. Biol.*, XXII, 1907. — Eycleshymer, *Journ. Morph.*, X, 1895 ; XIV, 1898. — Eycleshymer et Wilson. *Amer. Journ. Anat.*, V, 1906. — Goodale, *Amer. Journ. Anat.*, XII, 1912. — Götte. *Entwick. der Unke* Leipzig, 1875 ; *Entwick. der Flussneunauges.* Hambourg et Leipzig, 1890. — Hatschek, *Arb. zool. Inst.* Wien, IV, 1881. — Hatta. *Journ. Coll. Sc. Imper. Univ.* Tokio, XXI, 1907 ; *Annot. zool. Japon*, IX, 1915. — Henneguy. *Journ. Anat. et Phys*, XXIV, 1888. — O. et R. Hertwig. *Studien zur Blättertheorie*, Iena, 1883 ; *Die Cœlomtheorie.* Iena, 1881. — O. Hertwig. *Arch. mikr. Anat.*, XXXIX, 1892. — His. *Arch. Anat. und Physiol. Anat. Abt.*, 1878. — Houssay. *Arch. zool. exper. et gén.*, 2, VIII, 1890. — Huber. *Journ. Morph.*, XXVI, 1915. — Gr. Kerr. *Quart. Journ. micr. Sc.*, XLV, 1901 ; *Textbook of Embryology. Vertebrata.* Londres, 1919. — H. D. King. *Arch. Entw. Mech.*, XIII, 1901 ; *Amer. Natur.*, XXXVI, 1902. — Kopsch. *Verhdl. anat. Gesellsch*, 1895 et 1898 ; *Internat. Monat. Anat. u. Physiol.*, XVII, 1900 — De Lange jun. *Anat. Hefte*, XXXII, 1907 ; *Anat. Anz.*, XLII, 1912. — Lanzi, *Arch. ital. di Anat. e Embriol.*, VIII, 1909. — Legros, *Mitt. zool. Stat. Neapel*, XVIII, 1907. — Mac Bride, *Quart. Journ. microsc. Sc.*, LIV, 1910. — Moquin-Tandon. *Ann. Sc. nat. zool.*, 6, III, 1876. — Morgan. *Arch. Entw. Mech.*, XV, 1902 ; XVI, 1903 ; XVIII, 1904 ; XIX, 1905. — Morgan et Hazen. *Journ. Morph.*, XVI, 1900. — Nuel. *Arch. biol.*, II, 1881. — C. Rabl. *Morph. Jahrb.*, XV, 1889. — Rückert. *Anat. Anz.*, II, 1887 ; IV, 1889 ; *Festschrift Kupffer*, 1899. — Ruffini. *Anat Anz.*, XXXI, 1907 ; *Rassegna Sci. biol.*, I. 1919. — O. Schultze. *Zeitsch. wissench. Zool.*, XLVII, 1888. — Seeman, *Anat. Hefte*, XXXIII, 1907. — De Sélys-Longchamps, *Arch. biol.*, XXV, 1910. — Semon, *Zoolog. Forschungsreise*, 1901. — Sobotta, *Verhdl. anat. Gesell.*, 1896. — Sumner. *Memoirs Acad. Sc. New-York*, 1900. — Swaen. *Arch. biol.*, VII, 1886. — Van Bambeke. *Arch. biol.*, I, 1880. — Wintrebert. *C. R. Acad. Sc.* Paris, 1918.

CHAPITRE III

GASTRULATION ET FORMATION DE L'EMBRYON CHEZ LES AMNIOTES

Avec les Amniotes, nous atteignons le terme extrême des altérations que la gastrulation subit au fur et à mesure qu'on s'élève dans l'échelle des Vertébrés. Sans doute beaucoup d'entre elles sont encore dues, chez les Reptiles et les Oiseaux du moins, à l'énorme accumulation de deutoplasme nutritif qui s'est produite dans leurs œufs. Mais un œuf de Lézard a bien moins de jaune que celui d'un Sélacien et pourtant son développement se fait de façon toute différente. Il y a donc, à ces altérations nouvelles, d'autres causes, et nous ne pouvons les trouver que dans l'évolution phylogénétique ; elles puisent leur origine dans l'hérédité et rentrent dans le groupe obscur des facteurs historiques du développement.

Il n'est pas en notre pouvoir d'en préciser la nature exacte ; fidèle à la méthode que nous avons suivie jusqu'ici, nous chercherons à montrer que malgré la complexité des faits, les lois morphogénétiques qui président à la formation de l'embryon aux dépens de la blastula sont les mêmes chez les Amniotes et chez les Anamniotes et nous nous efforcerons de faire saisir sous quelles modalités elles exercent leur action.

Pour ces raisons mêmes et aussi parce que l'homme étant un Amniote, l'embryologie de ceux-ci éclaire l'embryologie humaine, on a consacré aux premières phases du développement des Reptiles, des Oiseaux et surtout des Mammifères, un nombre très considérable de travaux, et la liste des auteurs à citer est longue : chez les Reptiles, Balfour dont le nom revient dans tous les chapitres importants de l'embryologie des Vertébrés, puis Strahl, Weldon, Mitsukuri, Mehnert, Will, Schauinsland, Wenkebach, O. Hertwig, d'autres encore ; chez les Oiseaux, objet d'études qui fut fort en vogue, von Baer qui fonda l'embryologie des Amniotes, Gasser, Koller, Mathias Duval dont les recherches furent fondamentales, Assheton, K. Nowak, O. Hertwig, Patterson ; chez les Mammifères, Bisschof, Kölliker, Ed. Van Beneden dont l'action fut grande sur la direction des idées, Hubrecht, Rauber, Heape, Mathias Duval, Bonnet, Keibel, Assheton, C. Rabl, Sobotta, Mac Clure et bien d'autres ; chez les Monotrèmes Wilson et Hill ; chez les Marsupiaux Hill et Hartmann.

De cet énorme labeur, sont sortis beaucoup de faits, et aussi beaucoup de théories ; celles d'Ed. Van Beneden et de C. Rabl ; d'O. Hertwig ; de Hubrecht, Keibel et Assheton ; de Mathias Duval. Chacune d'elles, comme il arrive souvent, contient une part de vérité que nous nous efforcerons de dégager ; mais de cet ensemble de connaissances, il ressort que des trois groupes qui composent les Amniotes, ce sont les Reptiles qui offrent les dispositions les plus simples et les plus claires, et qu'à bien des points de vue les Mammifères se rapprochent beaucoup plus d'eux que des Oiseaux. Aussi, est-ce leur étude que nous aborderons d'abord.

REPTILES

On se rappelle qu'à la fin de la segmentation, le disque germinatif des Reptiles, comme celui des Oiseaux, est formé d'une couche superficielle de cellules plus ou moins régulièrement rangées en un épithélium ; elle est en continuité par sa face profonde avec des amas ou des traînées de cellules arrondies ou irrégulières baignant dans le liquide albumineux, chargé de sphères vitellines et de détritus deutoplasmiques, qui occupe la place de la cavité de segmentation. Marginalement, le disque repose sur le deutoplasme au niveau du rempart germinatif ; là de nombreuses cellules continuent à se délimiter autour des noyaux dont ce rempart est parsemé et qui prolifèrent abondamment (fig. 87).

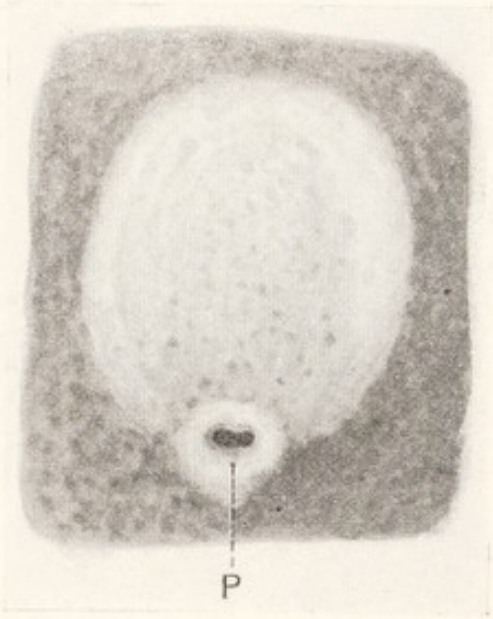


Figure 152. — Disque germinatif de Chelonia caouana (d'après Mitsukuri). *P*, plaque primitive.

Le disque germinatif ainsi constitué s'étend en surface ; il s'accroît, et en même temps la deutoplasmolyse se poursuit aussi, en direction excentrique, de façon à augmenter la cavité, d'origine complexe, à laquelle nous avons conservé le nom de cavité de segmentation. Les cellules qui le composent prolifèrent ; en direction marginale, le bourrelet germinatif poursuit son mouvement enveloppant, et le bord du disque se prolonge, progressivement, au delà des limites de la cavité de segmentation, en s'étalant à la surface du deutoplasme qui se recouvre ainsi d'une couche cellulaire continue. Pour se rendre exactement compte des faits qui vont se dérouler, l'étude des disques germinatifs de plus en plus âgés, vus *in toto* par leur face superficielle est indispensable (fig. 152, 153). Le centre d'un disque jeune, avant que toute différenciation se produise, apparaît comme une tache blanchâtre, circulaire ou plus généralement ovalaire ; c'est la région occupée, dans la profondeur, par la cavité de segmentation. Sur son pourtour elle se continue dans une bande marginale, limitée elle-même

par le rempart germinatif qui en occupe l'extrême bord et qui se détache mal du vitellus sous-jacent ; les cellules du disque reposent là en effet directement sur lui et sont étalées en lame mince. La partie centrale, ou écusson embryonnaire, est comme on va le voir la région où apparaîtra l'embryon ; nous donnerons le nom de zone d'enveloppement à la bande annulaire qui l'entoure (zone pellucide des anciens embryologistes).

Bientôt à l'une des extrémités de l'ovale de l'écusson embryonnaire, qui correspond très probablement à la partie du disque en segmentation où les blastomères étaient plus petits et plus nombreux (V. fig. 83) une plaque circulaire apparaît ; elle semble due à un épaississement localisé du blasto-

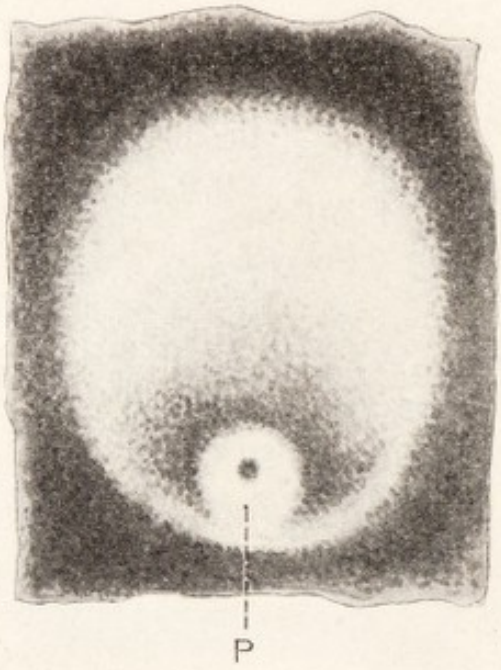


Figure 153. — Disque germinatif de Lacerta muratis (d'après O. Hertwig). Stade plus avancé que fig. 152. *P*, plaque primitive.

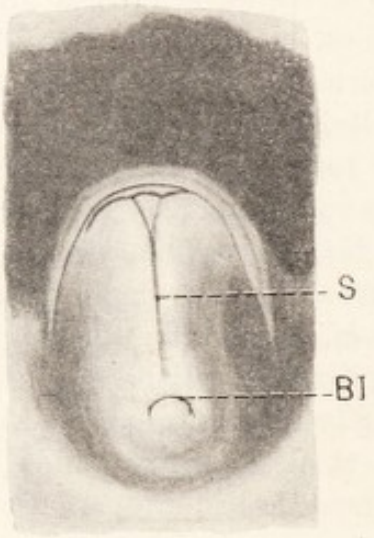


Figure 154. — Ecusson embryonnaire de Chelonia caouana (d'après Mitsukuri). *Bl*, entrée du canal blastoporal ; *S*, sillon médian de l'ébauche médullaire.

disque ; en arrière et latéralement, elle est entourée par les parties correspondantes de la zone d'enveloppement. Par analogie avec une formation semblable d'aspect décrite par M. Duval chez les Oiseaux, on lui a donné le nom de plaque primitive (Will ; nœud primitif de Mehnert et d'autres auteurs). Très rapidement elle se déprime en son centre en une fossette relativement profonde (fig. 152). Un peu plus tard, l'écusson embryonnaire s'étend considérablement par tout son pourtour ; il envahit progressivement les parties avoisinantes de la zone d'enveloppement, pendant que cette dernière, poursuivant sa course, revêt, en direction centrifuge, des parties de plus en plus éloignées du jaune. Mais, fait très caractéristique, la plaque primitive, de marginale qu'elle était par rapport à l'écusson, devient centrale en ce sens qu'elle est complètement incorporée à ce dernier, dont elle occupe la partie postérieure (fig. 153). Les stades qui suivent immédiatement n'ont guère d'in-

térêt général et nous nous bornerons à dire que l'écusson embryonnaire ne s'agrandit plus tandis que la zone d'enveloppement s'étend, elle, à des parties de plus en plus éloignées du jaune, qu'elle finit par revêtir complètement. A ce point de vue les faits sont exactement tels que nous les avons décrits chez les Sélaciens, et nous y renvoyons le lecteur. La plaque primitive conserve aussi sa position, la fossette superficielle apparaît comme l'ouverture extérieure d'un canal profondément situé ; elle s'étale en une fente transversale dont les parties latérales se reploient en fer-à-cheval (fig. 154). L'aspect est exactement celui d'un blastopore entourant un bouchon vitellin, mais qui serait dépourvu de lèvre caudale. Cependant à un moment donné, en avant de la plaque primitive, un sillon médian parcourt tout l'écusson embryonnaire et se bifurque en avant en deux branches transversales ; sur le côté deux plaques se soulèvent : c'est la première apparence du dos de l'embryon que dessine ainsi l'écusson médullaire.

Il résulte de cette description : *a*) que la plaque primitive est une des ébau-

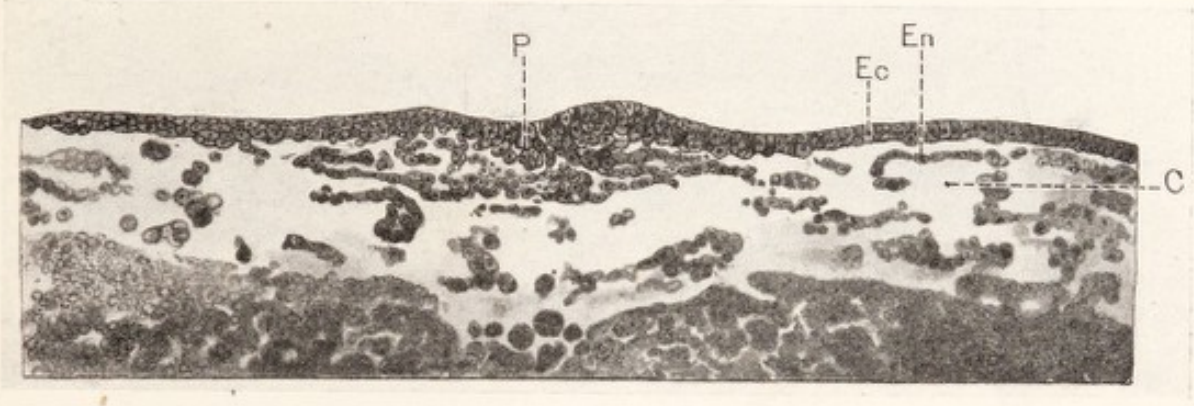


Figure 155. — Partie de coupe d'un disque germinatif de couleuvre (d'après O. Hertwig). *C*, cavité sous-germinale ; *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste vitellin ; *P*, plaque primitive.

ches primaires de l'embryon ; *b*) qu'elle prend à un moment donné la forme et l'aspect d'un blastopore ; *c*) que dès le moment où elle devient perceptible, elle n'est pas marginale mais bien située entre l'écusson embryonnaire et la zone d'enveloppement ; *d*) que cette zone d'enveloppement se comporte exactement comme le fait, chez les Sélaciens et les Téléostéens, toute la partie non embryogène du blastopore qui reste virtuelle jusqu'au bout. Dès lors l'idée vient immédiatement à l'esprit que la plaque axiale a la même valeur morphogénétique que la portion embryogène, réelle, du blastopore des Anamniotes à segmentation partielle.

Cette interprétation va être consacrée par l'examen d'une série de coupes microscopiques pratiquées sur des disques embryonnaires aux stades qui viennent d'être passés en revue (fig. 155, 156).

En même temps que le disque germinatif et la cavité de segmentation s'étendent, une orientation régulière et progressive des cellules se produit ; les plus superficielles se rangent en un épithélium cylindrique, nettement différencié des couches profondes, formées de cellules encore irrégulières, globu-

leuses, disposées en îlots, en traînées ou en amas (fig. 83 et 155). Nous appellerons encore ce clivage « gastruléen » ; les deux strates qu'il sépare, sont respectivement l'ectoblaste et l'entoblaste, et le processus lui-même, par les conséquences qu'il provoque, est une gastrulation (O. Hertwig, Hubrecht, etc.). Dans la zone d'enveloppement, ou plus exactement à son pourtour, le long du rempart germinatif, les deux feuillets primaires de la gastrula se remettent en continuité. Dès ce moment le rempart germinatif est un vrai blastopore virtuel, un bord d'enveloppement, strictement homologue à celui des Sélaciens ; mais à l'extrémité postérieure de l'écusson embryonnaire, là où se voit, en surface, la plaque primitive, le clivage gastruléen ne se produit pas non plus ; en ce point, enclavé entre l'écusson embryonnaire et la zone d'enveloppement, l'ectoblaste et l'entoblaste restent en continuité. *La plaque primitive, à ses premiers stades, répond donc à la définition d'un blastopore vir-*

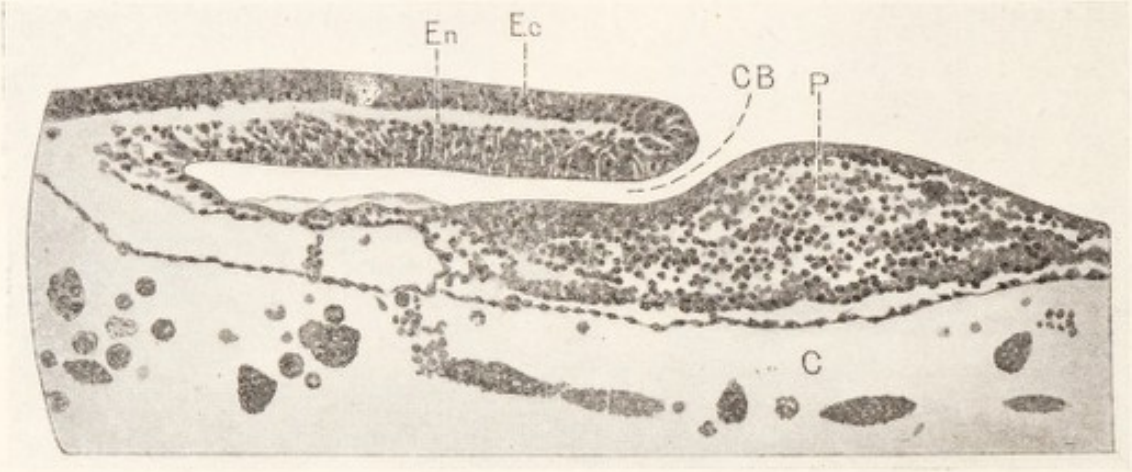


Figure 156. — Coupe longitudinale de la plaque primitive et de son prolongement céphalique chez la couleuvre (d'après O. Hertwig). *C*, cavité sous-germinale ; *CB*, canal blastoporal ; *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste vitellin ; *P*, plaque primitive.

tuel. Elle apparaît comme un prolongement du blastopore d'enveloppement, invaginé d'arrière en avant et qui tend à s'isoler du reste (fig. 155 et 83). En outre, l'entoblaste, à ce niveau, est beaucoup plus épais et plus compact qu'ailleurs ; toutes les cellules sont en voie d'active prolifération : la plaque primitive se présente comme une région essentiellement formative.

Avant qu'elle ne se complique, l'entoblaste, dans les régions où il s'est complètement séparé de l'ectoblaste, achève de se constituer. Une rangée de cellules, discontinue d'abord, régulière ensuite (fig. 156), vient s'appliquer sous l'ectoblaste en une couche formant un feuillet au sens propre du mot. Sous elle, se trouve la cavité de segmentation, toujours remplie de liquide albumineux, de traînées de cellules entoblastiques dont beaucoup dégénèrent, de globes vitellins nucléés ou non. Mais sa voûte est maintenant formée de deux feuillets ; elle est une cavité gastruléenne et non plus blastocélienne ; on lui donne dès ce moment le nom, purement topographique, de cavité sous-germinale. En fait, elle n'est qu'un espace où le deutoplasme subit les premières transformations nécessaires à son utilisation par l'embryon. Au

contact de ce milieu extrêmement riche en matériaux nutritifs, les cellules entoblastiques, rangées en feuillet continu, se chargent de deutoplasme, apparaissent claires, remplies de grains brillants ; d'où le nom d'entoblaste vitellin, donné habituellement à la lame cellulaire qui limite immédiatement la cavité sous-germinale.

Reprenons maintenant l'histoire de la plaque primitive ; l'extension centrifuge de la zone d'enveloppement l'a, nous l'avons vu, isolée en une sorte d'îlot dans la partie postérieure de l'écusson embryonnaire (fig. 153). Bientôt elle se déprime en une fossette ; les éléments qui la composent prolifèrent et sous forme de traînées continues, s'étendent au delà d'elle, sur tout son pourtour, en avant, latéralement et en arrière entre l'ectoblaste et l'entoblaste qu'ils décollent en s'interposant entre eux (fig. 155). Les expansions latérales et postérieures, peu importantes d'ailleurs à ce stade, ne nous arrêteront pas en ce moment et nous aurons à y revenir quand nous traiterons du développement du mésoblaste. Mais en avant (fig. 156), l'expansion prend la forme d'une large invagination, qui s'insinue dans le plan médian sagittal et par-

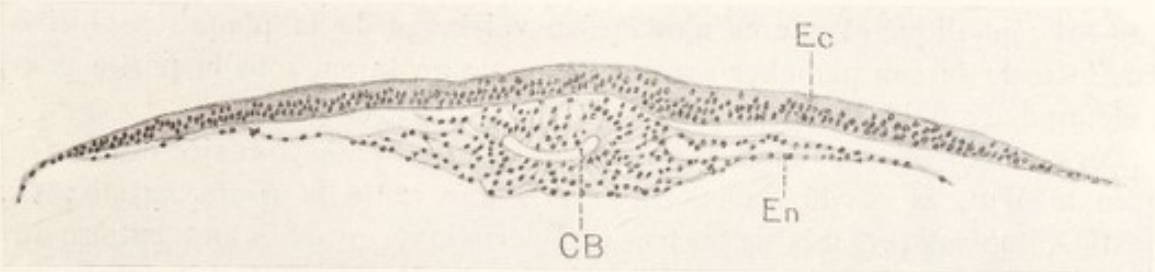


Figure 157. — Coupe transversale de l'écusson embryonnaire de Chrysemys marginata, passant par le canal blastoporal CB. *En*, entoblaste vitellin ; *Ec*, ectoblaste.

court presque toute l'étendue de l'écusson embryonnaire. Elle est creusée d'un large canal qui s'ouvre à l'extérieur au niveau de la plaque primitive et se termine en cul-de-sac en avant. Sa voûte, formée de plusieurs couches de cellules lâchement unies, se réfléchit en arrière dans l'ectoblaste ; son plancher, adjacent à l'entoblaste vitellin, se continue dans les couches moyennes et profondes de la plaque primitive. On a donné à cette invagination, connue depuis longtemps (Kupffer, Strahl, Mitsukuri, Will, etc.), le nom de prolongement céphalique. Nous lui conserverons ce nom, de préférence à d'autres qui impliquent une interprétation des faits partiellement inexacte (ébauche archentérique d'Ed. Van Beneden, saccule mésoblastique d'O. Hertwig, invagination gastruléenne de beaucoup d'auteurs). Pour des raisons faciles à prévoir, mais qui se dégageront bientôt pleinement, nous donnerons le nom de *canal blastoporal* à la cavité qui parcourt le prolongement céphalique. En coupe transversale (fig. 157), on voit que cette cavité est légèrement étalée dans le sens transversal, aplatie dans le sens dorso-ventral.

En même temps qu'il s'allonge, le prolongemnt céphalique se soude, par sa face inférieure, à l'entoblaste vitellin (fig. 157). Quand cette soudure s'est faite sur toute sa longueur, son plancher d'abord épais et pluristratifié, s'étire en son milieu, s'amincit, et se réduit à une mince traînée cellulaire

(fig. 158) qui se rompt bientôt. En même temps, ses parois se déploient, s'étalent horizontalement en une plaque assez épaisse de cellules lâchement unies entre elles (fig. 159). Le canal blastoporal se trouve dès lors incorporé à la cavité germinale ; ses parois déployées forment sous l'ectoblaste de l'écusson embryonnaire, la voûte de cette cavité ; et cet entoblaste, que nous appellerons blastoporal en raison de ses origines, se trouve intercalé dans l'entoblaste vitellin, issu du clivage gastruléen. En coupe sagittale (fig. 160) on remarque que ce processus commence à l'extrémité antérieure du prolon-

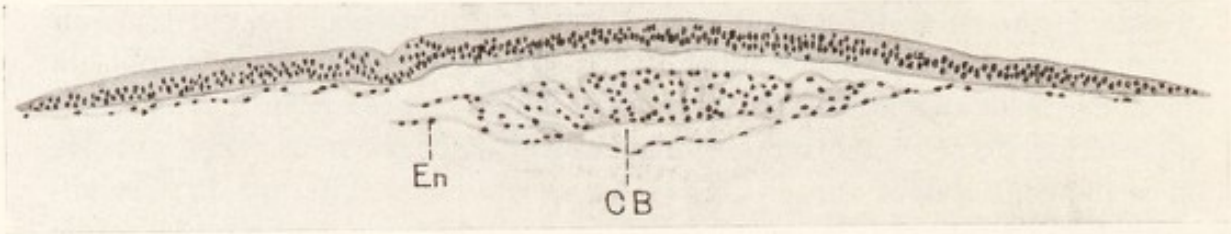


Figure 158. — Stade un peu plus avancé que fig. 153 ; le plancher du canal s'étire.

gement céphalique et que ce n'est qu'au voisinage de la plaque primitive que le reste de son plancher s'avance, comme un talon, sous la partie postérieure de l'entoblaste blastoporal.

Dès ce moment, dans toute l'étendue de l'écusson embryonnaire et dans le plan médian, la cavité sous-germinale a une voûte de néoformation ; sa partie entoblastique, très nette, très caractéristique, procède tout entière du prolongement céphalique et est formée par le déploiement des parois du canal notochordal. Grâce à l'ouverture du canal que ce déploiement produit, la cavité sous-germinale, se comportant comme le deutentéron des Anam-

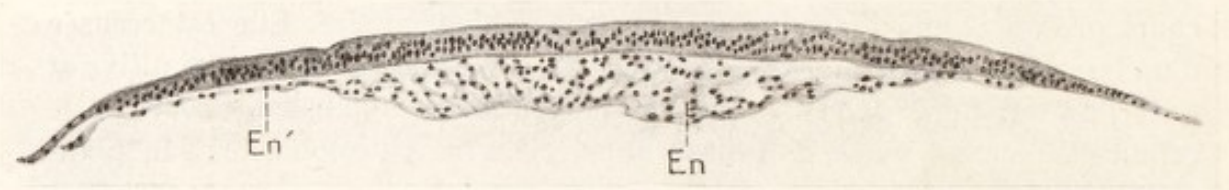


Figure 159. — Chrysemys. Canal blastoporal ouvert dans la cavité sous-germinale. *En*, entoblaste deutentérique ; *En'*, entoblaste vitellin.

niotes, s'ouvre à l'extérieur par la fente en fer à cheval dont est creusée la plaque primitive. Dès lors on est autorisé à donner aussi le nom de *voûte deutentérique* à toute cette région, à la surface externe de laquelle se dessine plus tard l'ébauche du système nerveux et où se différencieront, comme nous le verrons plus loin, la chorde dorsale, les portions segmentées du mésoblaste, et une partie de la paroi du tube digestif définitif.

La plaque primitive et son prolongement céphalique jouent donc, dans le développement de l'embryon, exactement le même rôle que la portion embryogène du blastopore des Sélaciens, des Téléostéens, et d'une façon générale des Anamniotes, c'est-à-dire que la partie du blastopore virtuel qui devient réelle et se ferme par concrescence de ses lèvres. Nous avons vu plus haut

que la plaque primitive des Reptiles, à ses débuts, n'est qu'une partie localisée et spécialisée du blastopore virtuel. Quand cette plaque se déprime, puis s'invagine, c'est que ce blastopore virtuel devient réel ; et le long prolongement céphalique qui se forme à ses dépens n'est, tout comme la fermeture du blastopore réel des Anamniotes, que la mise en place, en une voûte deutentérique, des matériaux d'où naîtront par différenciations les organes axiaux de l'embryon. On retrouve donc chez les Reptiles, sous une forme obscurcie et compliquée, les traces de tous les processus que nous avons reconnus jusqu'ici : clivage gastruléen, formation d'un blastopore virtuel — dont une partie devient réelle et embryogène, tandis que l'autre achève la gastrulation en enveloppant le deutoplasme d'une couche continue — et enfin formation d'une voûte deutentérique.

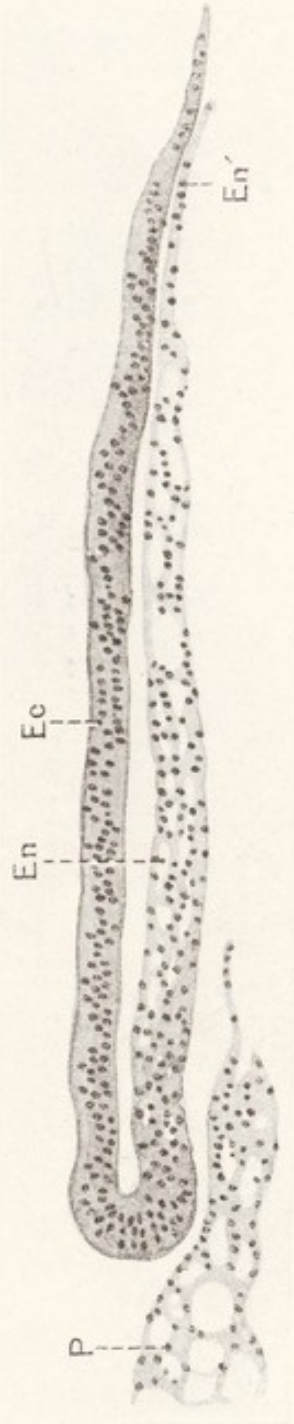


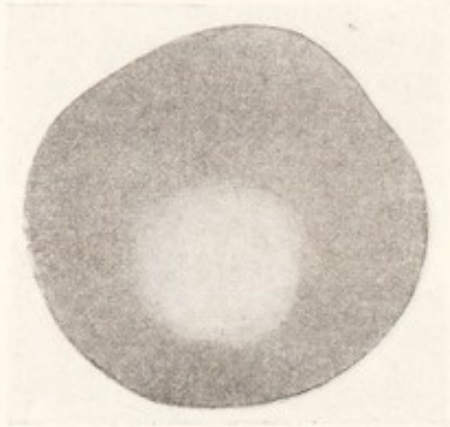
Figure 160. — Chrysemys. Coupe sagittale d'écusson embryonnaire au même stade que fig. 159. *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste deutentérique ; *En'*, entoblaste vitellin ; *P*, plaque primitive.

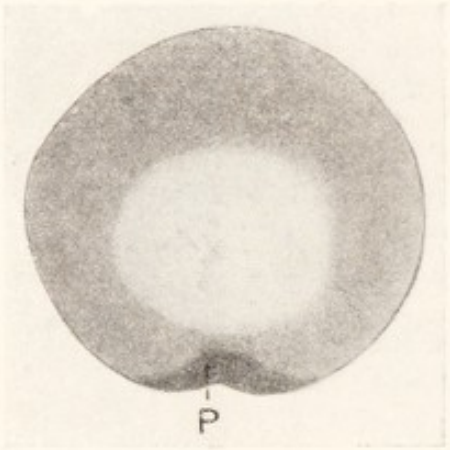
OISEAUX

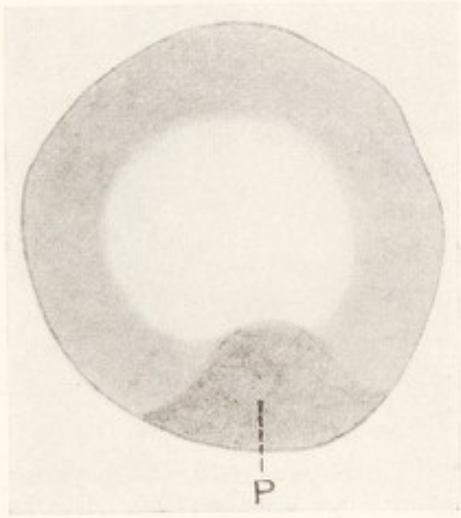
Historiquement, l'embryologie des Oiseaux fut connue avec suffisamment de détails bien avant celle des Reptiles, et l'œuf de poule a été longtemps l'objet d'élection des chercheurs. C'est à son propos que von Baer a, pour la première fois, parlé de feuillets, et le mot s'est conservé jusqu'à nous.

Il y a de longues années, à une époque où les connaissances en embryologie comparée étaient encore très fragmentaires, Mathias Duval, dans un remarquable travail, avait cherché à établir les homologies qui doivent exister entre les premières phases du développement des Oiseaux et des Vertébrés inférieurs, spécialement des Amphibiens. On ne savait alors presque rien de l'embryologie des Reptiles, et fort peu de chose de celle des Mammifères. Les observations de Duval étaient, pour l'époque, un trait de lumière, et elles furent longtemps classiques. Puis, les idées se modifièrent ; l'étude des Mammifères, ardemment poursuivie, et les travaux de K. Nowak, Schauinsland, O. Hertwig, Assheton sur les embryons d'Oiseaux, firent tomber dans l'oubli les recherches de l'embryologiste français. Sort immérité, car à côté de certaines erreurs inévitables, il y a dans l'œuvre de M. Duval un

noyau parfaitement sain et que nous avons largement utilisé au paragraphe précédent. Les faits sur lesquels il appuyait son interprétation et qui avaient été contestés, viennent en effet d'être confirmés dans tout ce qu'ils ont d'essentiel. Dans une étude récente, très minutieuse, de l'œuf du pigeon, exécutée en combinant l'examen sur le vivant et sur des coupes microscopiques avec la méthode des destructions de parties déterminées de disque germinatif, J. T. Patterson a figuré des dispositions qui sont incontestablement celles que M. Duval avait eues sous les yeux. Sans doute Patterson a-t-il fait connaître de nouveaux détails, et son interprétation s'écarte-t-elle, à certains points de vue, de celle de Duval. Il importe peu ; les *faits* décrits par Duval et par Patterson deviennent utilisables et reprennent toute leur valeur. On peut donc les introduire dans une description d'ensemble et les interpréter à la lumière des idées modernes.







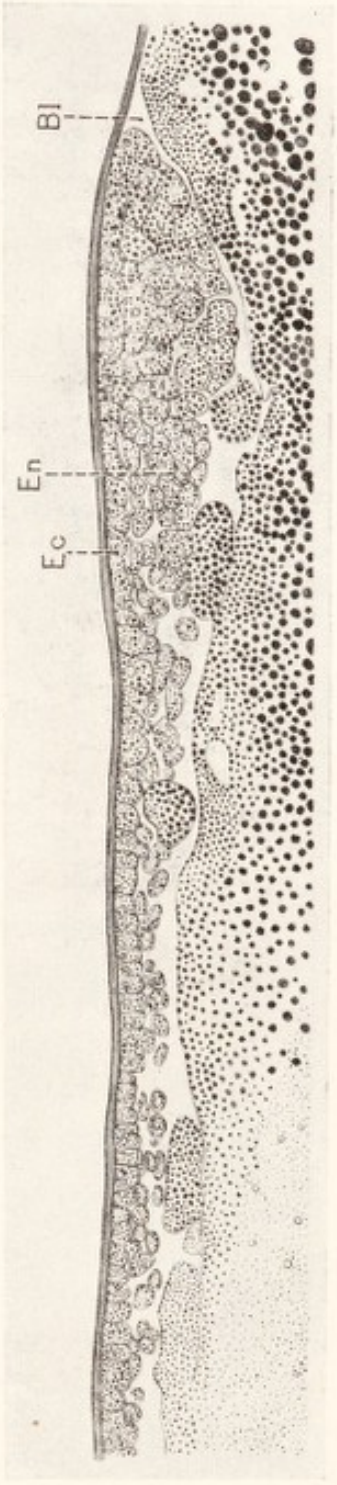
Figures 161, 162 et 163. — Trois stades de l'évolution du disque germinatif de l'œuf de pigeon avant la ponte (d'après Patterson). *P*, plaque primitive (?).

Nous connaissons le disque germinatif d'Oiseau à la fin de la segmentation ; il ressemble fort à celui d'un Reptile et les débuts de sa croissance sont les mêmes : agrandissement de la cavité de segmentation par deutoplasmolyse, extension en surface, etc. Nous ne pourrions que répéter ici ce que nous avons exposé au paragraphe précédent.

Mais l'examen des disques vus en surface, pris sur des œufs à de jeunes stades non encore pondus, révèle des faits intéressants (fig. 161 à 163). Le disque est d'abord entièrement sombre, puis quand la cavité qu'il renferme s'est suffisamment agrandie, une zone plus claire y apparaît excentriquement. Nous pourrons l'appeler ici aussi l'écusson embryonnaire (zone pellucide des anciens auteurs). Elle est entourée de toutes parts d'une bande plus sombre (aire opaque des anciens auteurs), plus épaisse en avant et qui n'est que la reproduction, chez l'Oiseau, de la zone d'enveloppement de l'œuf des Reptiles (fig. 161).

Bientôt, postérieurement, la portion la plus étroite de cette zone s'assom-

brit encore suivant une bande arquée (croissant de Duval et de Koller) ; c'est dû à un épaississement du bord du disque germinatif (fig. 162) composé dans cette région d'un nombre plus considérable de couches cellulaires que partout ailleurs. La partie épaissie a la forme d'un croissant, à concavité antérieure. Cet aspect s'exagère et en même temps, dans la zone la plus large du croissant, le bord du disque s'échancre légèrement (fig. 162) et au niveau de cette échancrure, s'arrondit et se soulève un peu, en se décollant du deutoplasme sous-jacent (fig 164 *a*). Il semble qu'il a formé là une sorte de lèvre blastoporale qui est le siège d'une prolifération cellulaire active. Puis toute trace d'échancrure disparaît, le bord marginal du disque redevient régulièrement circulaire, mais la zone sombre, épaissie, s'est agrandie ; elle paraît s'être concentrée vers le plan médian et se projette en avant en entamant un peu le disque embryonnaire. Toutes ces transformations qui ont lieu dans l'œuf tubaire se sont succédées en très peu d'heures (fig. 163). Au moment de la ponte, d'après Patterson, le bord du disque s'est largement étalé déjà, la tache sombre a disparu, et il ne subsiste aucune trace extérieure des processus qui se sont passés. Sur l'écusson embryonnaire on ne constate plus aucune différenciation ; nous verrons dans un instant qu'il n'en est pas ainsi pour Duval.



Figures 164 a et b. — Coupe sagittale d'un disque germinatif de pigeon au stade de la fig. 162 ou 163 (d'après Patterson). *a*, région de la plaque primitive ; *b*, région du bord d'enveloppement ; *Bl*, blastopore réel (?) ; *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste ; *R*, rempart germinatif.

Sur des coupes, ces aspects s'expliquent assez aisément. Il se produit, comme chez les Reptiles, un clivage gastruléen amenant la formation d'un ectoblaste et d'un entoblaste ; la plupart des éléments de ce dernier se disposent en une couche d'entoblaste vitellin à la face profonde de l'épiblaste, formant d'autre part la voûte d'une vaste cavité sous-germinale. Comme chez les Reptiles, le clivage s'arrête au voisinage du bourrelet germinatif qui se

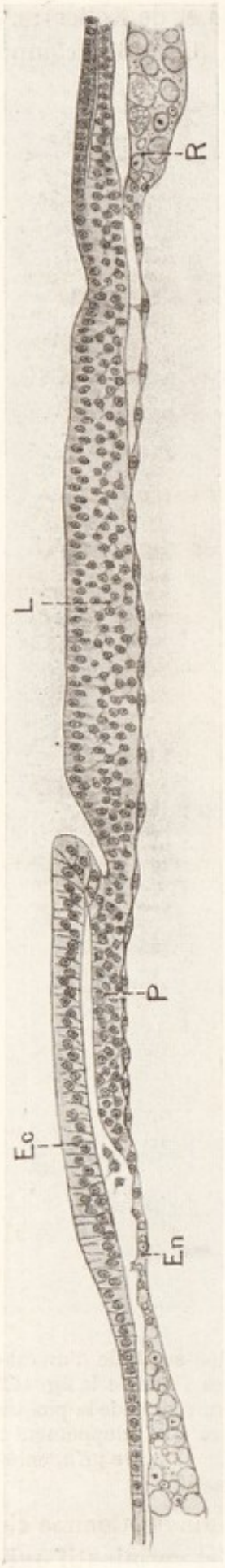


Figure 165. — Coupe sagittale d'un écusson embryonnaire de poulet (d'après R. Bonnet). *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste vitellin ; *L*, ligne primitive ; *P*, prolongement céphalique ; *R*, bourrelet entodermo-vitellin.

comporte comme un blastopore virtuel. A ces points de vue, les faits ne diffèrent que par des détails de ce qu'ils sont chez les Reptiles et il n'y a pas lieu d'insister. L'entoblaste vitellin n'est pas le même partout : épais dans une moitié du disque, il est mince et discontinu dans l'autre (fig. 164 *a* et *b*). La partie la plus épaisse est précisément celle où apparaît la plaque sombre et l'échancrure marginale du disque dont il a été question plus haut, et où le bord a une tendance à se soulever au-dessus du deutoplasme. Ce point, pour Duval, est un point de concentration vers le plan médian des parties situées immédiatement à droite et à gauche de lui. Il se passerait là, très exactement, ce que nous avons vu se produire dans la portion embryogène du bord du disque germinatif des Téléostéens (fig. 150) pour aboutir à la formation du bouton embryonnaire. Il semble bien, d'après les figures 161 à 163, qu'il en soit réellement ainsi, et que la large tache sombre (fig. 163) soit un lieu de prolifération et de déplacements cellulaires actifs, où ecto-et entoblaste encore confondus préparent d'importants processus embryogènes. Cette tache, en d'autres termes, serait exactement semblable à la plaque primitive des Reptiles. Chez ces derniers, elle est rapidement et totalement incorporée à l'écusson embryonnaire ; or c'est exactement ce que M. Duval avait cru observer chez les Oiseaux. Toutefois les travaux récents de O Hertwig, de K. Nowak et spécialement de Patterson semblent témoigner d'une plus grande complexité des faits. A des stades plus avancés, en effet, dans les premières heures qui suivent la ponte, il n'y a plus de plaque primitive — O. Hertwig et d'autres disent qu'elle n'a jamais existé — ; l'écusson embryonnaire s'est fort étendu, mais il est régulièrement formé partout de deux feuillets bien délimités, et l'entoblaste, discontinu d'abord dans sa partie antérieure, s'est complété par émigration de cellules venues du voisinage.

Quoi qu'il en soit, après une douzaine d'heures d'incubation, dans l'aire transparente ou écusson embryonnaire et soit en son milieu soit plus près de son bord, apparaît une nouvelle plaque (Voir fig. 173 à 176, qui représentent les mêmes formations chez les Mammifères) qui ne tarde pas à s'al-

longer en une mince bande traversant l'écusson selon son grand axe. C'est la ligne primitive (fig. 173) déjà bien connue des anciens embryologistes. Elle est le résultat d'un épaississement linéaire de l'ectoblaste, qui déprime l'entoblaste vitellin sous-jacent. Elle se creuse bientôt d'un léger sillon primitif, tout superficiel et qui, à son extrémité antérieure, s'approfondit en une fossette. Elle prend donc l'aspect extérieur d'une plaque primitive de Reptile, mais considérablement étirée en longueur. L'analogie entre les deux formations s'accentue encore quand, de l'extrémité antérieure de la ligne primitive, part un prolongement céphalique qui décolle les deux feuillets primaires et se glisse entre eux jusqu'au pourtour antérieur de l'écusson embryonnaire (fig. 165). En règle générale, il reste plein chez les Oiseaux ; dans de rares cas seulement (moineau, vanneau, etc.), il se creuse dans sa partie initiale d'un court canal blastoporal. Mais par toute sa face profonde il se soude à l'entoblaste vitellin sous-jacent et cette soudure se propage d'avant en arrière jusqu'à la ligne primitive elle-même. Le tissu du prolongement céphalique s'intercale ainsi dans l'entoblaste vitellin au-dessus de la cavité sous-germinale et constitue dès lors, comme chez les Reptiles bien que par un processus un peu différent, une voûte deutentérique.

Quant à l'évolution ultérieure de la ligne primitive, elle est la même que chez les Mammifères et nous l'étudierons chez ces derniers.

Il résulte de cette description que la gastrulation et la formation du deutentéron chez les Oiseaux se ramèneraient sans grandes difficultés à celles des Reptiles, s'il était démontré que la plaque primitive fugace des œufs dans l'oviducte devient la plaque et la ligne primitives des œufs incubés. Nous avons déjà signalé que M. Duval croyait avoir observé cette relation, mais que son observation n'a pas reçu, jusqu'ici, de confirmation suffisante. Dans ces conditions, et en attendant que des recherches nouvelles tranchent définitivement la question, on doit considérer simplement comme probable, l'identité morphogénétique de ces formations dont l'évolution, pour des raisons encore ignorées, se ferait en deux étapes, séparées par un temps de latence.

MAMMIFÈRES

I. Marsupiaux. — Il n'y a que peu de chose à en dire parce qu'on ne connaît encore que les stades qui succèdent immédiatement à la segmentation (Hill, Hartmann). L'œuf, alors, est une vésicule creuse délimitée par une rangée unique de cellules plates, un peu plus petites et plus claires dans l'hémisphère supérieur ou embryonnaire futur (fig. 96).

Cette vésicule commence par s'accroître ; elle atteint, chez Dasyurus jusque 5 millimètres de diamètre. A ce moment, au pôle supérieur et dans son voisinage, les cellules se montrent un peu épaissies, cubiques ou presque cylindriques (fig. 166). Parmi elles, il en est qui se distinguent par un aspect plus sombre ; elles sont disséminées sans ordre apparent. On les voit alors se dégager d'entre leurs voisines et, se déplaçant par mouvements amiboïdes, s'étaler à la face profonde de la paroi vésiculaire, en une couche d'abord discontinue,

puis continue. Dès ce moment, et dans cette région, l'embryon est devenu didermique ; il est composé d'un ectoblaste et d'un entoblaste. Ce dernier, en proliférant, finit par s'étendre dans les deux hémisphères.

Telles sont les dispositions décrites par Hill et Hartmann ; on ne connaît rien encore jusqu'ici des phases ultérieures du développement. Il est certain qu'il doit apparaître, à un moment donné, une ligne primitive avec son prolongement céphalique, mais on ignore encore à quel moment et selon quelle modalité.

Quoi qu'il en soit, il est incontestable que la formation de l'entoblaste chez les Marsupiaux n'offre aucun caractère primitif et est, en somme, assez analogue à celle des Placentaires. Aussi est-il extrêmement probable que les Marsupiaux, dont la segmentation est si curieuse, si remarquable et aussi si



Figure 166. — Formation de l'embryon didermique des Marsupiaux (Perameles) (d'après J.-P. Hill). *Ec*, ectoblaste ; *En*, cellules-mères de l'entoblaste.

aberrante, se développent, dans les phases ultérieures, comme des Mammifères placentaires quelconques.

II. Monotrèmes. — On en connaît très mal la segmentation et on n'est guère mieux informé sur les premiers stades de la gastrulation. L'œuf d'Ornithorhynque est d'ailleurs très difficile à préparer et à étudier. Wilson et Hill, à qui nous devons tout ce que nous savons de son développement, ont vu le stade didermique, formé d'un ectoblaste et d'un entoblaste vitellin qui se délimitent probablement comme chez les Marsupiaux. Plus tard, en un point déterminé, l'ectoblaste prolifère par sa face profonde (fig. 167) et il se constitue, comme chez les Oiseaux et les Placentaires, une ligne primitive très longue et dont les connexions génétiques avec une plaque primitive préalable (au sens où l'entend M. Duval) n'ont pu être établies. De cette ligne primitive, part en avant un prolongement céphalique, creusé d'un canal blastoporal. Il affecte, sur des coupes transversales (fig. 168, comparer avec fig. 157), des caractères reptiliens tout à fait remarquables. Sa cavité est largement étalée dans le sens transversal, sa voûte et son plancher sont épais, formés de cellules cylindriques.

Comme chez les Reptiles, il se soude par le bas à l'entoblaste vitellin, puis sa paroi inférieure se déploie à droite et à gauche et toute la substance du prolongement céphalique, étalée en lame épithéliale, s'intercale dans l'entoblaste vitellin. L'aspect devient exactement celui de la voûte deutentérique des Reptiles et il se réalise par des processus analogues ; tout permet donc de conclure à une véritable homologie.

Ce qu'il y a de remarquable dans ce développement, qui ne nous est d'ail-

leurs pas encore connu dans tous ses détails, c'est que les Monotrèmes sont pourvus d'une longue ligne primitive, comme les Oiseaux et les Mammifères,

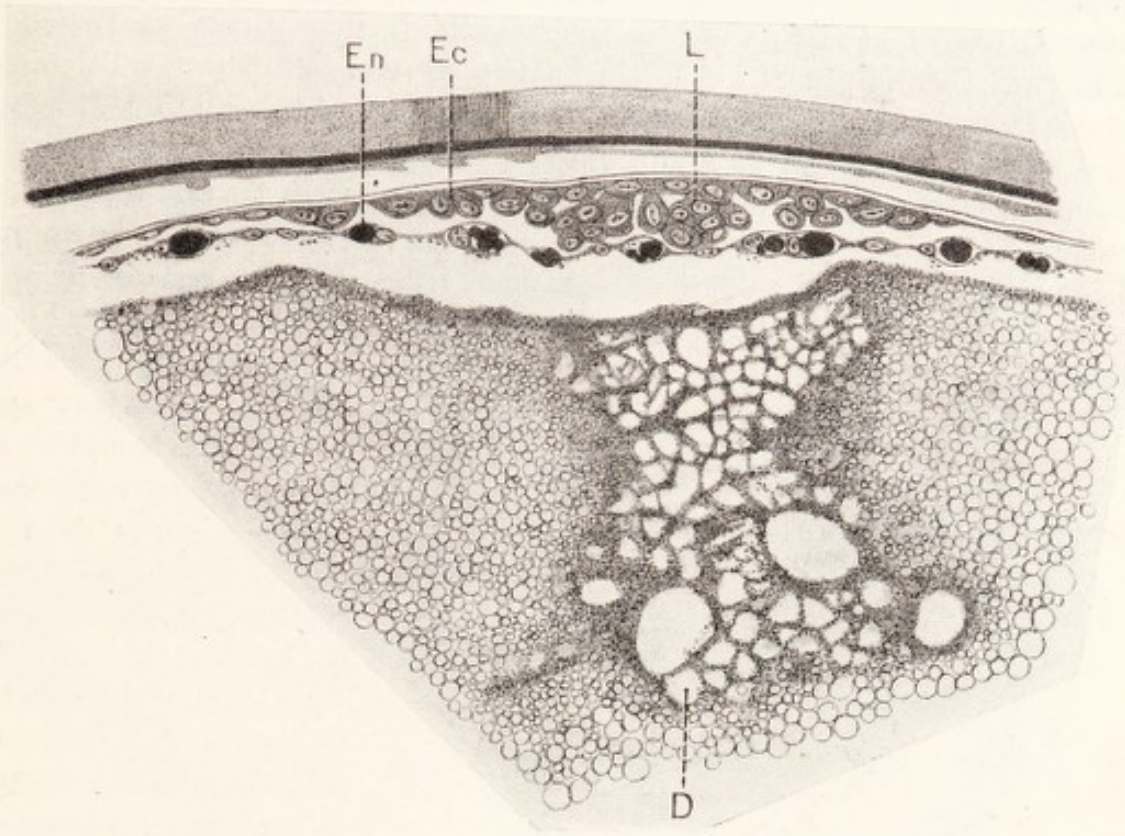


Figure 167. — Ebauche de la ligne primitive (*L*) de l'Ornithorynque (d'après Wilson et J.-P. Hill) ; *D*, masse deutoplasmique ; *En*, entoblaste ; *Ec*, ectoblaste.

tandis que son prolongement céphalique a tous les caractères anatomiques de celui des Reptiles. Il ne faut évidemment pas accorder une importance exa-

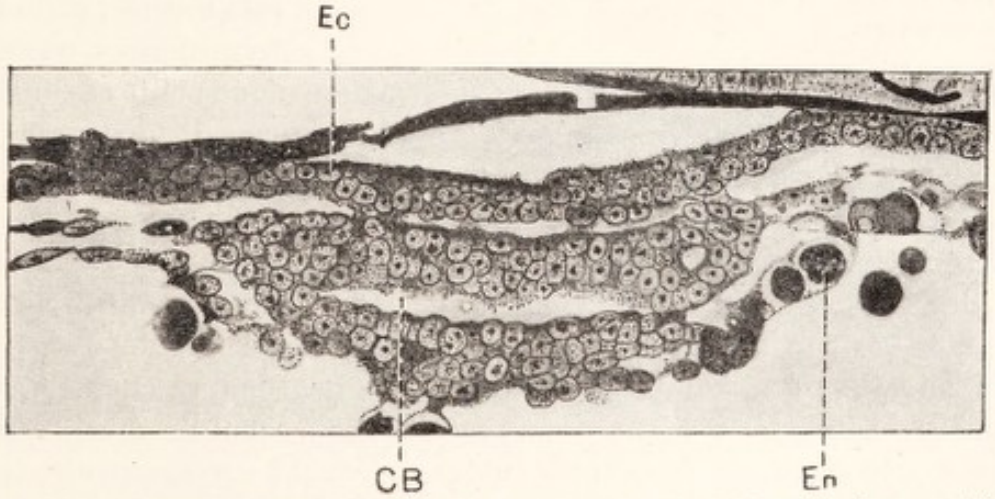


Figure 168. — Coupe transversale du canal blastoporal CB de l'Ornithorhynque (d'après Wilson et Hill). *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste vitellin.

gérée à ce détail, car nous verrons que les Chéiroptères aussi ont un canal blastoporal étendu et relativement large.

III. Mammifères placentaires. — Le nombre des travaux qu'on leur a

consacrés est très considérable et un bon nombre d'espèces ont été soigneusement étudiées, parmi les Lémuriens, les Chéiroptères, les Insectivores, les Rongeurs, les Ruminants, etc. Même chez l'Homme, on a, dans ces dernières années, observé quelques stades intéressants (Peters, Bryce et Teacher, d'Eternod, Comte Spee, Strahl et Beneke, Grosser, etc.). En dehors de l'Homme et des Primates, où la série des stades est encore loin d'être continue, les formes les plus complètement étudiées sont le lapin, le rat, la souris, le cobaye, la taupe, la musaraigne, le hérisson, plusieurs espèces de Chéiroptères et surtout le murin, le mouton, le porc, le chien, et Tarsius spectrum parmi les Lémuriens. Nombre d'auteurs ont consacré leurs efforts à cette étude très ardue, parmi lesquels il convient spécialement de citer : Ed. Van Beneden, Hubrecht, Mathias Duval, Assheton, Heape, Bonnet, Keibel, C. Rabl, Sobotta, Melissinos, Huber, qui ont étendu, complété et modernisé les recherches plus anciennes de von Baer, Bisschof, Kölliker, Rauber, etc.

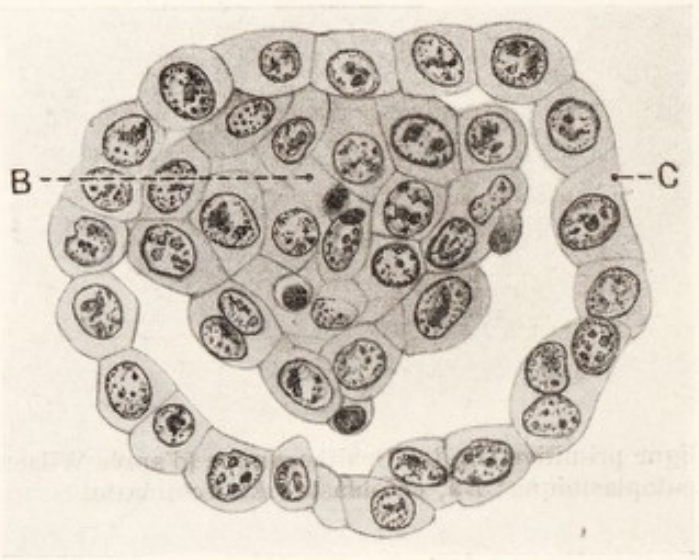


Figure 169. — Œuf de Murin (d'après Ed. Van Beneden). *B*, bouton embryonnaire ; *C*, couche enveloppante.

Par certains détails dans les modalités de la formation des feuillets primaires, les formes étudiées jusqu'ici peuvent se classer en trois groupes : celles, rares, où les feuillets sont étalés (lapin) ; celles à feuillets renversés, rares aussi (cobaye, rat, souris) ; enfin les intermédiaires, où les feuillets ne sont que légèrement invertis par la formation d'une petite cavité amniotique primaire (Chéiroptères, Insectivores, Lémuriens, Primates, etc.). Ce sont les plus nombreuses, ce sont aussi les plus typiques, puisque par leurs caractères mêmes, elles expliquent les deux autres ; enfin ce sont aussi celles sur lesquelles les documents sont les plus abondants et les plus riches. Parmi elles, les Chéiroptères, et spécialement le murin, se placent en première ligne, à la fois par la netteté des faits et par l'abondance des détails que nous a fait connaître un travail posthume d'Ed. Van Beneden, récemment paru.

Nous avons laissé, à la fin de la segmentation, l'œuf de murin composé d'une couche corticale de cellules cubiques (couche enveloppante, trophoblaste d'Hubrecht) entourant une masse centrale de cellules moulées les unes sur les autres (fig. 102). Pendant qu'il prenait cet aspect, l'œuf cheminait dans l'oviducte, puis s'arrêtait dans l'une des cornes utérines. En rapport intime avec la muqueuse, baigné des produits de sécrétion de cette dernière, l'œuf les absorbe et grandit et sa membrane pellucide ne tardant pas à se résorber, il s'applique, à nu, contre l'épithélium maternel. Son diamètre

s'accroît régulièrement et progressivement ; la couche trophoblastique s'étend en surface tout en restant formée d'une lame continue de cellules cubiques (fig. 169). Mais sous elle s'infiltre du liquide albumineux venu de l'extérieur, et ce liquide s'accumule dans l'un des hémisphères en décollant l'amas cellulaire central suivant une partie de son pourtour. Une cavité se creuse ainsi, en forme de croissant, pleine d'un liquide qui se coagule par les réactifs et dans lequel nagent fréquemment des cellules nécrosées. On a appelé lécithocèle cette cavité, qui va se dilater considérablement dans les stades ultérieurs.

Mais pendant cet accroissement, l'amas cellulaire central ne continue pas à se décoller de la face profonde du trophoblaste. Il y reste uni à l'un des pôles, que nous appellerons pôle embryonnaire de la vésicule blastodermique. Il forme là une sorte de bouton compact, constitué de cellules polyédriques

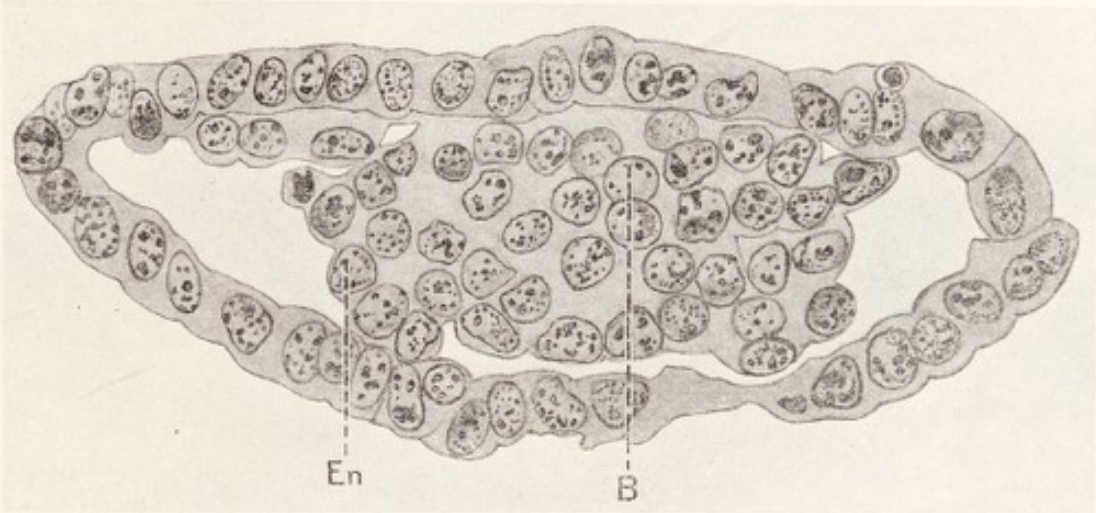


Figure 170. — Blastocyste de Murin (d'après Ed. Van Beneden). *B*, bouton embryonnaire ; *En*, cellules-mères de l'entoblaste.

en active prolifération, et faisant saillie par une surface convexe dans le lécithocèle ; c'est le bouton embryonnaire. Très tôt, les cellules les plus saillantes de cette convexité perdent leur cohésion (fig. 170), se détachent et s'étalent sur le bouton, puis, continuant à proliférer et à émigrer, gagnent le trophoblaste qu'elles revêtent d'une couche qui, chez le murin, ne tarde pas à devenir continue (fig. 171). L'analogie entre la formation de cette couche et celle de l'entoblaste des Marsupiaux saute aux yeux ; elle mérite, comme elle, le nom d'entoblaste vitellin et le processus dont elle relève n'est en réalité qu'une variété du clivage gastruléen (Hubrecht, Keibel, O. Hertwig). La cavité qu'elle délimite, et que nous avons appelée jusqu'ici lécithocèle, représente à la fois la cavité sous germinale et la masse sous-jacente du jaune des Reptiles et des Oiseaux (Ed. Van Beneden). Grâce à la présence du trophoblaste, à l'extension rapide de l'entoblaste vitellin et à la formation lentement progressive du lécithocèle, le bord d'enveloppement n'a pas de raison d'être et est inexistant.

Un détail pourtant, dans la structure de l'entoblaste vitellin, mérite d'être

noté : son épaississement plus accusé dans une partie du bouton que dans l'autre (fig. 171), ce qui donne au bouton embryonnaire une composition symétrique bilatérale ; un seul plan peut le couper de façon à répartir à sa droite et à sa gauche les moitiés correspondantes de l'entoblaste à cellules cubiques et de l'entoblaste à cellules plates. Cette symétrie bilatérale va se maintenir à tous les stades ultérieurs et l'on peut admettre, sans pouvoir le démontrer, qu'elle n'est que la réapparition de celle que nous avons reconnue dans l'œuf aux premières phases de la segmentation.

Dès ce moment, l'embryon de Mammifère est didermique ; sa gastrulation nous semble achevée et consiste dans la formation, par un processus très simple, d'un ectoblaste et d'un entoblaste. Le premier se compose de deux parties : la couche trophoblastique et ce qui reste du bouton embryonnaire

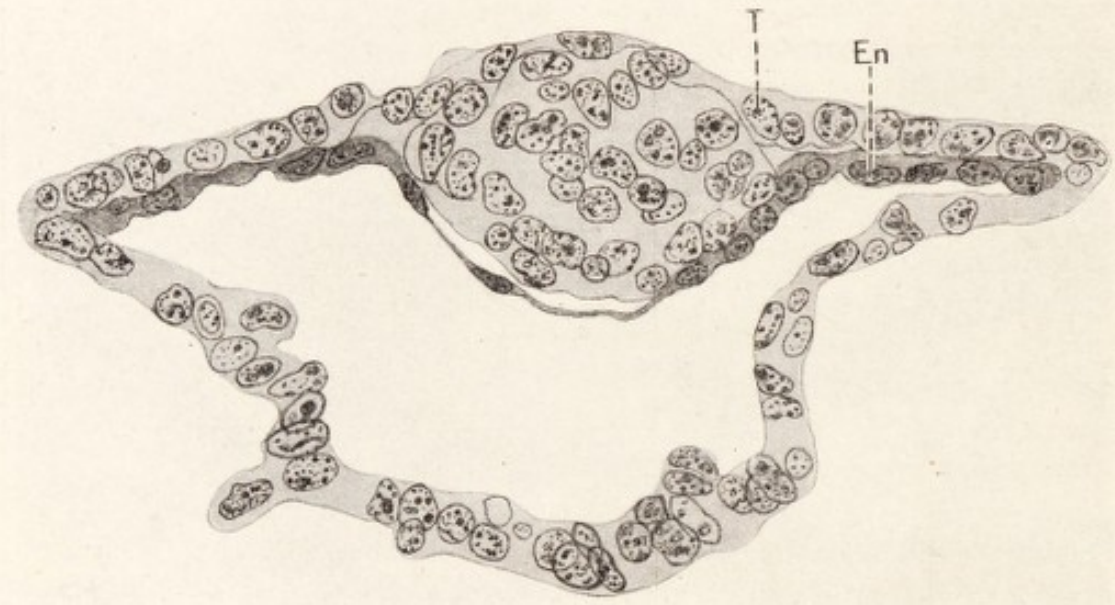


Figure 171. — Blastocyste de Murin (d'après Ed. Van Beneden). *En*, entoblaste ; *T*, couche trophoblastique.

après que le feuillet interne s'en est détaché. Le trophoblaste est l'équivalent de l'ectoblaste extraembryonnaire des Reptiles, des Oiseaux et des Anamniotes à segmentation partielle. Le nom spécial qu'on lui donne est justifié par son rôle qui sera capital dans la formation du placenta. En revanche il n'y a pas lieu de changer la dénomination d'entoblaste vitellin, en celle de couche lécithophorale (Ed. Van Beneden) ou endoblaste primaire, ou toute autre que l'on a proposée.

Poursuivons maintenant l'évolution du bouton embryonnaire. Il s'accroît aussi, mais bien moins que le lécithocèle ; dans son épaisseur se creusent des vacuoles qui bientôt confluent en une cavité unique, assez étendue : c'est la cavité amniotique primaire (fig. 172). Sa voûte est formée par le trophoblaste étroitement appliqué contre la muqueuse utérine qu'il détruit et envahit ; chez la plupart des Mammifères cette partie du trophoblaste disparaît et c'est l'épithélium de la muqueuse utérine qui en prend la place. Son plancher, très régulier, plan ou légèrement concave, se compose d'une plaque d'épithélium

cylindrique, dont les noyaux, stratifiés en deux ou trois couches, prolifèrent abondamment. C'est la plaque embryonnaire ectoblastique ; Ed. Van Beneden lui avait donné le nom de *blastophore*.

L'œuf des Mammifères, à ce stade, est donc devenu une grande vésicule blastodermique, à parois minces, constituées d'un ectoblaste et d'un entoblaste. A son pôle supérieur siège la cavité amniotique primaire dont le fond, déprimé, saillant dans le lécithocèle, didermique aussi, représente l'ébauche embryonnaire proprement dite ou blastoderme ; ce dernier est l'exact équivalent de l'écusson embryonnaire des Reptiles ou des Oiseaux. Une segmentation totale presque égale, aboutit donc par une série de complications progressives à des dispositions entièrement comparables à celles des Sauropsidiens. Si l'on tient compte, d'autre part, des caractères reptiliens de l'œuf des Monotrèmes, on est autorisé à conclure que, phylogénétiquement, les

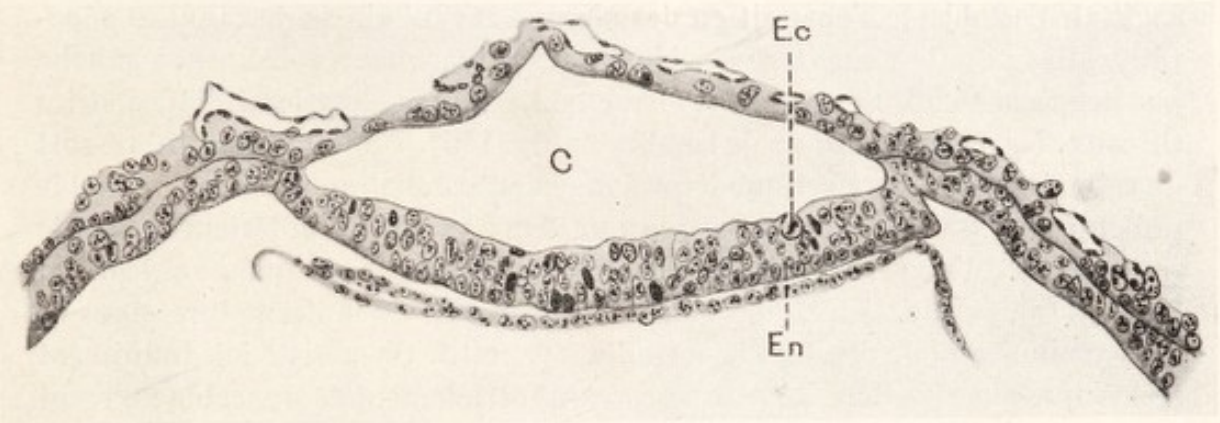


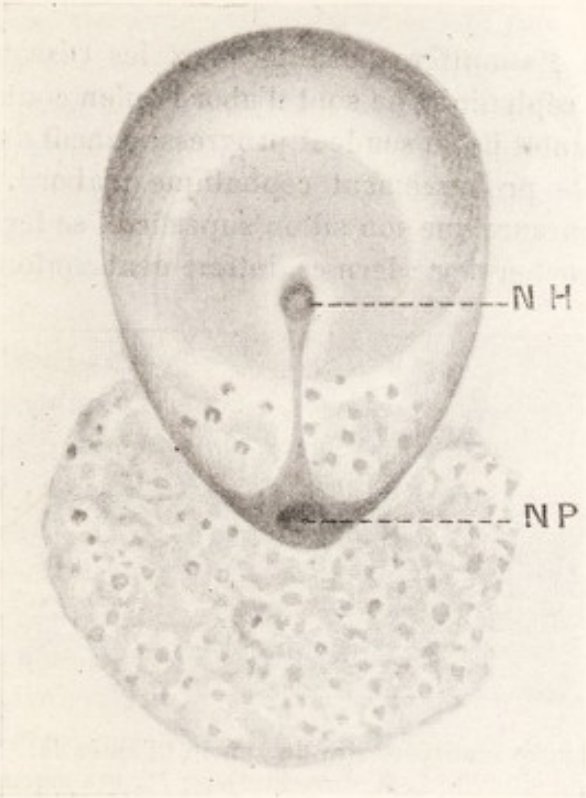
Figure 172. — Embryon didermique de Murin (d'après Ed. Van Beneden). *C*, cavité amniotique primaire ; *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste ; *T*, couche trophoblastique.

Mammifères placentaires procèdent d'ancêtres dont les œufs, télolécithiques, subissaient une segmentation partielle, discoïdale.

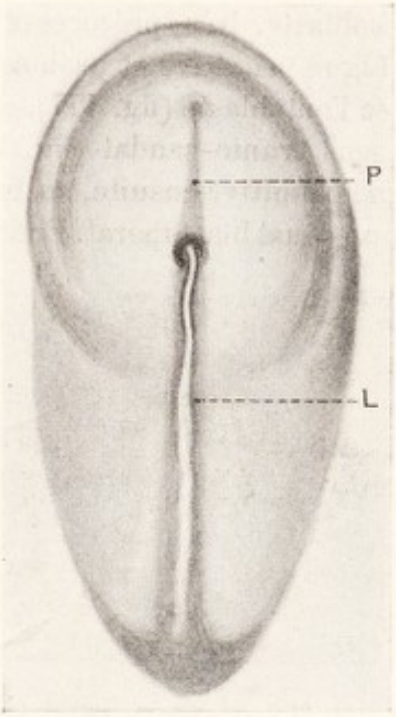
Nous ne nous occuperons plus, pour le moment, que de l'ébauche embryonnaire. Vue de face, elle a l'aspect d'une tache circulaire, sans détails apparents. Pour prendre une idée exacte des changements extérieurs qu'elle va subir, nous l'étudierons, non plus chez le murin où elle est trop petite et trop difficile à isoler, mais chez le lapin où cette préparation est relativement aisée et fournit des images extrêmement claires. Bientôt, elle devient ovalaire, allongée suivant le grand axe de l'embryon futur. Puis se délimite en son centre, une tache plus sombre : c'est le nœud primitif ou nœud de Hensen ; cette tache s'étend en arrière sous forme d'une traînée qui se termine au bord postérieur de l'écusson embryonnaire en s'élargissant à nouveau et en s'étalant dans le sens transversal Ainsi se forme la ligne primitive et les deux nœuds qui occupent ses extrémités : le nœud de Hensen et le nœud postérieur (fig. 173). C'est donc exactement comme chez les Oiseaux, sauf que, chez ces derniers, les nœuds sont moins apparents et n'ont pas reçu de dénomination spéciale. Dans la suite, la ligne primitive s'allonge, comme tout le blastoderme d'ailleurs, et en même temps elle se creuse d'une gouttière primitive,

profonde au niveau du nœud de Hensen où elle semble se continuer dans un canal intérieur, de plus en plus superficielle au contraire au fur et à mesure qu'on se rapproche du nœud postérieur. En même temps on remarque une bande sombre, sagittale et médiane, que l'on entrevoit par transparence en dessous de l'ectoblaste et qui ne s'arrête qu'à l'extrémité antérieure de l'écusson. C'est le prolongement céphalique de la ligne primitive (fig. 174) ; le canal blastoporal qui le parcourt vient s'ouvrir dans le sillon primitif au niveau du nœud de Hensen Sur des blastodermes de plus en plus avancés, on voit que la ligne primitive diminue d'étendue, dans le sens antéro-postérieur ; le nœud de Hensen se rapproche du nœud postérieur (fig. 175) et en même temps les parties antérieures de la ligne et du sillon primitifs sont incorporées dans le prolongement céphalique et le canal blastoporal, qui s'allongent d'autant. Finalement, sur les côtés du prolongement céphalique qui s'est transformé en voûte deutentérique et s'est très étendu dans le sens sagittal, l'ectoblaste s'épaissit en des plaques médullaires ; les limites séparatives des premiers somites mésoblastiques se marquent, à droite et à gauche par des lignes claires et ainsi s'ébauchent, comme chez les Reptiles et les Oiseaux, les organes axiaux de l'embryon (fig. 176). Un fait important ressort de cette description : c'est que le prolongement céphalique n'est un véritable prolongement de la ligne primitive que dans sa partie antérieure ; tout le reste procède d'une transformation sur place de la ligne elle-même et le canal blastoporal, lui aussi, résulte pour une large part de la fermeture, dans le sens cranio-caudal, des lèvres du sillon primitif. On assiste ici, infiniment mieux que chez les Reptiles, à un processus strictement comparable au recul progressif de la lèvre craniale du blastopore des Amphibiens, qui aboutit à la formation du deutentéron. L'analogie est même tellement évidente qu'elle est à peine discutable.

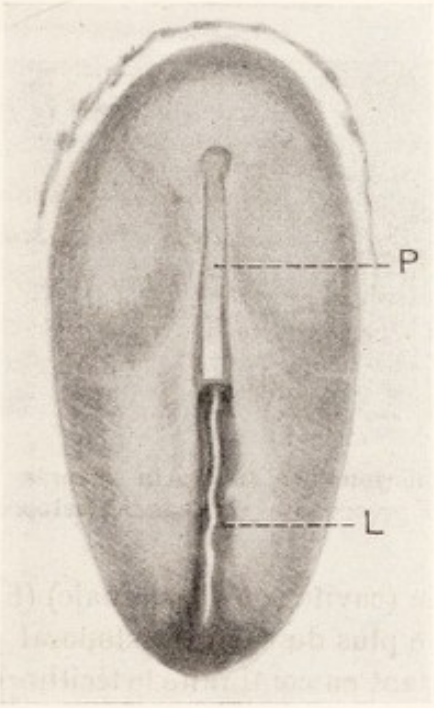
L'examen de quelques coupes sagittales et médianes d'embryons de murin va nous faire pénétrer plus complètement dans l'intimité des processus. La ligne primitive est un épaississement localisé et linéaire de l'ectoblaste exclusivement ; l'entoblaste, au moment où elle apparaît est, comme chez les Oiseaux, complètement libre dans toute son étendue (fig. 177) ; elle siège toujours dans la partie de l'écusson embryonnaire où le feuillet interne est formé de cellules plates (comparer fig. 171 et 177). Il n'y a donc pas, chez les Mammifères, de plaque primitive au sens reptilien du mot. Les cellules issues de cette prolifération émigrent latéralement et en arrière sous forme de bandes mésoblastiques qui n'ont pas d'intérêt pour nous en ce moment ; en avant, au contraire, l'émigration est beaucoup plus active et aboutit à la formation du prolongement céphalique, qui s'insinue entre l'ectoblaste et la portion épaisse, cubique de l'entoblaste (fig. 177), s'étend jusqu'au rebord antérieur de la cavité amniotique primaire et se creuse bientôt, dans presque toute son étendue, d'un canal blastoporal large et net (fig. 178) autour duquel les cellules s'orientent en épithélium ; au nœud de Hensen, il s'ouvre dans le sillon primitif. En coupe transversale (fig. 238), on voit que le prolongement céphalique s'étend en deux ailes latérales, formées de cellules lâchement unies, fusiformes ou étoilées ; elles sont les ébauches du



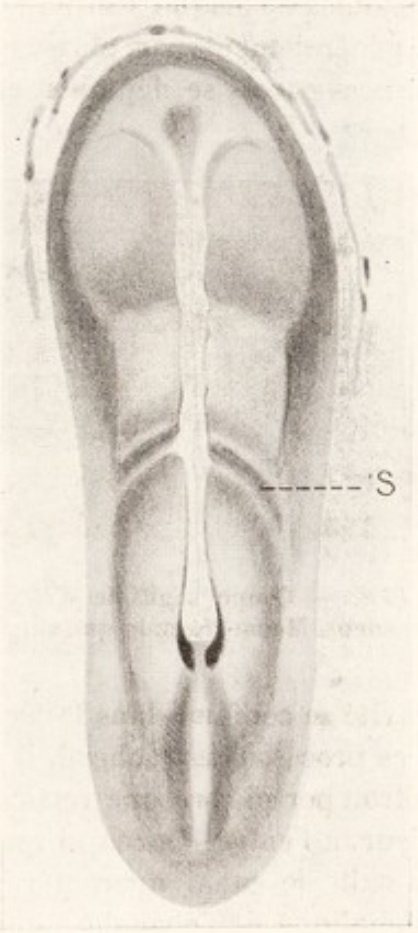
173



174



175



176

Figures 173 à 176. — Ecussons embryonnaires de lapin à quatre stades de leur évolution (d'après Ed. Van Beneden). *L*, ligne primitive ; *P*, prolongement céphalique ; *NH*, nœud de Hensen ; *NP*, nœud postérieur ; *S*, somite mésoblastique.

mésoblaste, très précoces chez les Mammifères comme chez les Oiseaux.

Ligne primitive et prolongement céphalique ne sont d'abord qu'en contact avec l'entoblaste (fig. 177), mais bientôt ils se soudent progressivement dans le sens cranio-caudal (fig. 178) : le prolongement céphalique d'abord, la ligne primitive ensuite, au fur et à mesure que son sillon superficiel se ferme en un canal blastoporal. Enfin le plancher de ce dernier, intimement confondu

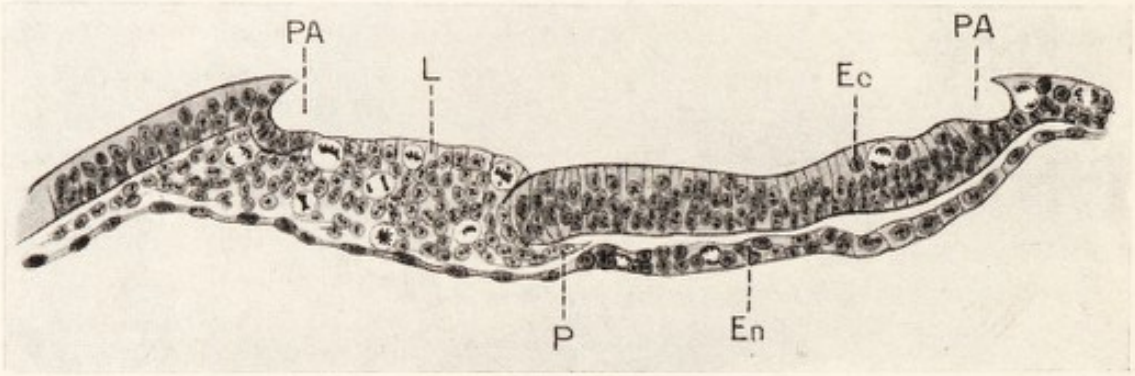


Figure 177. — Coupe sagittale de l'ébauche embryonnaire du murin (d'après Ed. Van Beneden). *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste vitellin ; L, ligne primitive ; *P*, prolongement céphalique ; *PA*, plis amniotiques antérieur et postérieur.

avec l'entoblaste (plaque lécitho-entérique de Van Beneden), s'ouvre en son milieu, généralement par plusieurs orifices distincts qui ne tardent pas à confluer ; ses parois se déploient en une plaque assez nettement épithéliale,

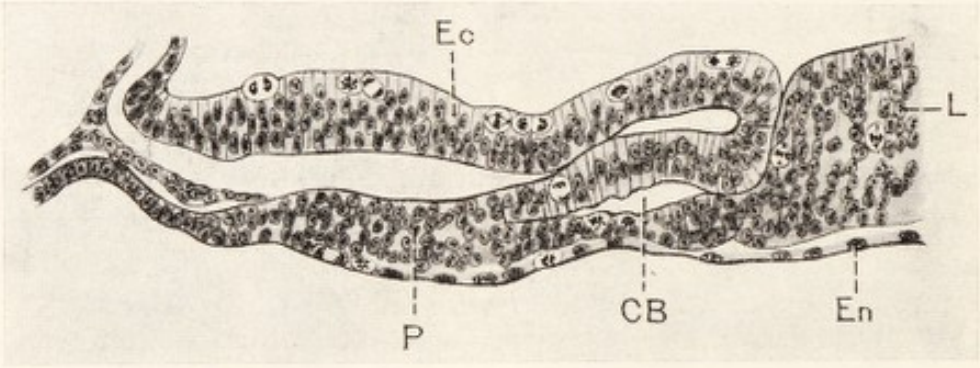


Figure 178. — Coupe sagittale d'ébauche embryonnaire du Murin (d'après Ed. Van Beneden). Même légende que sur la figure précédente. *CB*, canal blastoporal.

et sa cavité se confond dans le lécithocèle (cavité sous-germinale) (fig. 179). Quand ce processus est achevé, il ne reste plus du canal blastoporal primitif qu'un étroit pertuis presque vertical, mettant en continuité le lécithocèle avec l'extérieur, à l'entrée de ce qui reste encore du sillon primitif. Il deviendra dans la suite le canal neurentérique. Au devant de lui, et jusqu'à l'extrémité céphalique de l'ébauche embryonnaire, s'étend au-dessus du lécithocèle une longue voûte, épithéliale en son milieu (fig. 179) qui est par son origine, son mode de formation et son évolution ultérieure, exactement comparable à la voûte deutentérique des Reptiles et doit être interprétée de la même

façon. La ligne primitive et son prolongement céphalique, le sillon primitif et le canal blastoporal, sont morphologiquement homologues aux lèvres craniale et latérales du blastopore des Amphibiens et à l'espace qu'elles circonscrivent ; si leur origine est infiniment plus obscure, leur destinée est la même et elles l'atteignent par des processus qui ne diffèrent pas dans leur essence.

On se rappelle que chez les Reptiles il se forme une plaque primitive qui mérite vraiment ce qualificatif et que l'on peut facilement assimiler à la portion embryogène du blastopore virtuel des Anamniotes ; quand le canal blastoporal se creuse, c'est que ce blastopore virtuel devient réel. Chez les Oiseaux il y a, selon les recherches de M. Duval et de Patterson, des indices de la formation, à des stades très précoces, d'une plaque primitive reptilienne, mais on n'a pas démontré son identité avec la ligne primitive, plus tardive, et qui, en apparence, procède exclusivement de l'ectoblaste. Nous avons admis que, dans l'intervalle, elle persiste en puissance, bien qu'indistincte, et que le feuillet externe de l'embryon didermique des Oiseaux est un complexe de l'ectoblaste embryonnaire et de la plaque primitive des Reptiles qui y est incorporée. C'est ainsi qu'il faut également interpréter l'ectoblaste de l'écusson embryonnaire des Mammifères ; il représente, et nous avons insisté sur ce point, à la fois l'ectoblaste embryonnaire et le tissu des lèvres blastoporales des Anamniotes, l'ectoblaste et le tissu de la plaque primitive des Reptiles. N'y a-t-il rien dans la formation de l'embryon didermique des Mammifères qui rappelle, ne fût-ce que d'une façon vague et éphémère, la plaque primitive reptilienne ? On peut trouver ce vestige dans un détail, souvent signalé chez divers Mammifères (Selenka, Heape, Bonnet, Hubrecht, etc.). Au moment où l'embryon didermique se forme, l'entoblaste, pendant un temps très court, reste plus longtemps en continuité avec un point très limité de l'ectoblaste ; une perforation se produit même souvent en ce point ; un tout petit orifice se fait jour, qui se ferme immédiatement ; les feuillets se complètent et se délimitent sous lui et tout vestige de ce qui vient de se passer s'efface. Ce n'est qu'assez longtemps après que la ligne primitive fait son apparition.

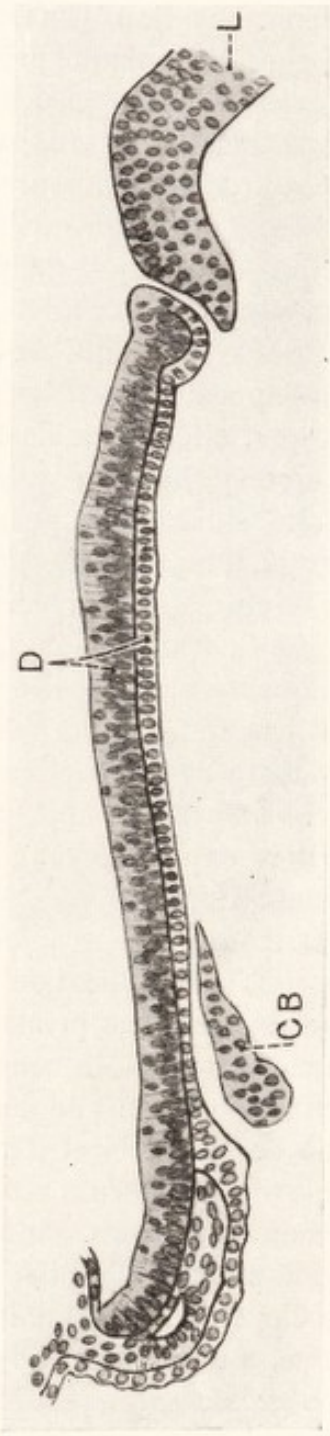


Figure 179. — Coupe sagittale d'ébauche embryonnaire du murin (d'après Ed. Van Beneden). *D*, voûte deutentérique ; *CB*, reste du plancher du canal blastoporal ; *L*, ligne primitive.

On a beaucoup épilogué sur ce petit pertuis ; certains en ont fait un blastopore primordial, ancestral, d'autres l'ont considéré comme un détail sans importance. Nous pensons que la seule interprétation plausible est de le rapprocher de la plaque primitive des Oiseaux, telle que la comprenait M. Duval. Ainsi l'embryologie des Mammifères se rattache, par une longue série de transitions, mais sans solution de continuité importante, à celle des Amphibiens urodèles et anoures, des Cyclostomes et même de l'Amphioxus.

Le cas des Chéiroptères, qui nous a servi de base, rentre, comme nous l'avons dit, dans le groupe des formes intermédiaires entre celles à feuillets étalés et celles à feuillets renversés.

Chez le lapin, qui est typiquement à feuillets étalés, les premiers stades du développement sont les mêmes que chez le murin. La différence essentielle est que, sitôt l'entoblaste délimité, le bouton embryonnaire s'étale en une plaque épithéliale régulière, par extension propre, et sans qu'il s'y creuse de cavité amniotique primaire. La couche trophoblastique qui le revêtait, s'amincit en une très fine pellicule de cellules complètement aplaties (couche de Rauber) qui rapidement disparaissent, soit par nécrose, soit en s'incorporant aux éléments de l'ectoblaste. Celui-ci est donc au contact direct de la muqueuse utérine ; il ne s'invagine pas dans la cavité du lécithocèle, ou plutôt il ne le fera que plus tard quand se formera l'amnios définitif, qui le décollera de l'épithélium maternel en s'insinuant entre les deux. Le revêtement trophoblastique qui donnera le placenta dans cette région, vient des parties extraembryonnaires du feuillet externe et ne se met en place que secondairement.

Dans les formes à feuillets renversés (certains Rongeurs : cobaye, rat, souris), la complication est en apparence beaucoup plus grande et la formation des feuillets primaires y est restée presque inintelligible tant qu'on n'a eu comme point de comparaison que le lapin. C'est surtout à Mathias Duval que revient le mérite d'avoir éclairci ce qu'est, en réalité, la soi-disant inversion des feuillets et d'avoir démontré qu'elle n'est que l'aboutissant d'une série dont le terme est le type à feuillets étalés. Ses observations ont été, récemment encore, confirmées par Sobotta, Melissinos, Huber.

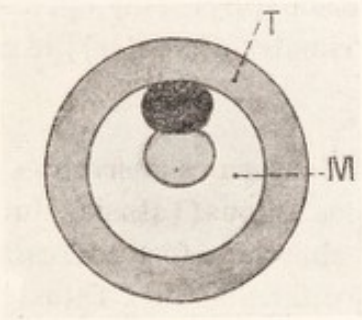
Ici, c'est le contraire de ce qui se passe chez le lapin ; presque toute la couche trophoblastique s'accumule d'emblée à la surface du bouton embryonnaire, à un moment où l'entoblaste vient à peine de se détacher, et forme là une grosse saillie conique (cône ectoplacentaire de M. Duval), qui refoule l'ébauche embryonnaire dans le lécithocèle jusque près de son pôle inférieur. L'embryon didermique est donc profondément invaginé dans la vésicule blastodermique ; la cavité amniotique primaire se creuse dans l'axe du cône ectoplacentaire dont toute la partie inférieure est, elle aussi, intravésiculaire (fig. 314). Comme la couche trophoblastique accumulée dans le cône est réduite sur tout le reste de la surface de la vésicule à une mince lamelle, à peine visible, et qui devient même anhiste, on a, sur les coupes, l'illusion d'un véritable renversement des feuillets. C'est l'entoblaste qui paraît former le feuillet externe de la vésicule dans la région où se trouve l'embryon. Mais à part cette différence, très troublante à première vue, et qui résulte de la

précocité et de l'allure particulière qu'affecte le développement du placenta, les Rongeurs à feuillets renversés évoluent comme tous les autres Mammifères.

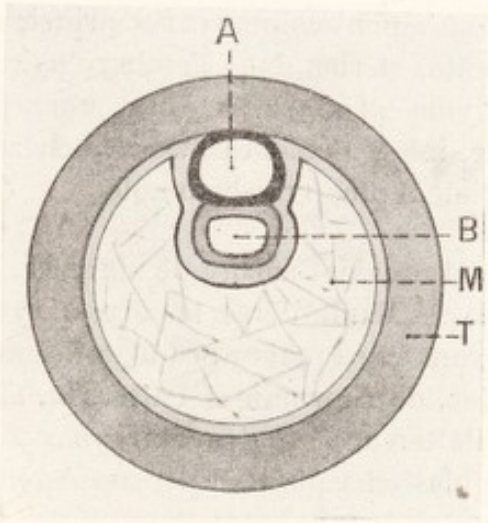
Entre la légère invagination de la plaque embryonnaire des Chéiroptères, et l'inversion totale (*entypie*) du cobaye, il y a naturellement des intermédiaires, parmi lesquels, selon toute probabilité, l'œuf humain est l'un des plus intéressants.

On ne connaît rien encore de la segmentation ni des premières phases de la formation de l'embryon humain didermique et nous donnons, à titre de simple indication, les schémas que l'on s'accorde à considérer comme reproduisant probablement les faits (fig. 180 et 181).

Le plus jeune œuf humain connu (Bryce et Teacher, Peters, etc.), est un



180



181

Figures 180 et 181. — Deux stades du développement de l'embryon didermique chez l'Homme (schématique d'après Keibel). *A*, cavité amniotique et ectoblaste ; *B*, lécithocèle et hypoblaste. *M*, magma réticulé ; *T*, trophoblaste.

embryon didermique, mais d'un type assez particulier (fig. 181). Le lécithocèle a l'aspect d'une petite vésicule délimitée par une couche d'entoblaste, surmontée d'une autre vésicule qui est la cavité amniotique primaire déjà transformée, partiellement au moins, en amnios définitif. Ces deux vésicules, juxtaposées par une de leurs faces pour former la plaque embryonnaire, sont plongées dans une immense cavité dont la paroi est faite d'un trophoblaste exubérant qui se prolonge par de longues travées dans l'épaisseur de l'utérus. La grande cavité est remplie de ce que l'on appelle le magma réticulé ; c'est un feutrage de fines fibrilles qui ne sont peut-être qu'un produit de coagulation et sur lesquelles, de place en place, sont appliquées des cellules. Sous le trophoblaste et le tapissant entièrement, existe une couche relativement épaisse, formée de cellules fusiformes ou étoilées et qui a la composition d'un mésenchyme. L'ébauche embryonnaire semble cependant didermique encore, et pourtant, en dehors de l'embryon s'est formé un feuillet moyen relativement abondant. Ce mésenchyme primaire, ainsi qu'on l'ap-

pelle, n'existe sûrement que chez les Primates (Keibel, Hubrecht). On ne sait d'où il provient. Nous verrons plus tard qu'il est peut-être représenté, chez les Lémuriens, par une zone mésoblastogène, siégeant dans l'entoblaste à l'extrémité postérieure de l'embryon (Hubrecht). Il est plus probable que chez l'embryon humain, sa formation précoce se fasse aux dépens de l'entoblaste vitellin, dont une partie seulement délimiterait le lécithocèle.

Quoi qu'il en soit, les quelques stades ultérieurs du développement de l'homme qui nous sont connus montrent à l'évidence que l'ébauche embryonnaire évolue comme celle des autres Mammifères (d'Eternod, Strahl et Beneke, comte Spee, O. Grosser). Il se forme une ligne primitive, d'où procède un prolongement céphalique, creusé d'un canal blastoporal (d'Eternod) ; ce dernier s'ouvre dans le lécithocèle (O. Grosser) comme il le fait chez le murin et ailleurs. Les particularités du développement de l'embryon humain reconnaissent sûrement comme cause principale la formation extrêmement hâtive du placenta, et rien dans l'embryologie comparée n'autorise à considérer le mésenchyme primaire comme une formation phylogénétiquement très ancienne, intégralement conservée chez les Primates (Schlater) ; le contraire est infiniment plus vraisemblable.

Enfin, il convient encore de signaler, parmi les formes aberrantes de l'embryologie des Mammifères, la polyembryonie des Tatous (Tatusia, Mulita) dont nous devons la connaissance détaillée aux recherches, fort intéressantes, de Fernandez, de Newman et Patterson, et de Patterson. Chez Tatusia novemcincta (Patterson), quatre embryons se forment aux dépens d'une même vésicule blastodermique et par conséquent d'un même œuf. L'œuf se segmente comme celui de tout autre Mammifère ; le bouton embryonnaire, puis le lécithocèle et les deux feuillets primaires se constituent par des processus qui ne diffèrent guère de ceux qu'on connaît ailleurs. Il y a inversion des feuillets, mais moins complète que chez le cobaye ou la souris ; la plaque embryonnaire s'enfonce dans le lécithocèle, laissant au-dessus d'elle une vaste cavité amniotique primaire. Jusqu'ici rien ne fait prévoir la polyembryonie. Mais bientôt l'ectoblaste de l'écusson embryonnaire s'épaissit en deux points localisés, symétriques, que nous pouvons, pour la commodité, appeler droit et gauche ; puis chacun d'eux se dédouble lui-même, et ainsi se constituent quatre ébauches, rangées deux à deux, qui vont toutes les quatre former une ligne primitive, un prolongement céphalique, etc. Les quatre épaississements de la plaque embryonnaire primitive se différencient donc en quatre embryons contenus dans une même vésicule blastodermique.

Patterson compare ce processus, très curieux, à un bourgeonnement ; pour n'être pas tout à fait exacte, la comparaison n'en est pas moins admissible, car il ne peut être question ici, comme dans le cas des Hyménoptères parasites découvert par P. Marchal, d'une véritable blastotomie. Peu importe d'ailleurs ; l'essentiel est que la preuve est faite que l'œuf d'un Mammifère a ses localisations germinales ainsi réparties qu'il peut, dans certaines circonstances, donner naissance à plus d'un embryon.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Assheton. *Quart. Journ. micr. Sc.*, XLI, 1898 ; LIV, 1909 ; *Guy's Hospital. Rep.*, LXII, 1908. — Bryce et Teacher. Glasgow, 1908. — M. Duval. *Ann. Sc. nat. zool.*, XVIII, 1884 ; *Journ. Anat. et Physiol.*, 1899. — D'Eternod. *Anat. Anz.*, XVI, 1899 ; *Jubilé Univ. Genève*, 1909. — Gasser. *Gesell. Naturwiss.* Marburg, XI, 1878 ; *Arch. Anat. u. Phys. anat. Abt.*, 1882. — Hartmann. *Journ. Morph.*, XXVII, 1916. — Heape. *Quart. Journ. micr. Sc.*, 1883. — O. Hertwig. *Lehrb. vergl. u. experim. Entwick.*, 1903. — J. P. Hill. *Quart. Journ. microsc. Sc.*, LVI, 1910. — Huber. *Journ. Morph.*, XXVI, 1915. — Hubrecht. *Quart. Journ. micr. Sc.*, XXX, XXXI, 1890 ; XLIX, 1905 ; LIII, 1908 ; LV, 1910 ; *Verhdl. Konink. Akad.* Amsterdam, 1902, 1911 ; *anat. Anz.*, XXVI, 1905. — Keibel. *Morphol. Arb.*, III, 1893 ; *Arch. Anat. u. Phys. anat. Abt.*, 1902 ; *Ergebn. Anat. Entwick.*, X, 1901 ; *anat. Anz.*, XXVI, 1905. — Mehnert. *Morph. Arb.*, I, 1891. — Mitsukuri, *Journ. Coll. Sc. impér. Univ.*, Tokio, V, 1892 ; VI, 1894 ; X, 1896 (et Ishikawa). *Quart. Journ. micr. Sc.*, XXVII, 1881. — Newmann et Patterson, *Journ. Morph.*, XXI, 1911. — Patterson. *Journ. Morph.*, XX, 1909 ; XXIV, 1913. — C. Rabl. *Morph. Jahrb.*, XV, 1889 ; *Arch. mikr. Anat.*, LXXXVIII, 1915. — Strahl. *Arch. Anat. u. Phys. anat. abt.*, 1882, 1883. — Sobotta, *Arch. mikrosk. Anat.*, LXI, 1903 ; LXXVIII, 1911. — Ed. Van Beneden. *Arch. biol.*, XXVII, 1912. — Wenkebach. *Anat. Anz.*, VI, 1891. — Will. *Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog.*, VI, 1893 ; IX, 1896.

LIVRE IV

FORMATION DES FEUILLETS DÉFINITIFS ET DE LA CHORDE DORSALE. ACROGÉNÈSE, CÉPHALOGÉNÈSE, NOTOGÉNÈSE

CHAPITRE PREMIER

NOTIONS PRÉLIMINAIRES. — FORMATION DES FEUILLETS, DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL ET DE LA CHORDE DORSALE CHEZ L'AMPHIOXUS.

DÉFINITION DE L'ACROGÉNÈSE, DE LA CÉPHALOGÉNÈSE ET DE LA NOTOGÉNÈSE

Nous avons étudié, dans le livre précédent, les stades pendant lesquels sont mis en place les matériaux formateurs des organes axiaux de l'embryon ; nous devons maintenant les suivre dans leurs différenciations. Les plus essentiels de ces organes sont le système nerveux central, la chorde dorsale et les somites mésoblastiques ; ces derniers sont les parties les plus caractéristiques d'un troisième feuillet, le mésoblaste, qui ne va pas tarder à s'interposer entre l'ectoblaste et l'entoblaste et donnera naissance à une série importante d'organes. Quant à la chorde, elle est une néoformation dont le rôle organogénétique est assez secondaire, mais dont l'importance morphologique est capitale, puisqu'elle suffit à établir la diagnose du groupe.

Dans la formation des organes axiaux de l'embryon, la voûte archentérique et la voûte deutentérique se comportent de façon très différente. On se rappelle en effet que, chez les Amphibiens notamment, l'écusson médullaire, première trace du dos de l'embryon, apparaît dans la région deutentérique (fig. 122, 124), et que seul le repli cérébral transverse empiète sur l'ectoblaste de la paroi archentérique. Il résulte déjà de cette simple constatation, que cette paroi n'édifiera que l'extrémité apicale du corps, c'est-à-dire, pour préciser davantage, le cerveau antérieur, les organes sensoriels olfactif et optique qui en dépendent, le fond du pharynx et l'orifice buccal : en d'autres termes,

la portion préchordale de la tête. Comme elle correspond à peu près exactement à ce que Hatschek a proposé récemment d'appeler l'acromérite, nous donnerons le nom d'*acrogénèse* à l'ensemble des processus par lesquels elle se constitue.

Le deutentéron est beaucoup plus étendu ; sa voûte didermique, résultat de la fermeture excentrique, cranio-caudale, du blastopore (fig. 123, 124) mesure, en longueur, la distance qui s'étend entre le point où la lèvre craniale réelle est apparue d'abord et celui où se soulève la lèvre caudale. Chez les Amphibiens anoures, cette mesure est aisée (comparer fig. 120 et 122) tant que l'œuf reste sphérique, c'est-à-dire tant qu'il ne s'allonge pas, et la topographie archentérique du repli cérébral transverse, deutentérique de la chorde et du reste de la plaque médullaire, ne font aucun doute.

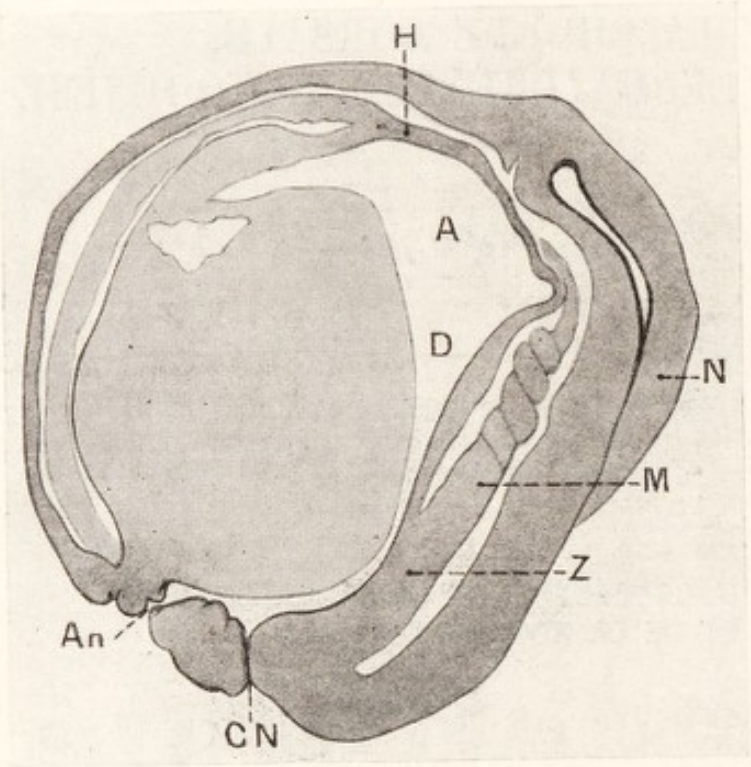


Figure 182. — Coupe sagittale d'un embryon de grenouille pourvu de 4 à 5 somites. *A*, archentéron ; *An*, anus ; *Cn*, canal neurentérique ; *D*, deutentéron ; *H*, hypoblaste ; *M*, mésoblaste ; *N*, système nerveux central ; *Z*, zone de croissance appositionnelle.

Mais bientôt l'embryon s'allonge et les relations topographiques des parties deviennent moins évidentes. Dans certains cas (Amphibiens anoures) on arrive cependant à des précisions très suffisantes parce qu'il est possible d'établir que cet allongement et d'une façon générale, la croissance du dos de l'embryon, se font par deux processus distincts. Le premier est un accroissement interstitiel : il a pour cause directe la multiplication des cellules, qui se nourrissent et prolifèrent abondamment ; le second, dont la signification morphogénétique est bien plus remarquable, est appositionnel, c'est-à-dire que grâce à lui, de nouvelles parties du corps s'ajoutent à celles préalablement formées. Il a son siège à l'extrémité toute caudale du deutentéron, au pourtour antérieur et latéral de ce qui reste du blastopore quand celui-ci n'est plus qu'un fin pertuis d'où le bouchon vitellin a disparu. En ce point limité l'activité des cellules des deux feuillets primaires atteint son apogée, et grâce à elle, sur le prolongement de la voûte deutentérique, apparaît et s'accroît progressivement une région de néoformation, qui ne procède directement ni de la gastrulation ni de la fermeture du blastopore mais qui leur est consécutive.

L'existence de cette zone de croissance appositionnelle est connue depuis longtemps (Kupffer) ; on l'a observée chez tous les Vertébrés et on lui donne parfois le nom de téloblastème. Elle persiste tant que l'embryon grandit et siège toujours à son extrémité postérieure; quand l'ébauche de la queue se soulève au-dessus de l'anus en un bourgeon saillant (fig. 256-258), c'est elle qui en forme le stroma.

Grâce à l'allongement de son dos dû à la combinaison des deux processus que nous avons indiqués, l'embryon d'Amphibien ou de Cyclostome cesse d'être sphérique. Sa face dorsale se redresse (fig. 182); ses extrémités céphalique et caudale dépassent la masse ventrale des grosses cellules vitellines, et la larve prend peu à peu sa forme définitive (fig. 257). Mais déjà avant que la queue n'ait pris l'apparence d'un tubercule saillant, à un stade dont la figure 182 reproduit une coupe sagittale, il y a dans le dos de l'ébauche embryonnaire, trois parties à distinguer, dont nous connaissons maintenant l'origine : une apicale, archentérique ; une autre moyenne, plus longue, deutentérique, enfin la troisième qui va jusqu'au dernier vestige du blastopore, appositionnelle.

Mais cette distinction n'aurait, somme toute, qu'un intérêt médiocre si l'étude des phases ultérieures du développement ne fournissait la preuve du fait fondamental suivant : *la partie du corps qui se différencie aux dépens de la voûte deutentérique, et résulte par conséquent directement de la fermeture du blastopore, est la tête ; celle qui procède de l'entrée en activité de la zone de croissance appositionnelle, est le tronc.* Les processus par lesquels ces parties se forment constituent respectivement la *céphalogénèse* et la *notogénèse ;* en raison de leur importance, il est nécessaire de préciser, en quelques mots la signification exacte de ces termes.

La tête doit être entendue ici dans un sens morphologique bien défini. On ne doit pas la confondre avec son squelette, qui est secondaire et d'étendue variable selon les groupes. Les limites de la tête sont celles de l'élément qui la caractérise essentiellement, qui dans sa topographie, son développement et sa disposition définitive est le même chez tous les Vertébrés : les nerfs mixtes dorsaux, du trijumeau au vague. La crête ganglionnaire très précoce aux dépens de laquelle ils se forment, a des caractères qu'elle ne présente jamais dans le tronc ; son territoire d'innervation principal, la région branchiale, est entièrement céphalique, elle aussi ; et on verra plus tard que, primitivement, sa longueur est exactement celle de la crête ganglionnaire crânienne. En un mot, la tête s'étend entre deux points très nettement définis : l'extrémité antérieure de la chorde dorsale, où elle se continue dans l'acromérite, et le bord postérieur de la crête ganglionnaire du vague où elle se poursuit dans le tronc ; toute cette région, tous les organes qui y prennent naissance, tirent leur origine de la voûte deutentérique.

Le tronc va de la crête du vague à l'anus et la queue n'en est qu'une extension, une sorte de bourgeon qui s'en détache. Anatomiquement comme fonctionnellement, elle est le siège principal des organes de la locomotion et de la nutrition, le siège exclusif des organes génito-urinaires. Son système nerveux central est simple, sans différenciations régionales importantes ; les

nerfs périphériques sont les mêmes partout et se répètent sans changement dans tous les segments ; il n'y a pas d'organes des sens spéciaux ; enfin, primitivement, il n'y a pas de fentes branchiales dans le tronc.

Le tronc a en commun avec la tête d'être parcouru dans toute son étendue par la chorde dorsale et, comme certains auteurs (Hubrecht et d'autres) ont donné le nom de notogénèse à la formation de la partie chordale du corps, on a proposé pour éviter toute confusion d'appeler cormogénèse le développement du tronc proprement dit ; cependant l'expérience a prouvé que cette expression prête, elle aussi, à de graves confusions ; il est donc préférable de l'abandonner et de reprendre le mot notogénèse, plus exact et mieux construit, mais en l'entendant dans le sens de développement du tronc, tout entier mais exclusivement.

En résumé, le corps d'un Vertébré se constitue en trois grandes étapes, qui se succèdent en principe, mais qui, en fait, chevauchent un peu l'une sur l'autre. La première est la gastrulation ; elle aboutit à la formation d'un archentéron dont la paroi, spécialement la voûte, donnera naissance à l'extrémité préchordale de la tête (cerveau antérieur, œil, oreille, fond du pharynx et organes y annexés) ; la transformation de la région archentérique en acromérite s'appelle l'acrogénèse.

Pendant la seconde, le blastopore se ferme excentriquement vers la lèvre caudale qui reste en place ; ainsi s'édifie le deutentéron dont les parois, et spécialement la voûte, parcourront les multiples stades de la céphalogénèse pour édifier la partie chordale de la tête avec tous les organes qu'elle renferme. Enfin dès l'achèvement du deutentéron commence la troisième étape ; elle débute par l'apparition d'une zone de croissance appositionnelle siégeant à l'extrémité postérieure de la voûte deutentérique, au pourtour antérieur et latéral de ce qui reste du blastopore ; grâce à son activité le tronc avec tous ses organes, puis la queue, se construisent progressivement d'avant en arrière, sur le prolongement de la tête.

Ainsi, la tête et le tronc ne sont plus, comme on le dit généralement encore, des diversifications secondaires d'une ébauche unique ; la tête n'est pas un tronc transformé et « adapté » à des fonctions spéciales. Les deux grandes régions du corps des Vertébrés ont chacune leur substratum propre ; elles se surajoutent l'une à l'autre. Aucun fait bien analysé n'empêche de donner un sens phylogénétique à cette notion d'ordre ontogénétique et de l'introduire dans l'évolution des Chordés. Il ne serait pas difficile d'indiquer comment cette évolution a pu se faire ; mais nous l'avons déjà dit, l'interprétation phylogénétique des faits embryologiques doit, pour être scientifique, rester générale ; elle ne peut être qu'un aperçu, une esquisse. A vouloir entrer dans le détail, on risque d'ébranler tout le système.

Les faits et les idées qui viennent d'être exposés recevront tous les développements nécessaires, avec preuves à l'appui, dans les chapitres prochains. Mais, en raison de leur importance, nous réfuterons au préalable, certaines objections qu'il est possible de leur opposer.

On pourrait alléguer que ni l'anatomie ni l'ontogénèse de l'Amphioxus n'apportent d'argument en leur faveur. Nous avons bien vu que chez l'Am-

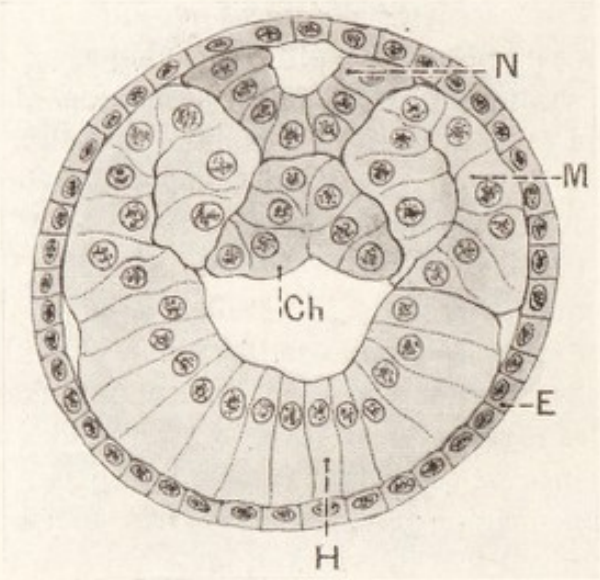
phioxus comme ailleurs, le blastopore en se fermant édifie une voûte deutentérique, mais rien ne prouve que la tête en procède.

A cela on peut répondre que sans doute l'Amphioxus est un Chordé très simple, mais qu'il serait plus exact de dire qu'il est très simplifié. Pour aider à comprendre la morphologie des Vertébrés, l'Amphioxus n'est utile que dans les tout premiers stades de son développement : segmentation, gastrulation et formation des feuillets. Du fait que son œuf est presque complètement privé de deutoplasme, les processus s'y déroulent avec une grande clarté, mais cette étape franchie les caractères d'Amphioxus l'emportent sur ceux des Vertébrés et son ontogénèse devient extrêmement spécifique, aberrante même. On a souvent cherché (Van Wijhe, Legros, etc.) à établir la morphologie comparée de la tête de l'Amphioxus et de celle des Vertébrés, mais sans obtenir de résultat positif. L'asymétrie précoce de la larve, la transformation en bouche de la première fente branchiale gauche (Van Wijhe), la formation d'organes comme la fossette de Kölliker, la glande en massue, etc., n'ont rien d'équivalent chez les Craniotes. Rien non plus chez l'Amphioxus qui rappelle les grands organes des sens : œil, oreille, fosses nasales, ligne latérale, ni les grandes régions du cerveau, ni les placodes des nerfs craniens mixtes dont la présence est cependant constante à partir des Cyclostomes et qui doivent avoir une origine phylogénétique très ancienne. En somme l'Amphioxus est un organisme très intéressant, mais qui a eu une longue évolution propre. Il n'a rien qui ressemble à une tête de Craniote et son tronc n'a avec le leur qu'une similitude d'ordre très général due à une métamérie commune.

Une autre objection est que les trois étapes : acrogénèse, céphalogénèse, notogénèse, ne se dégagent avec une parfaite netteté que de l'embryologie des Amphibiens anoures. S'il est exact qu'elles s'étalent là avec évidence, sous les yeux de l'observateur, il n'est pas vrai de dire que c'est une exception, ni surtout qu'elle est fortuite. On verra bien par la suite qu'on peut, par une analyse minutieuse des faits, les retrouver partout, plus ou moins modifiées, plus ou moins obscurcies, mais présentes pourtant et manifestes par leurs conséquences. Ce qui est troublé, chez la plupart des Vertébrés, c'est l'ordre chronologique de leurs différenciations. On a vu aux chapitres précédents qu'une voûte deutentérique se forme partout ; partout aussi apparaît une zone de croissance appositionnelle. Mais il est parfois difficile de prouver sans conteste que la voûte deutentérique ne donne que la tête et la donne tout entière. La preuve en est faite chez les Amphibiens et chez les Reptiles ; chez les autres Vertébrés, ce n'est encore qu'une forte probabilité. Cela suffit, nous semble-t-il, pour qu'on puisse considérer l'acrogénèse, la céphalogénèse et la notogénèse comme l'expression de lois morphogénétiques fondamentales, applicables à l'ensemble des Craniotes.

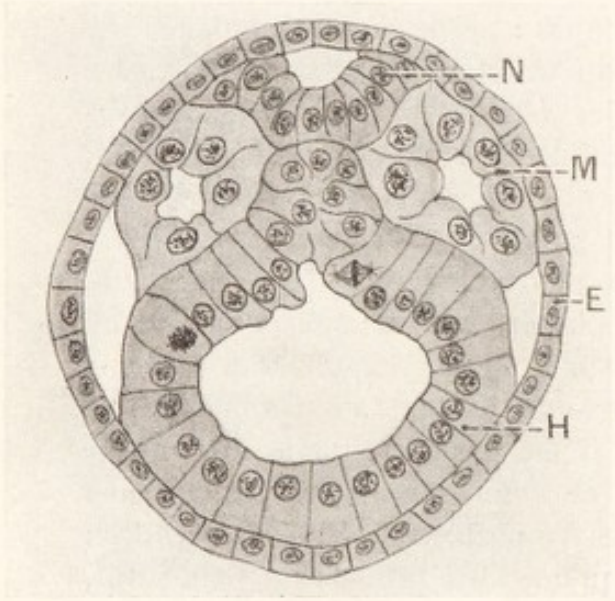
FORMATION DES FEUILLETS, DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL ET DE LA CHORDE DORSALE CHEZ L'AMPHIOXUS

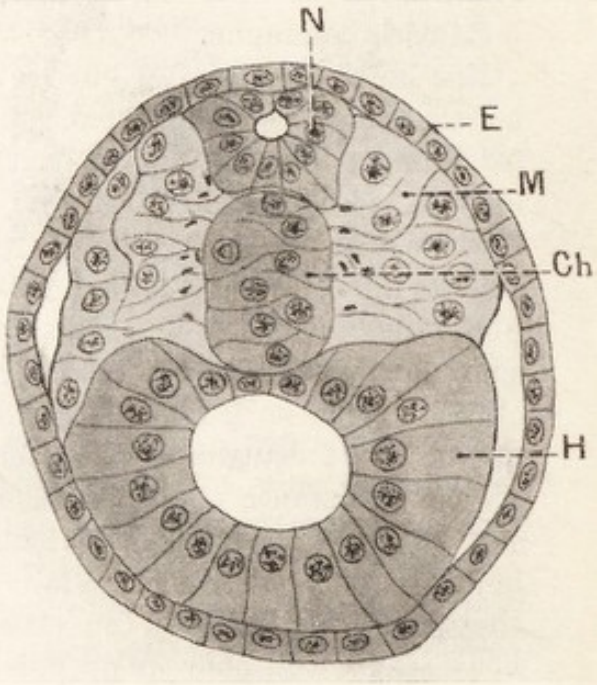
Les premières transformations de la voûte deutentérique s'y présentent avec une grande clarté ; les feuillets s'y délimitent nettement. A ce point de vue spécial l'étude de l'Amphioxus est une excellente base ; aussi nous y attarderons-nous quelque peu.



En coupe (fig. 106), la voûte du deutentéron est une plaque constituée par l'ectoblaste et l'entoblaste accolés ; tous deux sont disposés en un épithélium cylindrique très régulier, dont les éléments sont un peu plus petits et moins chargés d'enclaves que dans le plancher.

Bientôt l'entoblaste de cette plaque dorsale se plisse au milieu dans toute son étendue





Figures 183, 184, 185. — Trois stades de la formation des feuillets et de la chorde chez l'Amphioxus (d'après Cerfontaine). *E*, épiblaste ; *Ch*, chorde ; *H*, hypoblaste ; *M*, mésoblaste ; *N*, tube nerveux.

en une gouttière longitudinale : la gouttière chordale, et de chaque côté de cette dernière, il se soulève également en deux autres gouttières, latérales droite et gauche : les gouttières mésoblastiques (fig. 183) ; mais celles-ci ne

sont pas continues ; examinées suivant le grand axe du deutentéron, elles sont moniliformes, formées en réalité d'une série régulière d'élevures, de petits saccules, séparés par des étranglements. Il se forme ainsi, en un premier temps, quatre ou cinq saccules mésoblastiques sur les côtés de l'ébauche chordale. Dans la suite et au fur et à mesure que l'embryon s'allongera, la gouttière chordale se propagera d'avant en arrière et de nouveaux saccules apparaîtront sur le prolongement des précédents.

Entre temps, les lèvres de la gouttière chordale se rapprochent et se fusionnent, la transformant en un cordon cellulaire plein (fig. 184) ; les saccules mésoblastiques latéraux, par un étranglement progressif, se séparent aussi de l'entoblaste et se closent de toutes parts (fig. 184). Enfin les bords latéraux de l'entoblaste, passant sous le mésoblaste et la chorde dorsale, les séparent de la cavité digestive primitive en lui édifiant une voûte de nouvelle formation (fig. 185).

Toute cette évolution se poursuit régulièrement dans le sens cranio-caudal. Elle est achevée dans la partie craniale de la voûte deutentérique, la chorde y est isolée en un cordon cylindrique, les ébauches mésoblastiques y ont pris la structure de vrais segments primordiaux ou somites, alors qu'elle débute seulement dans les régions caudales. Partout elle aboutit aux mêmes résultats : formation de la chorde dorsale et du mésoblaste, constitution de la cavité digestive définitive.

La chorde est partout une tige régulière et cylindrique de cellules d'abord moulées les unes sur les autres, puis étalées en disques s'empilant d'avant en arrière comme des pièces de monnaie. Chaque saccule mésoblastique reste creusé d'une cavité, qui ne tarde pas d'ailleurs à devenir une fente linéaire ; c'est l'ébauche, paire, symétrique et segmentée du cœlome dorsal ou cavité générale du corps. Il est (fig. 185) limité par un feuillet interne qui longe la face latérale de la chorde et du système nerveux central sus-jacent, et un feuillet externe en rapport avec l'ectoblaste ; le premier est le feuillet splanchnique ou plus simplement splanchnopleure, le second, le feuillet somatique ou somatopleure.

Un peu plus tard, chaque somite mésoblastique se développe dans le sens dorso-ventral, s'insinuant entre les deux feuillets primaires (fig. 185 à gauche) ; ils gagnent la ligne médio-ventrale où les prolongements de droite et de gauche s'accolent l'un à l'autre. Le cœlome s'étend comme eux le long des parois latérales du tube digestif ; il porte dans cette région le nom de splanchnocèle ou cavité viscérale du corps ; les splanchnocèles droit et gauche sont séparés l'un de l'autre, dans le plan médio-ventral, par une lame cellulaire double : le mésentère ventral. Il y a donc à distinguer, dès ce moment, au mésoblaste et au cœlome qui y est contenu, une partie dorsale, en rapport avec la chorde et le système nerveux, et une partie ventrale, entourant le tube digestif. Elles sont primitivement segmentées toutes deux, mais les splanchnocèles de chaque segment ne tardent pas à se confondre en une cavité commune. La partie dorsale reste segmentée jusque chez l'adulte et persiste donc à l'état de somites. Son feuillet splanchnique se modifie dans toute sa partie moyenne et dorsale ; ses cellules s'allongent en de longs

prismes et bientôt des fibrilles musculaires y prennent naissance. Son feuillet somatique s'aplatit sur lui en une sorte de revêtement que l'on peut appeler aponévrotique. On appelle *myotome* cette portion du somite, et myocèle le cœlome virtuel qui y est contenu.

On donne d'autre part le nom de lames latérales aux parois somatique et splanchnique du splanchnocèle. Entre le myotome et la plaque latérale s'étend une petite région intermédiaire qui les met en continuité entre eux. C'est la pièce intermédiaire ou pédicule du somite. Elle est segmentée chez l'Amphioxus et chez presque tous les Vertébrés. Du point où son feuillet splanchnique se continue dans le myotome, partira ultérieurement un diverticule en forme de bourgeon qui s'étalera dans le sens ventro-dorsal le long de la chorde et du système nerveux : c'est le sclérotome. Quant au reste de la pièce intermédiaire, son évolution est variable. Chez les Vertébrés, et dans le tronc seulement, elle intervient surtout dans la formation de l'organe excréteur ; aussi la désignerons-nous dès maintenant sous le nom de néphrotome.

Nous venons d'examiner et de classer les régions du mésoblaste. Nous ferons dans la suite un large usage de la nomenclature qui a été établie. Elle doit pourtant être complétée. Il résulte de la description et de l'examen des figures, que la chorde dorsale et le mésoblaste ne sont en réalité que les parties dorsales de l'entoblaste deutentérique qui se sont séparées pour poursuivre une évolution autonome. Ce qui reste du feuillet interne primaire de la larve passe sous la chorde et les ébauches du feuillet moyen, pour reconstituer une paroi dorsale complète à la cavité qui délimitait l'entoblaste, et qui, de ce fait, n'est plus le deutentéron mais bien la cavité digestive définitive (fig. 185). La couche cellulaire qui la délimite est, dès maintenant, définitive elle aussi. Nous lui donnerons le nom d'hypoblaste.

Tandis que l'entoblaste subit ces modifications, l'ectoblaste ne reste pas inactif. Au-dessus de la chorde, il s'épaissit en une plaque médullaire ou neurale, qui bientôt se déprime en une gouttière. Les bords de cette gouttière se détachent du reste de l'ectoblaste qui, passant au-dessus d'elle, se reconstitue en une couche continue (fig. 183, 185). Enfin, la gouttière médullaire se reploie dorsalement en un tube médullaire superposé à la chorde. Le tube médullaire est l'ébauche du système nerveux central et périphérique ; il n'est qu'une partie de l'ectoblaste qui s'est invaginée dans la profondeur et séparée du reste. Celui-ci n'est plus qu'une lame épithéliale formant un revêtement continu sur toute la surface de l'embryon ; nous l'appellerons épiblaste.

Le tube médullaire, comme la chorde et le mésoblaste, se forme progressivement dans le sens cranio-caudal. A son extrémité antérieure, sa fermeture est pourtant assez tardive et, pendant un certain temps, il communique en ce point avec l'extérieur par un orifice, qui est le neuropore. A son extrémité postérieure, il rejoint la zone de croissance préblastoporale où la différenciation n'est pas encore faite et, par l'intermédiaire du petit pertuis qui est le dernier vestige du blastopore, il s'ouvre dans la cavité digestive ; ce point de continuité est le canal neurentérique. Il s'oblitère dans la suite.

Nous avons laissé de côté la région archentérique de la larve d'Amphioxus.

C'est parce que, comme nous l'avons déjà dit, l'acrogénèse y suivant un tout autre cours que chez les Vertébrés, n'a pour nous aucun intérêt ; les organes qui s'y forment n'ont que de lointaines homologies avec ceux des Craniotes et sont dépourvus de toute valeur interprétative. Nous n'avons en effet décrit quelques stades du développement de l'Amphioxus que parce qu'ils permettent, au seuil de ce livre, de fixer clairement la portée d'un certain nombre de notions et de noms dont il sera fait constamment usage par la suite. Nous avons vu que l'ectoblaste se transforme en épiblaste en abandonnant l'ébauche médullaire ; que l'entoblaste, en même temps que la chorde s'en détache, donne naissance à un nouveau feuillet, moyen, pair et segmenté définitivement dans sa partie dorsale, le mésoblaste, et que ce qui en reste forme, en qualité d'hypoblaste, la paroi du tube digestif définitif.

Tous ces faits, extrêmement nets chez l'Amphioxus, sont bien connus depuis longtemps (Hatschek, Cerfontaine, Legros). La nomenclature que nous avons adoptée n'est pas la seule qui soit en usage et il en résulte dans la science une confusion regrettable. Nous nous y tiendrons strictement dans tout notre exposé, parce qu'elle est simple, claire et paraît bien répondre aux faits. Ce que nous appelons épiblaste est appelé par d'autres épiderme, ectoderme, exoderme, etc. ; notre hypoblaste est l'endoderme, ou l'entoderme de certains auteurs et ainsi de suite. Dans la systématisation du mésoblaste, nous avons préféré nous en tenir à sa subdivision en myotome, sclérotome, pièce intermédiaire ou néphrotome et lames latérales, plutôt que d'y distinguer un épimère, un mésomère et un hypomère (Van Wijhe) qu'il est moins aisé de suivre et de retrouver dans toute la série des Vertébrés.

Enfin, pour terminer ce chapitre, nous dirons un mot de l'entérocœlie des Chordés. On sait qu'on a divisé les Métazoaires en entérocœliens et en schizocœliens (O. et R. Hertwig) selon que leur cœlome est un diverticule de la cavité digestive primitive, ou une cavité secondairement creusée dans un feuillet moyen composé d'une masse pleine de cellules ; chez les entérocœliens, le mésoblaste est une évagination creuse de l'entoblaste ; chez les schizocœliens il naît par clivage, par délamination, ou encore par prolifération localisée ou diffuse ; on lui donne alors le nom de mésenchyme. Ce sont les lacunes interstitielles de ce mésenchyme qui forment le cœlome. Il est clair que l'Amphioxus est un entérocœlien, et si l'on admet qu'il s'est détaché très tôt de la souche des Chordés, ceux-ci le sont aussi, du moins en principe. Nous verrons pourtant que le type entérocœlien du développement du mésoblaste s'est complètement perdu à partir des Cyclostomes, et nous ajouterons même que le désir qu'ont eu beaucoup d'auteurs (O. Hertwig, C. Rabl, etc.) de retrouver à tout prix des diverticules cœlomiques chez les embryons de Vertébrés, a engagé bien des recherches dans une voie infructueuse et retardé la saine compréhension du feuillet moyen. D'ailleurs schizocœlie et entérocœlie ne s'opposent pas formellement l'une à l'autre ; elles ne sont que des variantes d'un processus dont le résultat est le même partout : la formation d'une cavité séreuse dans laquelle baignent et se meuvent les viscères ; quelle que soit son origine, cette cavité a toujours la même signification.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Voir les travaux cités dans les index des deux chapitres précédents, et en outre : Hatschek, *Morph. Jahrb.*, XXXV, 1906 ; XXXIX, 1909 ; XL, 1910. — Kupffer, *Arch. mikr. Anat.*, XXXV, 1890. — Legros, *Arch. Anat. micr.*, I, 1907 ; II, 1908. — Van Wijhe, *Petrus Camper*, I, 1901 ; IV, 1906 ; *Arch. mikr. Anat.*, XXXIII, 1889. — Marcus, *Morph. Jahrb.*, XL, 1909.

En ce qui concerne la notion des trois étapes ontogénétiques et leur signification : A. Brachet, *Arch. biol.*, XXIII, 1907 et XXIX, 1914. Les principaux travaux ayant pour objet des idées du même ordre sont : Assheton, *Quart. Journ. micr. Sc.*, XXXVII, 1895 ; *anat. Anz.*, XXVII, 1905 ; *Quart. Journ. micr. Sc.*, LIV, 1910. — De Lange, *Anat. Anz.*, XLII, 1912 ; XLIII, 1913, *Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen.*, XIV, 1916. — Hubrecht, *Anat. Anz.*, XXVI, 1905 ; *Quart. Journ. micr. Sc.*, LIII, 1908.

CHAPITRE II

PREMIÈRES ÉTAPES DE L'ACROGÉNÈSE, DE LA CÉPHALOGÉNÈSE ET DE LA NOTOGÉNÈSE CHEZ LES VERTÉBRÉS ANAMNIOTES. — FORMATION DES FEUILLETS DÉFINITIFS ET DES ORGANES AXIAUX.

L'étude de l'Amphioxus, qui a été faite au chapitre précédent, n'avait d'autre objet que de jeter les bases d'une étude plus détaillée et d'établir une nomenclature uniforme et commode. Dès que l'on passe à l'embryologie des Vertébrés, de profondes modifications et surtout de grandes complications surgissent.

Tous les Vertébrés sont aussi des animaux segmentés, c'est-à-dire que leur corps est formé d'une série de métamères placés les uns derrière les autres. Cette métamérie s'extériorise surtout par l'existence des somites mésoblastiques et des nerfs qui s'y rendent. Mais tandis que chez l'Amphioxus la segmentation du mésoblaste est primaire et, au début, totale, attendu que la métamérie des lames latérales ne s'efface que secondairement, chez tous les Vertébrés le mésoblaste apparaît d'abord comme une masse continue, dont la partie dorsale seule se subdivise, par la suite, en somites. Il n'y a jamais chez les Vertébrés, dans toute l'étendue du tronc, que les myotomes, les sclérotomes et, jusqu'à un certain point, les pièces intermédiaires qui soient métamériques.

Il n'y a d'exception que dans la région branchiale où, à des stades relativement tardifs, les parties latérales du mésoblaste sont découpées en tranches segmentées par les sacs viscéraux hypoblastiques.

Mais ce n'est pas là le seul caractère différentiel de la tête. Le tube médullaire y devient le cerveau, auquel de puissants nerfs craniens et de volumineux organes des sens sont annexés. L'apparition d'un squelette rigide y rend inutile la musculature striée dorsale, tandis que les arcs branchiaux doivent en être pourvus.

Par leur constitution, la tête et le tronc sont donc fort différents, et ces différences ne portent pas seulement sur l'organogénèse, mais encore sur une foule de détails, bien plus précoces, de la formation des feuillets et de la chorde. C'est, en grande partie, pour avoir méconnu les deux étapes : céphа-

logénèse et notogénèse, et leurs aspects particuliers, que les auteurs ont donné du développement du mésoblaste des descriptions si divergentes; les uns l'ayant étudié à la voûte deutentérique, les autres dans le tronc futur, et tous ayant voulu généraliser les résultats d'observations partielles.

Dans la description qui va suivre, nous prendrons comme type les Amphibiens et ils nous serviront de point de départ pour parcourir la série des Vertébrés. Nous commencerons par eux, de préférence aux Cyclostomes, parce que les faits y sont mieux connus et s'y présentent avec un maximum de clarté.

AMPHIBIENS URODÈLES ET ANOURES

Ils ont été tant étudiés, et depuis si longtemps, que les faits observés offrent toute garantie d'exactitude et que les divergences ne portent guère que sur des points d'interprétation (Stricker, Götte, O. Schultze, Van Bambeke, O. Hertwig, Bellonci, Schwink, Houssay, Seeman, Goodale, D. de Lange jr, Ruffini, etc., etc.).

Nous avons laissé l'œuf de grenouille à un stade où le deutentéron s'est constitué, délimité ventralement par l'amas des grosses cellules vitellines et dorsalement par une voûte dont l'entoblaste, beaucoup plus mince, est formé de deux ou trois couches de cellules petites, riches néanmoins en deutoplasme et chargées de pigment. En avant il se continue, en s'épaississant un peu, dans l'entoblaste de la voûte archentérique, plus épais, composé de cellules plus volumineuses et plus nombreuses (fig. 122). La limite entre les deux est distinctement marquée, chez les Anoures, par le bord postérieur du repli cérébral transverse et, plus tard, par l'extrémité antérieure de la chorde dorsale. Chez les Anoures, et c'est ce qui fait leur valeur démonstrative exceptionnelle, rappelons que l'écusson médullaire déjà indiqué à ces stades, est tout entier deutentérique, à l'exception du repli cérébral transverse. En arrière, l'ectoblaste et l'entoblaste deutentériques se continuent l'un dans l'autre autour de la lèvre craniale du blastopore. Il n'y a pas trace à ce moment de la zone de croissance appositionnelle qui sera l'origine du tronc.

Les premières différenciations commencent avant même que ne soit atteint le stade que nous venons de décrire et elles siègent d'abord exclusivement dans l'entoblaste deutentérique ; les parois archentériques (abstraction faite du repli cérébral transverse) ne se modifieront que plus tardivement. Nous en passerons en revue les principaux stades, d'abord chez les Urodèles, puis chez les Anoures.

L'entoblaste deutentérique, dans l'embryon d'Axolotl (fig. 186) à un stade où le blastopore est déjà réduit à un petit orifice, comporte trois à quatre couches de cellules lâchement unies et légèrement pigmentées. Mais bientôt, les plus externes de ces cellules se décollent et se séparent de la couche profonde qui reste en place pour former la paroi immédiate de la cavité deutentérique. Par une sorte de délamination, l'entoblaste se dédouble donc en un

hypoblaste et une bande mésoblastique interposée entre lui et l'ectoblaste. Dans le plan médio-dorsal cette délamination ne se produit pas tout d'abord. Mais bientôt cependant, à droite et à gauche de ce plan, le mésoblaste se limite par un contour régulier le long d'une crête entoblastique qui sépare ainsi l'une de l'autre les bandes mésoblastiques latérales (fig. 187 *a*). Cette crête médiane, dans laquelle la cavité deutentérique s'engage en une légère gouttière, est l'ébauche de la chorde dorsale. Les lèvres de la gouttière se rapprochent et se soudent, et la crête chordale se détache, formant un cordon cellulaire plein, libéré de toutes parts, sous lequel passe une traînée de cellules cubiques, hypoblastiques par leur origine et leur topographie. Les différences avec l'Amphioxus ne sont donc pas très sensibles en ce qui concerne la chorde (fig. 187 *b*).

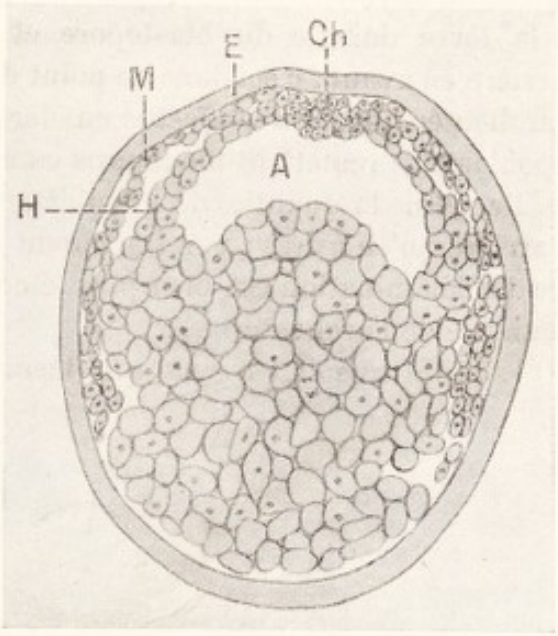
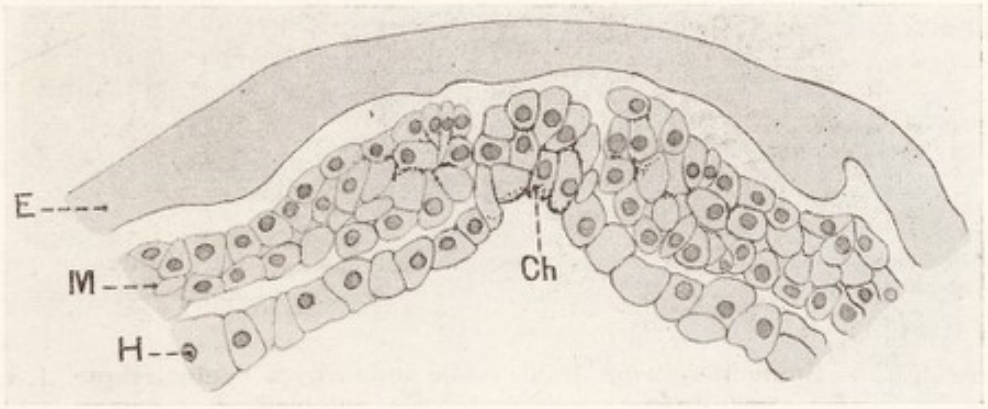
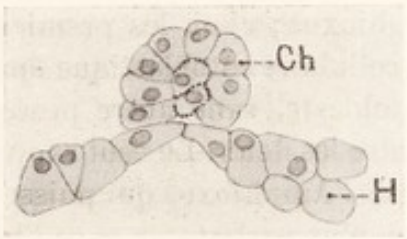


Figure 186. — Axolotl. Coupe transversale de la région deutentérique. *A*, archentéron ; *E*, *H*, *M*, épiblaste, hypoblaste, mésoblaste. *Ch*, ébauche chordale.





Figures 187 a et b. — Axolotl. Voûte deutentérique. Isolement de la chorde et du mésoblaste. Même légende.

Mais la formation du mésoblaste n'est pas limitée aux parties dorsales du deutentéron ; le long de ses parois latérales et le long aussi de la surface de la masse entoblastique vitelline (fig. 186) elle se poursuit par le même processus : les cellules entoblastiques superficielles se détachent et s'assemblent en un feuillet moyen. Dans les parties caudales du deutentéron, au voisinage du blastopore, la délamination atteint même la ligne médio-ventrale, isolant de l'entoblaste vitellin compact, un manchon mésoblastique interrompu seulement par la chorde (fig. 119).

Ce processus, tel qu'il vient d'être décrit, ne se produit pas simultanément dans toute la voûte deutentérique ; il commence au niveau ou un peu en avant de la lèvre dorsale du blastopore et se propage de là, très rapidement, d'arrière en avant ; c'est donc au point de continuité des voûtes deutentérique et archentérique qu'il s'effectue en dernier lieu : là, chorde, mésoblaste et hypoblaste se remettent longtemps en continuité, et l'entoblaste se reconstitue. De même la quantité de mésoblaste formé est beaucoup plus importante en arrière qu'en avant ; non seulement le feuillet est plus épais, mais la surface de délamination est bien plus étendue au voisinage du blastopore qu'à proximité de l'archentéron.

Quoi qu'il en soit, on voit que l'isolement du mésoblaste s'accomplit très

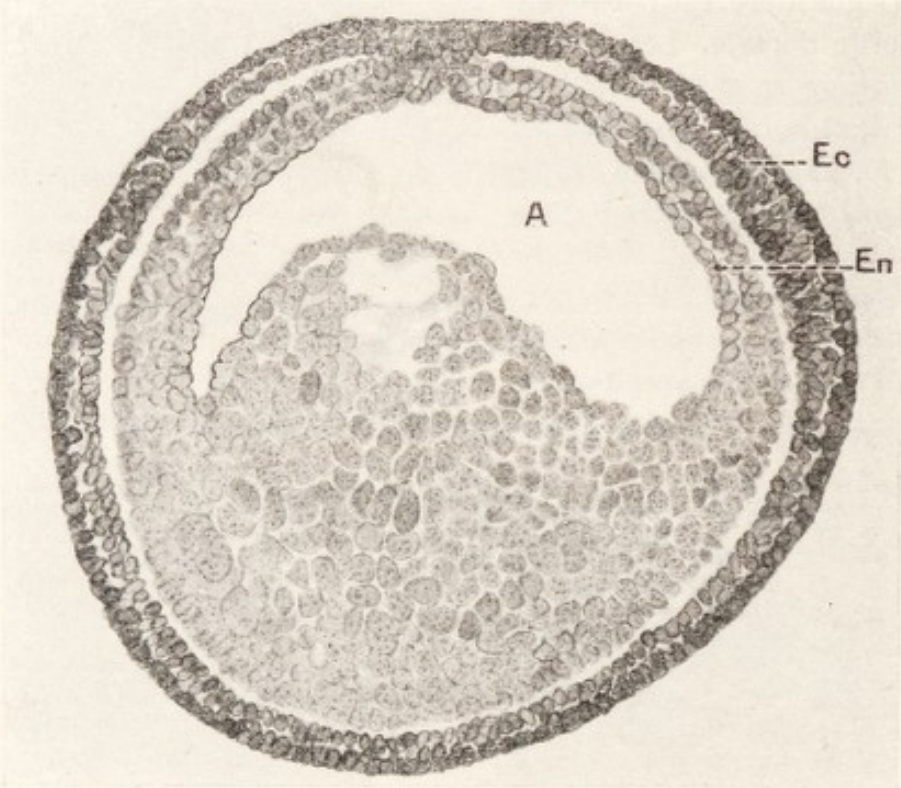


Figure 188. — Grenouille. Coupe transversale de la région deutentérique. *A*, archentéron ; *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste.

différemment chez les Urodèles et chez l'Amphioxus ; chez les premiers, il n'y a sûrement pas d'entérocœlie : une masse cellulaire entoblastique épaisse et stratifiée se dédouble en mésoblaste et hypoblaste, sans autre processus morphologique que l'apparition d'une fente entre les deux. Le seul rappel de l'origine exclusivement dorsale du mésoblaste de l'Amphioxus qui puisse être décelé chez l'Axolotl, est sa continuité un peu plus persistante avec l'hypoblaste sur les côtés de la chorde. Les faits autorisent à conclure que l'entoblaste deutentérique contient en lui-même, dès sa formation, par une sorte de prédifférenciation (Ruffini), les matériaux des deux feuillets dans lesquels il se décomposera.

Les différences avec l'Amphioxus sont plus accentuées encore chez les

Anoures : ici, mésoblaste, hypoblaste et chorde dorsale se forment presque en même temps, comme d'un seul bloc. Le long des flancs de l'entoblaste dans toute l'étendue du deutentéron, le long aussi de son pourtour ventral dans

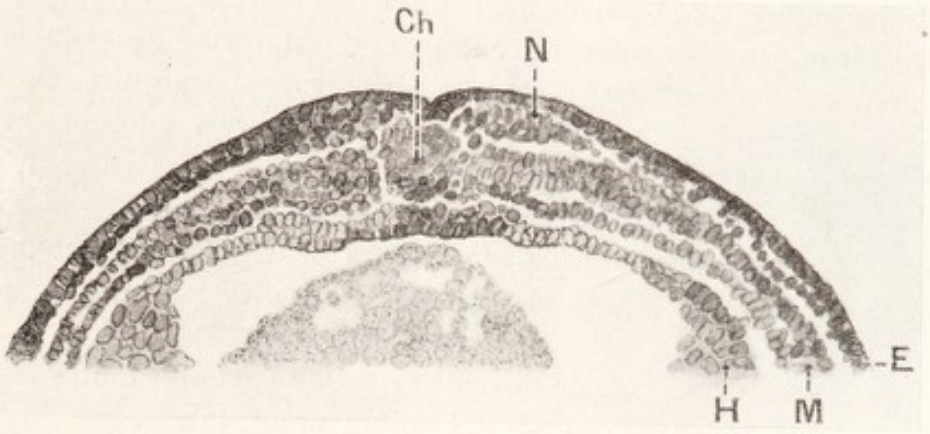


Figure 189. — Grenouille. Coupe transversale à l'union de la zone de croissance et de la région deutentérique. *E*, *H*, *M*, *Ch*, comme précédemment. *N*, plaques médullaires primaires.

toute la partie qui avoisine le blastopore, le mésoblaste s'isole en une bande épaisse, compacte, par un véritable clivage, laissant sous lui l'hypoblaste. Dorsalement, dans le milieu de la voûte, le même clivage se produit, à peine un peu plus tardivement, et il isole de l'hypoblaste, réduit là à une simple rangée de cellules, une plaque transversale continue réunissant entre elles les bandes mésoblastiques latérales. Au centre de cette bande on remarque un amas plus compact, qui se délimite rapidement sur tout son pourtour : c'est la chorde dorsale (fig. 188, 189, 190).

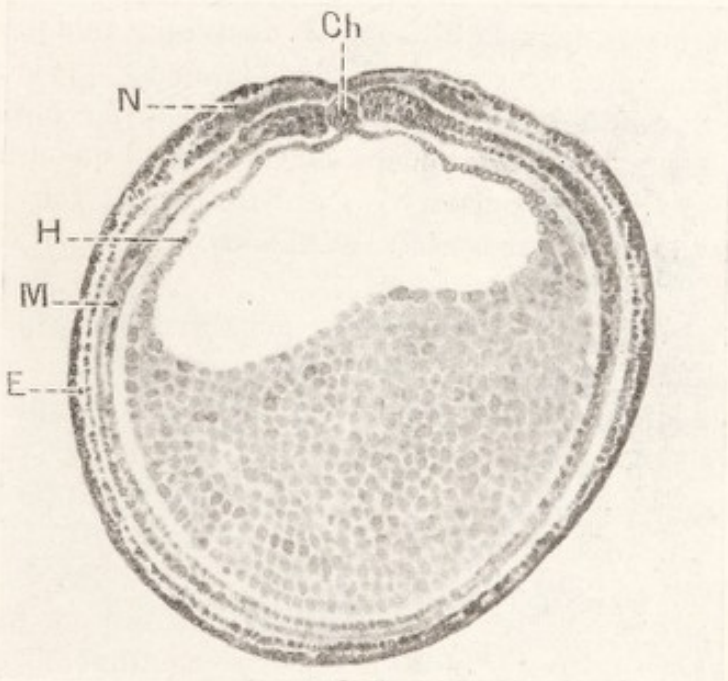


Figure 190. — Grenouille. Coupe transversale de la région deutentérique. Même légende que pour la fig. précédente.

Mésoblastogénèse et chordogénèse se font donc ici en raccourci, par simple clivage et orientation des cellules ; et il est tout à fait illusoire de chercher malgré tout, comme certains auteurs l'ont tenté (O. Hertwig), le moindre vestige de diverticules cœlomiques. Il résulte encore de cette condensation du développement que, dans la majeure partie de la

région deutentérique, le mésoblaste des lames latérales se forme sur place, aussi bien que celui des futurs somites ; qu'au moment de sa formation, le mésoblaste est compact, sans trace d'une fente cœlomique qui n'apparaîtra que plus tard, par simple creusement ; enfin que le mésoblaste a les caractères histologiques de la partie de l'entoblaste dont il provient. A la voûte du deutentéron, sur les côtés de la chorde, il est formé de cellules petites, pigmentées, ne contenant que de fins grains deutoplasmiques ; au fur et à mesure qu'on s'éloigne de cette région, sur les parois latérales et la face ventrale de la masse d'hypoblaste vitellin, les cellules grandissent, se chargent de plaquettes deutoplasmiques de plus en plus grosses, en même temps que la pigmentation diminue ; en ce point les cellules sont exactement semblables à celles de l'hypoblaste sous-jacent, dont elles ne se distingueraient pas sans la mince fente de clivage qui les sépare (fig. 190). Bientôt, la structure histologique du mésoblaste devient la même partout ; toutes les cellules prolifèrent, utilisent leurs réserves et se pigmentent, tandis que l'hypoblaste vitellin compact reste plus longtemps inerte. C'est d'ailleurs un fait remarquable, fréquemment observé chez les Amphibiens, que l'activité cellulaire, surtout quand elle se traduit par des mitoses répétées et une utilisation des réserves intracytoplasmiques, s'accompagne de l'accumulation de pigment dans le corps cellulaire. C'est même là, comme nous le verrons, un précieux criterium pour la détermination des zones formatrices.

Pendant que l'entoblaste de la voûte deutentérique se transformait en chorde dorsale, mésoblaste et hypoblaste, l'ectoblaste se modifiait peu. Epais et formé de deux ou trois strates de cellules cubiques ou polyédriques, la plus superficielle de ces couches, plus pigmentée que le reste, devient aussi nettement plus distincte ; ses cellules s'unissent plus étroitement et elle mérite parfaitement le nom de couche de revêtement qu'on lui a donné (fig. 188). Les anciens embryologistes l'appelaient feuillet corné, le reste de l'ectoblaste étant le feuillet sensoriel ; l'utilité de ces désignations spéciales ressortira de la suite du développement.

A la fin de la période que nous venons de décrire un autre processus débute : l'ectoblaste, à droite et à gauche du plan médio-dorsal, s'épaissit en deux larges plaques médullaires primitives, réunies par une plaque commissurale plus mince, déprimée en gouttière et reposant sur l'ébauche chordale (fig. 190). D'abord peu accusées en arrière, les plaques médullaires augmentent de volume et d'étendue vers l'avant et atteignent leur maximum au niveau du repli cérébral transverse, c'est-à-dire au point où la voûte deutentérique se réfléchit dans la voûte archentérique (fig. 122) ; là elles se recourbent brusquement en dedans pour se continuer directement l'une dans l'autre (comparer aussi avec la fig. 124). Dans la formation de ces plaques, le feuillet sensoriel de l'ectoblaste intervient seul.

Apparition de la zone de croissance notogénétique. Formation des feuillets dans la zone troncale. — Nous n'avons étudié jusqu'ici que la région deutentérique, c'est-à-dire celle où se formera la tête de l'embryon. Mais au moment où s'y achèvent la différenciation des feuillets et de la chorde, la zone blastoporale entre à son tour en activité. Ici encore, les dis-

positions sont fort analogues chez les Urodèles et chez les Anoures et, si chez ces derniers les faits affectent une allure plus frappante, c'est pour des raisons toutes contingentes et d'assez minime importance.

On peut distinguer au stade qui nous occupe, dans l'étroit orifice circulaire du blastopore de l'Axolotl ou de la grenouille, une lèvre craniale formant le bord terminal du deutentéron, deux lèvres latérales et une caudale ; cette délimitation est un peu artificielle, mais elle est très commode. Le long des lèvres latérales (fig. 191) règne une courte fente archentérique étroite, délimitée à sa voûte par un entoblaste épais de trois ou quatre couches cellulaires, en continuité en dehors avec les grosses cellules vitellines ; les plus superficielles de ces dernières et de l'entoblaste archentérique, ne tardent pas à s'isoler en une couche relativement épaisse de mésoblaste, laissant sous elle l'hypoblaste définitivement constitué (fig. 192) ; au niveau de la lèvre blastoporale, l'ectoblaste, le mésoblaste et l'hypoblaste se remettent en continuité. Dès ce moment, l'activité cellulaire se montre particulièrement grande dans cette région ; tout y dénote une prolifération intense : bandes mésoblastiques plus épaisses que dans la région deutentérique, cellules constitutives plus petites, très pigmentées, à enclaves deutoplasmiques réduites, présence de mitoses nucléaires nombreuses.

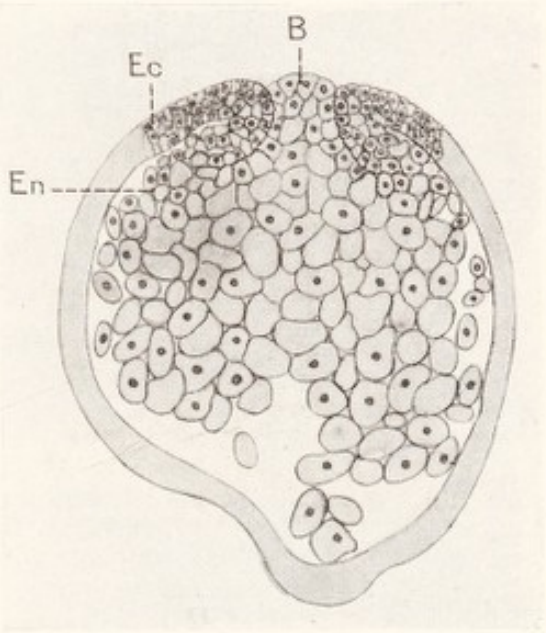


Figure 191. — Axolotl. Coupe entamant les lèvres latérales du blastopore. *B*, bouchon vitellin ; *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste.

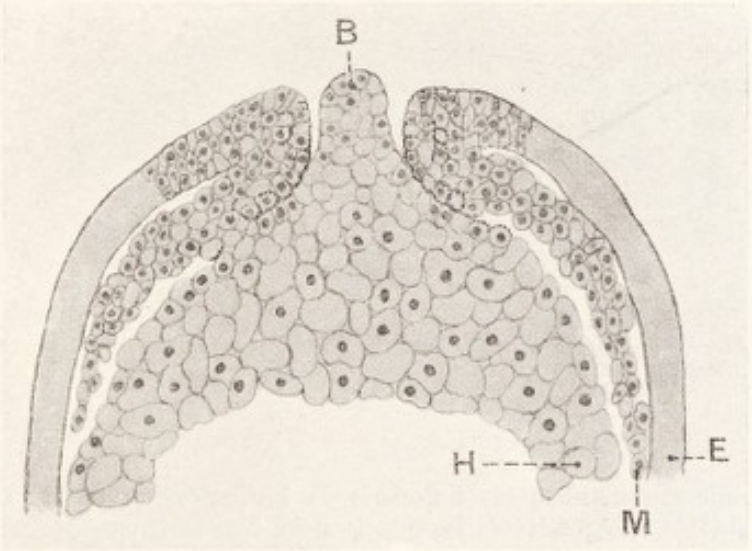


Figure 192. — Axolotl. Lèvres latérales du blastopore à un stade plus avancé. *E*, épiblaste ; *H*, hypoblaste ; *M*, mésoblaste.

Sur des embryons plus âgés, où le bouchon vitellin a disparu, où le blastopore n'est plus qu'un fin pertuis (fig. 193), les lèvres latérales sont plus épaisses encore ; les fentes archentériques ne se sont pas étendues, mais leur voûte tout entière prolifère et la mésoblastogénèse y est très abondante. Elle l'est

plus encore sur les coupes qui entament la lèvre antérieure (fig. 194) qui s'est constituée par le fusionnement, dans le plan médian, des parties antérieures des lèvres latérales du stade précédent.

Un peu de mésoblaste se forme aussi, toujours par le même processus, le

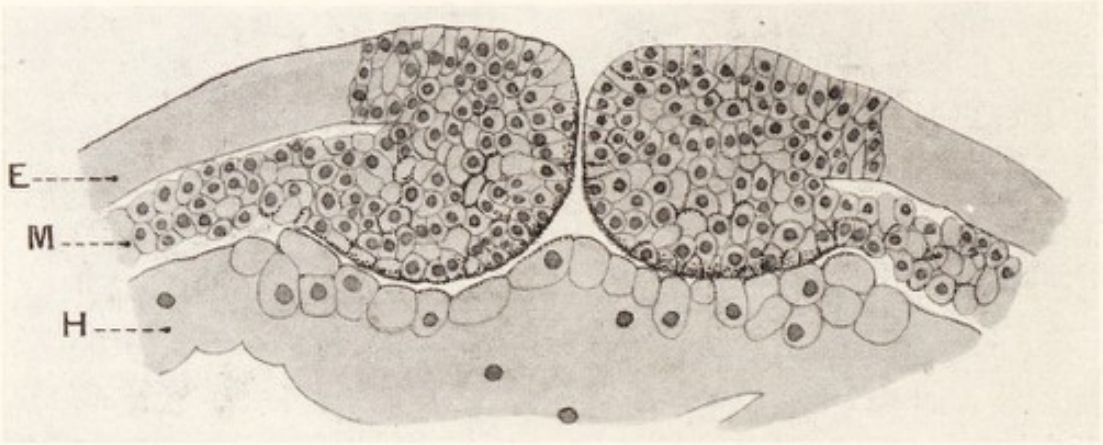


Figure 193. — Axolotl. Lèvres latérales du blastopore dans la zone de croissance notogénétique. Même légende.

long de la lèvre blastoporale caudale et se mélange aux éléments de même ordre de la région deutentérique.

En résumé, la lèvre craniale et les parties voisines des lèvres latérales du blastopore sont devenues des zones d'active prolifération ; le mésoblaste y est épais, compact ; la voûte des fentes archentériques latérales (fig. 193) et de

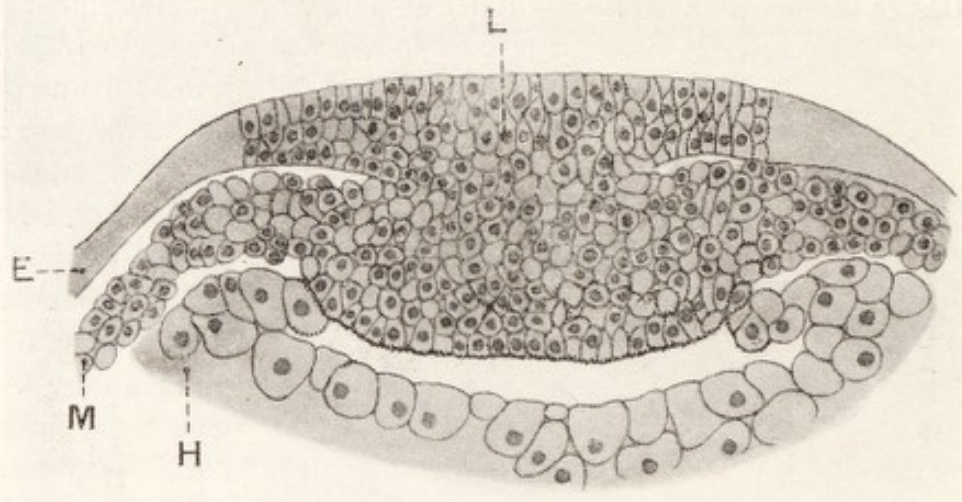


Figure 194. — Axolotl. Coupe entamant la lèvre dorsale du blastopore ; zone de croissance. Même légende. *L*, ligne primitive.

la fente deutentérique qui se constitue par leur réunion (fig. 194) sont des centres mésoblastogènes extrêmement actifs. En d'autres termes, la zone de croissance appositionnelle entre en jeu et à ses dépens va se faire la notogénèse.

La lèvre dorsale du blastopore, quand elle se constitue par la soudure des

lèvres latérales droite et gauche, est en réalité le point où le mésoblaste, sous forme de deux bandes latérales, l'ectoblaste, réparti en deux plaques latérales, et l'hypoblaste se mettent en continuité (comparer fig. 191 à 194).

Les trois feuillets sont épais et prolifèrent intensément ; tous contribuent à préparer la croissance dont l'embryon va être le siège à partir de ce moment. Or, à des stades un peu plus avancés que ceux dont il vient d'être question, quand commence la croissance en longueur, elle s'indique par l'allongement de la zone dont elle procède. La lèvre craniale du blastopore, zone de continuité et de prolifération des feuillets à la face dorsale de l'embryon, s'étend dans le plan médian sagittal en une *ligne* de soudure qui va de l'extrémité postérieure de la région céphalogénétique (deutentéron) jusqu'aux lèvres latérales du blastopore, sur une distance qui croît progressivement jusqu'à atteindre, chez la grenouille, deux ou trois dixièmes de millimètre. Tout le long de cette ligne, l'aspect, en coupe transversale, est tel qu'il est représenté dans la figure 194 et tel aussi, par conséquent, qu'on l'observe dans la ligne

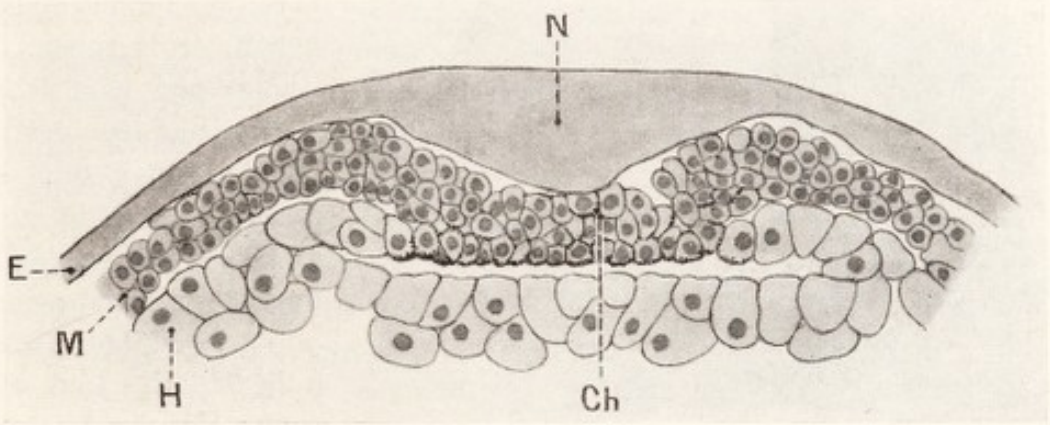


Figure 195. — Axolotl. Coupe passant en avant de la ligne primitive. Même légende. *Ch*, chorde ; *N*, plaque médullaire.

primitive d'un embryon d'Amniote. De même que, chez ces derniers, nous avons vu la ligne primitive, après la formation du canal blastoporal, allonger celui-ci vers l'arrière, en se différenciant dans le sens cranio-caudal, de même, chez les Urodèles et les Anoures, la ligne de néoformation que nous venons de décrire va se réduire peu à peu parce qu'elle s'effacera d'avant en arrière, plus vite qu'elle ne s'étendra d'arrière en avant. A des stades avancés, il n'en restera plus que l'extrémité voisine du pertuis blastoporal : elle passera bientôt dans le bourgeon caudal et le constituera même presque tout entier.

Cet effacement, ou plutôt cette transformation de la ligne primitive, s'opère de la façon suivante. L'ectoblaste s'isole d'abord par une ligne nette (fig. 195), tout en s'épaississant en une ébauche médullaire où se formera le système nerveux. Puis bientôt, sous lui, la chorde, le mésoblaste et l'hypoblaste se délimitent. On voit parfaitement (fig. 189 et 195), que la chorde apparaît dans l'axe de la ligne primitive ; elle est volumineuse, épaisse, s'effile en avant pour se continuer dans la chorde céphalique (deutentérique) notablement plus mince. Les bandes mésoblastiques qui la longent sont épaisses aussi

et on y trouve beaucoup de cellules en mitose ; l'hypoblaste dorsal enfin, caractérisé par des cellules nombreuses et petites, forme un revêtement complet à la cavité digestive et latéralement, par transitions brusques, se continue dans les grosses cellules chargées d'enclaves qui proviennent de l'entoblaste vitellin.

Ainsi se constitue l'ébauche de la partie dorsale du tronc de l'embryon. Ses limites peuvent être très exactement repérées à certains stades sur les coupes sagittales (fig. 196). Elle tranche visiblement sur le reste, par la pigmentation plus forte des éléments qui la composent et par l'épaisseur de la chorde et du mésoblaste. Cette pigmentation caractérise, chez les Amphibiens, l'activité cellulaire et perdure encore quelque temps après que celle-ci s'est atténuée ; elle est donc un criterium précieux pour la délimitation topographique des régions formatrices. C'est ainsi qu'on peut reconnaître sur la figure 196, dans la région dorsale de l'embryon, trois zones, distinctes par leur origine comme par leur destinée ultime, ainsi que cela ressortira dans la suite : *a*) la zone archentérique ou acrogénétique ; elle est petite, étroitement limitée à l'extrémité tout antérieure du corps, et son ectoblaste est fortement épaissi par le repli cérébral transverse, tandis que son entoblaste n'a encore subi aucune modification importante ; *b*) la zone deutentérique ou céphalogénétique, beaucoup plus longue, à cavité digestive vaste et dilatée. La chorde, le mésoblaste et l'hypoblaste s'y sont délimités d'arrière en avant, sans que cette délimitation ait été précédée d'une prolifération quelque peu active des éléments de l'entoblaste ; aussi les feuillets sont-ils clairs, peu pigmentés et minces ; la chorde, à son extrémité antérieure, se remet en continuité avec l'hypoblaste en dessous, le mésoblaste sur les côtés et à ce niveau l'entoblaste primitif se reconstitue ; *c*) la zone de croissance appositionnelle ou notogénétique, moins longue que la précédente, mais qui plus tard la dépassera beaucoup en étendue. Elle se distingue par la pigmentation beaucoup plus intense de l'hypoblaste, du mésoblaste et de la chorde qui, sur la majeure partie du trajet, sont encore confondus en un entoblaste épais alors que l'ectoblaste s'est déjà rendu indépendant. L'isolement des feuillets et de la chorde s'y fait d'avant en arrière

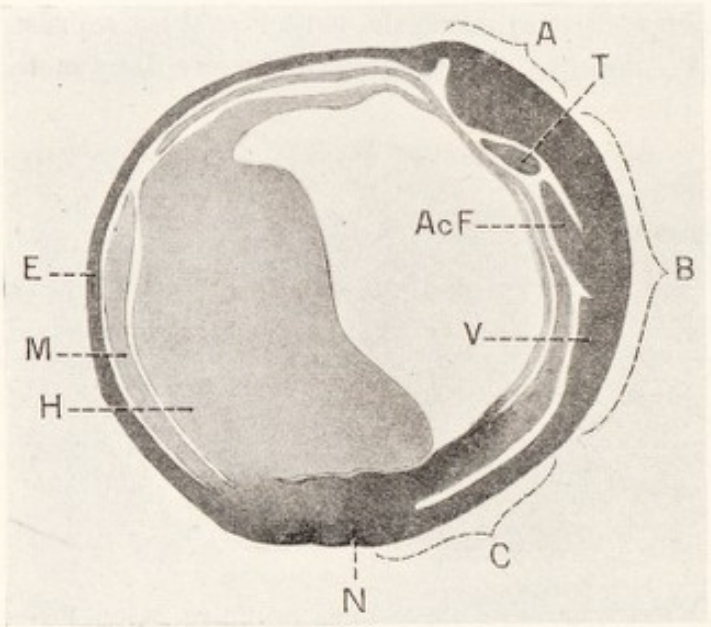


Figure 196. — Grenouille. Coupe sagittale. Même légende que précédemment. *A*, zone archentérique ; *B*, zone deutentérique ; *C*, zone notogénétique. *R*, repli cérébral transverse ; *T*, trijumeau ; *AcF*, acoustico-facial ; *V*, vague ; *N*, canal neurentérique.

(dans le sens cranio-caudal), et leur mise en continuité au voisinage du blastopore y sera longtemps persistante. C'est dans la zone notogénétique que le mésoblaste est le plus abondant et la chorde la plus épaisse ; la notogénèse à ses débuts consiste donc, essentiellement, en une mésoblastogénèse dont l'intensité maxima est à la voûte du tube digestif, de chaque côté de la chorde (fig. 189 et 195). La prolifération des cellules du mésoblaste, la pigmentation du corps cytoplasmique et la diminution de volume des grains deutoplasmiques qui en résultent, donnent aux éléments du feuillet moyen des caractères histologiques différents de ceux de l'hypoblaste ; celui-ci, une fois constitué, rentre assez rapidement au repos et se compose alors de cellules plus volumineuses et plus claires.

En résumé, les produits de différenciations sont les mêmes dans les zones céphalogénétique et notogénétique, mais ils affectent des modalités différentes : dans la tête, le mésoblaste et la chorde s'isolent d'abord et prolifèrent ensuite, dans le tronc c'est le contraire. De là des variétés d'aspect dans les coupes microscopiques qui peuvent être multiples et ont suscité d'interminables discussions entre les embryologistes : les uns, n'ayant étudié que la région céphalogénétique, soutenaient que la chorde dorsale était entoblastique ou même hypoblastique ; les autres, qui n'avaient eu sous les yeux que des coupes intéressant la zone notogénétique, défendaient l'origine ectoblastique de la chorde et des parties internes du mésoblaste. Ils s'appuyaient sur des images semblables aux figures 194 et 195 ; elles donnent l'impression que l'ébauche de la chorde et du mésoblaste est formée d'éléments du feuillet externe de l'embryon, qui se sont invaginés vers l'intérieur le long des lèvres blastoporales ; mais un examen attentif des faits coupe court à ces discussions : dans la tête comme dans le tronc, le matériel formateur de la chorde et des parties adjacentes du mésoblaste, est mis en place par la fermeture du blastopore d'abord, par la prolifération de ses lèvres ensuite. En réalité tout ce matériel est blastoporal ; chez les Amphibiens urodèles et anoures, il est finalement incorporé dans l'entoblaste dont il fait partie intégrante, parce que l'isolement de l'ectoblaste est partout précoce ; si, au contraire, l'hypoblaste s'y délimitait le premier, la chorde resterait appendue à l'ectoblaste et pourrait être considérée comme un de ses dérivés.

Différenciations de l'ectoblaste deutentérique. Formation de l'épiblaste et des ébauches du système nerveux central et périphérique. — On a déjà vu qu'avant même que la notogénèse ne commence, l'ébauche du système nerveux central se présente, à la voûte du deutentéron, sous l'aspect de deux larges plaques médullaires latérales, réunies par une plaque commissurale plus mince, parfois déprimée en gouttière (fig. 190). Ces plaques ne tardent pas à devenir beaucoup plus apparentes : tapissées par la couche de revêtement, chacune d'elles se compose de plusieurs rangs de cellules pigmentées, plus ou moins cylindriques, emboitées les unes dans les autres et qui procèdent exclusivement du feuillet sensoriel de l'ectoblaste (fig. 197 et 198 à droite). Chacune d'elles, par sa face profonde, déprime légèrement le mésoblaste sous-jacent ; en dehors, elles se continuent par transitions dans le reste de l'ectoblaste. Nous les appellerons plaques médul-

laires primaires. Bientôt, il s'y produit une différenciation très caractéristique. Leur partie externe, la plus épaisse, s'isole par une fente, sorte de clivage, et se délimite ainsi vis-à-vis de l'ectoblaste en dehors, de la partie interne de la plaque médullaire en dedans. Ce résultat est dû à une concentration de tout un groupe de cellules du feuillet sensoriel, qui se rassemblent en une bande plus compacte (fig. 198 à gauche et 199). Ce processus débute tout en avant, au contact du replí cérébral transverse, là où la plaque médullaire primaire a son maximum d'épaisseur ; il se propage ensuite dans le sens cranio caudal jusqu'à l'extrémité de la zone deutentérique. Grâce à lui (fig. 199), chaque plaque médullaire primitive se décompose en deux éléments : l'un interne, plus étalé en surface, la plaque médullaire définitive, l'autre externe, plus massif, est la crête ganglionnaire (Balfour) des nerfs craniens dorsaux. Immédiatement après, la crête ganglionnaire se découpe elle-même, par deux incisures transversales, en trois tronçons, placés l'un derrière l'autre (fig. 196). Le plus antérieur, qu'une fente sépare du repli cérébral transverse, est le plus volumineux, le plus étendu ; il sera utilisé pour la formation du trijumeau et de ses ganglions. Le suivant, épais aussi mais moins long, sera incorporé dans l'acoustico-facial. Le troisième enfin, plus

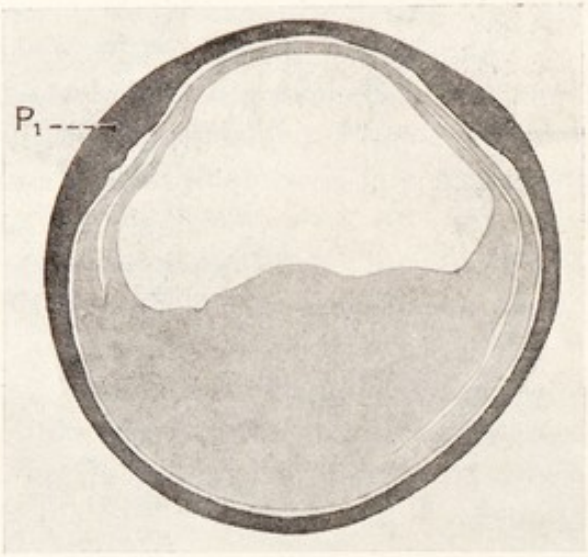


Figure 197. — Grenouille. Coupe transversale de la région deutentérique. P_1, plaques médullaires primaires.

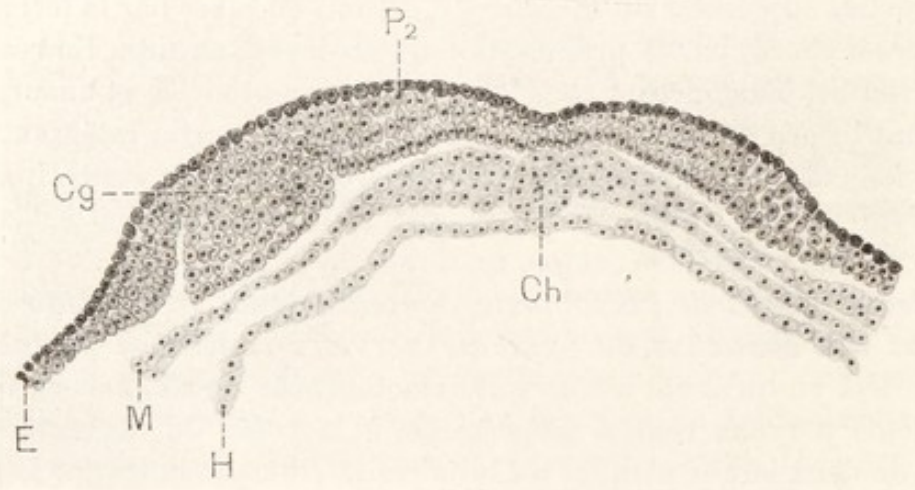


Figure 198. — Grenouille. Région deutentérique. *Cg*, crête ganglionnaire ; P_2, plaque médullaire définitive ; *Ch*, *H*, *M*, comme précédemment.

aminci mais développé en longueur, est l'ébauche principale des nerfs glosso-pharyngien et vague ; elle se subdivisera elle-même, plus tard, par un processus analogue en les ébauches propres de chacun de ces deux nerfs. En arrière, elle s'amincit progressivement et se continue dans la crête ganglionnaire du tronc.

Or, pendant que s'accomplit ce découpage, la zone de croissance notogénétique s'est formée et est entrée en activité ; le dos de l'embryon s'est allongé et le repli cérébral transverse a été rejeté en avant (comparer fig. 122 et 196) par l'ébauche du tronc, qui s'interpose entre le deutentéron et le blastopore. On remarque nettement, sur la fig. 196, que l'extrémité effilée de la crête ganglionnaire du vague et l'extrémité antérieure de la zone notogénétique, reconnaissable à la pigmentation des feuillets, se trouvent juste en regard l'une de l'autre. Il en résulte que *la crête ganglionnaire des nerfs craniens dorsaux occupe toute la voûte deutentérique, mais ne la dépasse pas.* A ce point de vue, les dispositions réalisées chez l'embryon de grenouille, sont vraiment schématiques et justifient pleinement la conclusion que nous avons déjà dégagée, que le deutentéron est le substratum exclusif de la céphalogénèse.

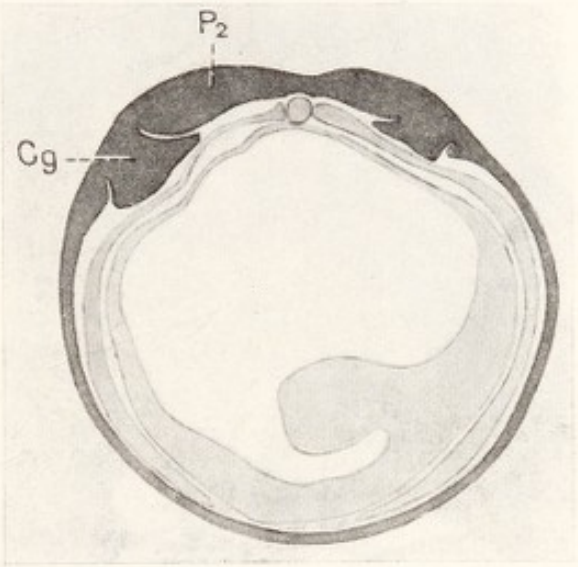


Figure 199. — Grenouille. Région deutentérique antérieure. *Cg*, crête du trijumeau.

La suite de l'évolution des plaques médullaires dans la tête est très simple : leurs bords latéraux se soulèvent en délimitant une gouttière de plus en plus profonde et en entraînant avec eux les insertions de la crête ganglionnaire. Puis, les lèvres de la gouttière se rapprochent, se soudent (fig. 200) et ainsi se forme un canal ou tube médullaire ; sa cavité est délimitée par l'épaisse couche de revêtement, à épithélium cylindrique stratifié ; les crêtes ganglionnaires sont appendues à sa face dorsale par un pédicule aminci. Au-dessus de lui, l'épiblaste le revêt d'une couche continue. Le tube médullaire ainsi constitué, volumineux, dilaté en cavité à l'avant, plus retréci et plus mince à l'arrière, est l'ébauche de l'encéphale. Longtemps, à son extrémité antérieure, un neuropore, comme chez l'Amphioxus, mettra sa lumière en communication avec l'extérieur. Nous en poursuivrons le développement dans un autre chapitre.

A la fin des processus qui viennent d'être décrits, l'ectoblaste des jeunes stades s'est dédoublé : toute sa partie dorsale se détache et, s'enfonçant dans la profondeur, forme l'ébauche commune du système nerveux central et des crêtes ganglionnaires ; le reste constitue l'épiblaste définitif qui revêt comme d'un manchon continu tout le corps de l'embryon.

Différenciations de l'ectoblaste notogénétique. — Dans le tronc, l'évo-

lution de l'ectoblaste est plus simple que dans la tête et se poursuit régulièrement d'avant en arrière au fur et à mesure que l'embryon s'allonge.

Les plaques médullaires primaires sont moins étendues en surface que dans la tête ; elles ne se subdivisent pas en plaques secondaires et crête ganglionnaire, chez les Amphibiens, mais se soulèvent tout entières et se rejoignent en un tube médullaire complet avant toute autre différenciation. C'est plus tard qu'à la voûte de ce tube, qui est l'ébauche de la moelle épinière, des cellules prolifèrent puis émigrent en deux traînées latérales ; celles-ci se portent en dehors et sont les crêtes ganglionnaires du tronc, plus tardives donc et moins épaisses que dans la tête ; leur évolution ultérieure, que nous tracerons plus loin, est également très différente.

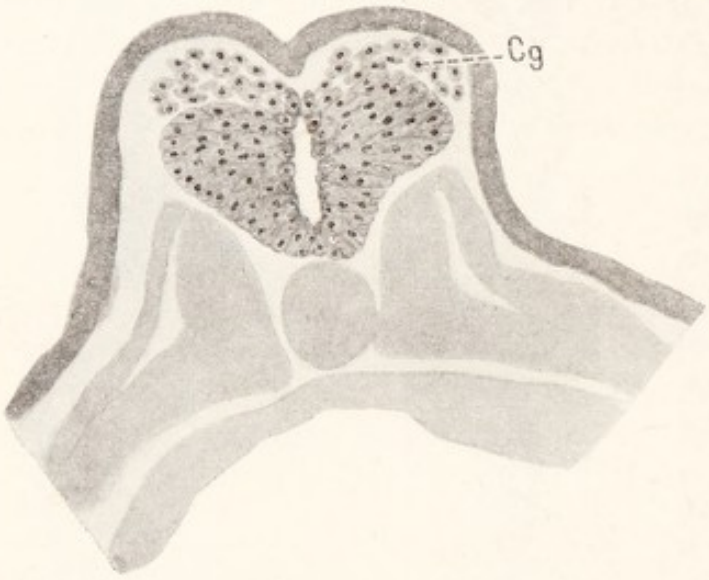


Figure 200. — Grenouille. Tube médullaire fermé ; l'épiblaste est reconstitué au-dessus de lui. *Cg*, crête ganglionnaire.

A l'union de la tête et du tronc, règne une courte zone de transition, où la crête ganglionnaire du vague, réduite à une mince bande de cellules fusiformes, se poursuit dans les premières traces de la crête troncale d'où procéderont les ganglions des nerfs spinaux. C'est la crête commissurale que Balfour a décrite depuis longtemps chez les Sélaciens (fig. 200).

CYCLOSTOMES

On ne connaît rien encore du développement des Myxinoïdes et il ne sera par conséquent question ici que de l'ammocète, qui a fait l'objet de quelques bons travaux (Götte, Nuel, Kupffer, Koltzoff, Hatta, M. de Selys Longchamps) ; nous utiliserons surtout les données fournies par les plus récents d'entre eux.

Région deutentérique. — Le deutentéron est étroit, sa voûte a une composition très simple (fig. 201). Sous l'ectoblaste, formé d'une couche de cellules cylindriques, l'entoblaste, épaissi, à cellules plus volumineuses et plus claires, se stratifie latéralement pour se continuer dans le plancher dont les cellules constitutives, volumineuses, sont abondamment chargées de grosses plaquettes deutoplasmiques.

A un stade un peu plus avancé, l'ectoblaste, dans le plan médio-dorsal (fig. 202), s'épaissit en une masse compacte affectant la forme d'une carène, légèrement déprimée par un sillon superficiel. Cette carène ectoblastique est

l'ébauche du système nerveux central ; elle refoule en son milieu l'entoblaste sous-jacent, qui reste constitué en ce point d'une plaque d'épithélium cylindrique, la plaque chordale, tandis que sur les côtés il se soulève en deux saillies tout le long des faces latérales de l'ébauche médullaire. Les cellules qui constituent ces saillies sont petites, nombreuses, moulées les unes sur les autres et fréquemment en mitose. En d'autres termes, de chaque côté de la plaque chordale, l'entoblaste a proliféré et s'est épaissi en deux ébauches

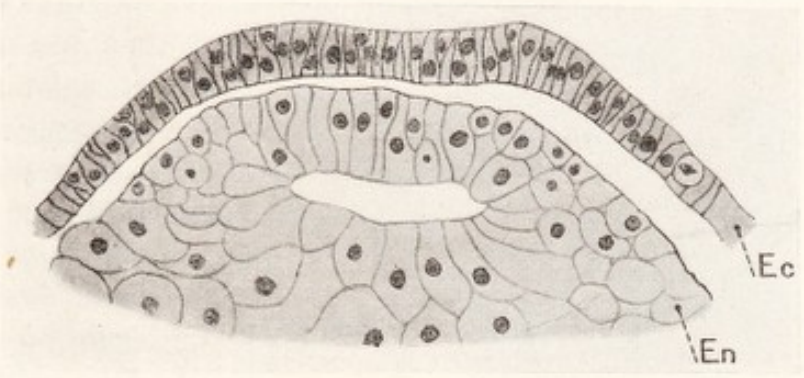


Figure 201. — Ammocète. Coupe transversale de la région deutentérique (d'après de Sélys-Longchamps). *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste.

mésoblastiques latérales. Bientôt en effet (fig. 202 à droite), on voit celles-ci s'isoler grâce à l'apparition d'une sorte de plan de clivage, qui, partant de la face supérieure de la plaque chordale, s'étend progressivement vers le

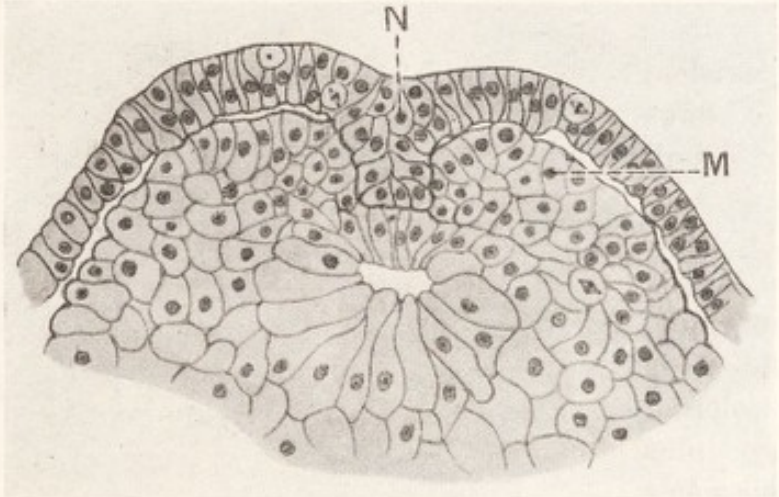


Figure 202. — Ammocète. Coupe transversale de la région deutentérique (d'après de Sélys-Longchamps). *M*, ébauche mésoblastique. *N*, carène neurale.

dehors. Finalement (fig. 203), à droite et à gauche de la plaque chordale et du cône médullaire, le mésoblaste, complètement délimité, se présente en coupe transversale, sous l'aspect de deux petites masses cellulaires de forme triangulaire à base interne et dont le sommet effilé se dirige vers les faces latérales du corps de l'embryon. Elles reposent sur l'*hypoblaste*, dans la partie médiane duquel reste enclavée la plaque chordale. Ce processus se poursuit

régulièrement et avec les mêmes résultats dans toute la voûte deutentérique, mais ne s'achève que lentement et tardivement dans la partie craniale de cette dernière. En raison même de ce retard, il présente, quand il y apparaît, quelques modifications auxquelles certains auteurs ont attribué une importance injustifiée. La cavité digestive primaire s'est agrandie, et comme l'ébauche du système nerveux central progresse très rapidement, comme elle refoule sous elle l'entoblaste médian, il se forme sur les côtés deux petits diverticules du deutentéron, qui peuvent simuler, par analogie avec l'Amphioxus, des culs-de-sac cœlomiques (fig. 204). On en a conclu, un peu hâtivement, à l'entérocœlie de l'ammocète ; mais l'examen de la figure 204 suffit pour reconnaître que ces culs-de-sac ne sont nullement des évaginations et résultent de la pression exercée dans le plan médian par la masse compacte du système nerveux. Ils n'existent d'ailleurs que dans une région très limitée, au point de continuité de la voûte deutentérique dans la voûte archentérique. Le mésoblaste et la chorde ne s'y isoleront que beaucoup plus tard, mais par le même processus que partout ailleurs (comparer fig. 204 et 205).

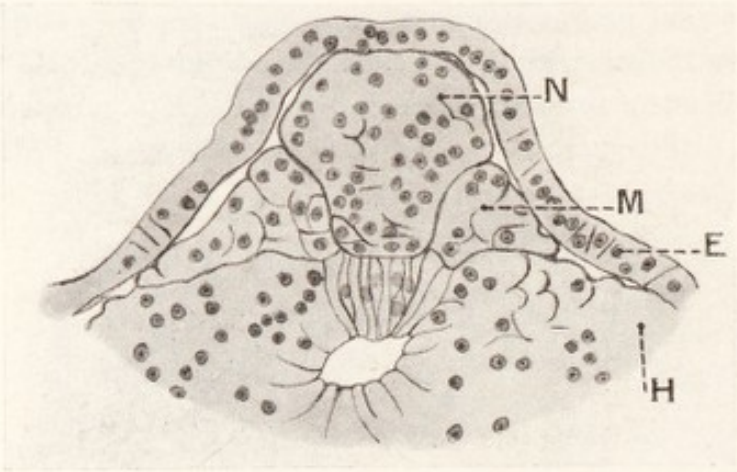


Figure 203. — Ammocète. Région deutentérique. *Ch*, plaque chordale. *E*, épiblaste ; *H*, hypoblaste ; *M*, mésoblaste ; *N*, système nerveux (d'après de Sélys-Longchamps).

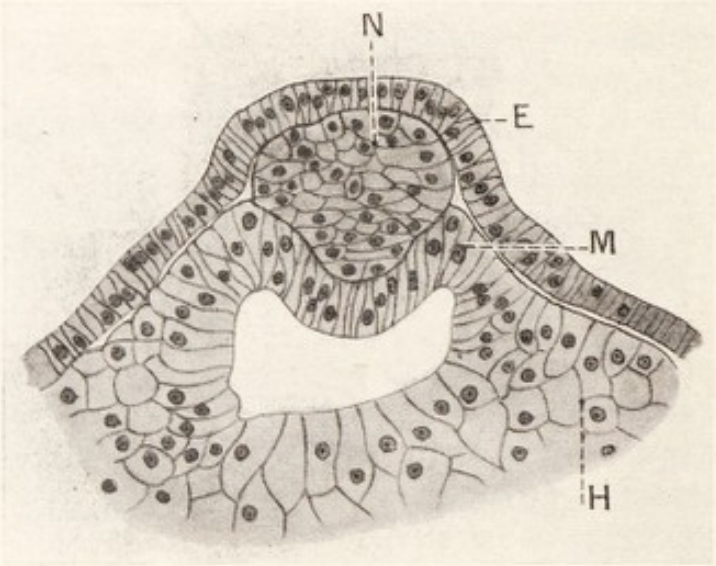


Figure 204. — Ammocète. Extrémité antérieure de la région deutentérique (d'après de Sélys-Longchamps). Même légende que précédemment.

On voit qu'un des caractères distinctifs du mésoblaste de l'ammocète et des Amphibiens est que, chez la première, il est dans son ébauche exclusivement dorsal, tout comme chez l'Amphioxus. Ce n'est que peu à peu qu'il s'insinuera, sous forme de lames latérales, entre l'épiblaste et l'hypoblaste, le long des flancs et de la paroi ventrale de l'embryon. Pourtant, dans les régions voisines du blasto-

pore, le clivage mésoblastique s'effectue sur une étendue beaucoup plus grande et une partie des lames latérales se forme sur place aux dépens des couches superficielles de l'entoblaste vitellin.

Quant à la chorde dorsale, elle dérive de la plaque chordale que nous avons décrite et se détache de l'hypoblaste dans lequel elle est contenue par un processus en tout point analogue à celui qui est réalisé chez l'axolotl.

Pour achever cette description, il nous reste à dire un mot du développement du système nerveux. Il est beaucoup plus précoce que chez les Amphibiens, et son mode de formation est assez différent. Ce n'est pas, ici, une gouttière qui se reploie et se ferme en un tube ; c'est une masse cellulaire compacte, en forme de carène ou de cône tronqué qui s'enfonce dans la profondeur ; elle se sépare bientôt de l'épiblaste qui revêt sa surface dorsale d'une couche continue (fig. 201 à 203). Le cylindre médullaire ainsi constitué, se transformera dans la suite en un tube parce que en son centre apparaîtra une cavité autour de laquelle les cellules s'ordonneront en épithélium, et le résultat final sera ainsi le même que chez tous les autres Vertébrés. D'ailleurs, les deux modalités ne sont que des variantes l'une de l'autre : chez l'ammocète, le développement va vite, l'ectoblaste n'a pas le temps de se reployer lentement, il se tasse en un seul temps et se concentre en masse dans le plan médian ; chez les Amphibiens les choses se passent d'une façon plus explicite, plus claire et, selon toute probabilité, phylogénétiquement plus primitive.

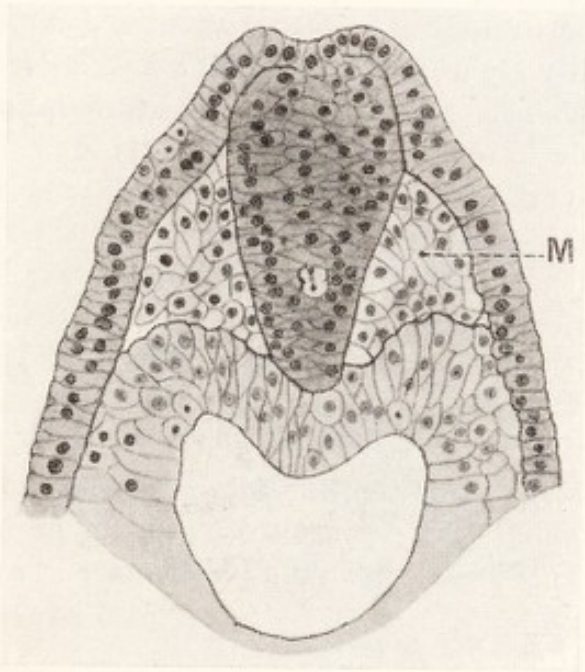


Figure 205. — Ammocète. Même région que fig. 204, à un stade plus avancé (d'après de Sélys-Longchamps).

En revanche, la différence est bien plus grande en ce qui concerne le système nerveux périphérique. L'ébauche médullaire pleine de l'ammocète représente les plaques médullaires primaires des Amphibiens. Elle contient dans sa masse, à la fois la paroi du tube médullaire définitif et la substance des crêtes ganglionnaires des nerfs craniens dorsaux. Celles-ci ne se différencieront que plus tardivement ; elles se détacheront, en traînées cellulaires, de la voûte du système nerveux et émigreront en dehors de lui. Nous en poursuivrons l'étude dans le chapitre consacré au développement des nerfs craniens.

Région notogénétique. — On conçoit que le retard dans la formation de la crête ganglionnaire des nerfs craniens, qui est l'élément essentiel de la tête, empêche d'établir avec la certitude presque idéale que donnent les

Anoures, la destinée exacte de la région deutentérique et la fixité de ses connexions avec la zone notogénétique. Quand les crêtes apparaissent, l'embryon est déjà très avancé et la topographie initiale de ses parties constituantes n'est plus reconnaissable.

Pourtant nous avons vu, dans un chapitre précédent, qu'après que le deutentéron s'est formé, un nœud de croissance appositionnelle se constitue à son extrémité caudale et que l'embryon s'allonge du fait de son activité. A ses débuts, les dispositions sont les mêmes que chez les Amphibiens urodèles et anoures et il y a longtemps qu'on les a reconnues et décrites (Götte, Kupffer, etc). Le téloblastème des anciens auteurs, n'est autre que notre zone notogénétique. On sait aussi, depuis de longues années (Götte) que dans le dos de l'embryon, la chorde et le mésoblaste se délimitent d'abord en un point qui correspond approximativement à la nuque future et progressent à partir de là d'arrière en avant et d'avant en arrière.

Il y a plus encore. Quand, à la lumière des faits établis chez la grenouille et chez l'axolotl, on compare la description du développement du mésoblaste et de la chorde donnée par Götte, de celle que nous a fait connaître M. de Selys Longchamps, on acquiert la conviction que tandis que ce dernier a porté son attention sur la voûte deutentérique, Götte a surtout étudié la zone notogénétique et a eu sous les yeux des images très analogues à la figure 195, qui sont caractéristiques du tronc chez les Amphibiens.

Dès lors la conclusion s'impose que chez l'ammocète aussi le développement de l'embryon s'opère en trois grandes étapes, que l'acrogénèse, la céphalogénèse et la notogénèse s'y succèdent et ont la même signification que chez les Amphibiens. Mais les critériums topographiques sont moins nets et moins sûrs ; peut-être d'ailleurs ne le sont-ils que faute de recherches visant spécialement à les déterminer : l'avenir en décidera.

GYMNOPHIONES. URODÈLES ET ANOURES A GROS ŒUFS TRÈS CHARGÉS DE DEUTOPLASME. DIPNEUSTES. GANOÏDES

Nous avons, dans un chapitre précédent, en interprétant les figures et les descriptions de Brauer, établi l'existence, chez les Gymnophiones, d'un archentéron et d'un deutentéron reconnaissables à la structure un peu différente de l'entoblaste de leur voûte (fig. 128 et 129). C'est dans la zone deutentérique que l'écusson médullaire se dessine, et l'on peut voir sur les figures que l'archentéron, dont l'entoblaste est formé de cellules globuleuses et claires, est presque tout entier préembryonnaire et appartient par conséquent à la région acrogénétique, selon la nomenclature que nous avons adoptée.

Existe-t-il aussi, chez les Gymnophiones, à l'extrémité postérieure du deutentéron, une zone de croissance appositionnelle ? L'enroulement de la lèvre blastoporale, sur la figure 129, tend à le faire admettre, et d'ailleurs, bien qu'aucune recherche spéciale n'ait porté sur ce point, il est extrêmement vraisemblable que la croissance de l'embryon des Gymnophiones s'ac-

complit comme chez tous les Craniotes ; mais pour le même motif que chez les Cyclostomes, c'est-à-dire en raison de l'époque d'apparition tardive des crêtes ganglionnaires craniennes, il est impossible d'affirmer que la tête y soit entièrement et exclusivement d'origine deutentérique. Le dernier auteur qui ait eu l'occasion d'étudier ce matériel exceptionnellement rare, opine vers cette conclusion, mais sans en fournir une démonstration absolue (Marcus).

Ces réserves faites, passons au développement du mésoblaste, de la chorde et de l'hypoblaste. Nous ne possédons sur ce sujet que les observations de Brauer, confirmées et complétées sur quelques points par Marcus.

Tous proviennent de l'entoblaste de la voûte deutentérique. Cette dernière est faite de cellules petites, régulières, groupées plus ou moins exactement en épithélium cylindrique. En avant (fig. 129 à gauche) et sur les côtés, elle se continue par transitions assez brusques avec l'entoblaste à grosses cellules chargées de deutoplasme qui caractérise l'archentéron et les parties vitellines de l'œuf. L'entoblaste cylindrique forme donc, en somme, une plaque plus longue que large, intercalée dans l'entoblaste vitellin. Celui-ci s'en

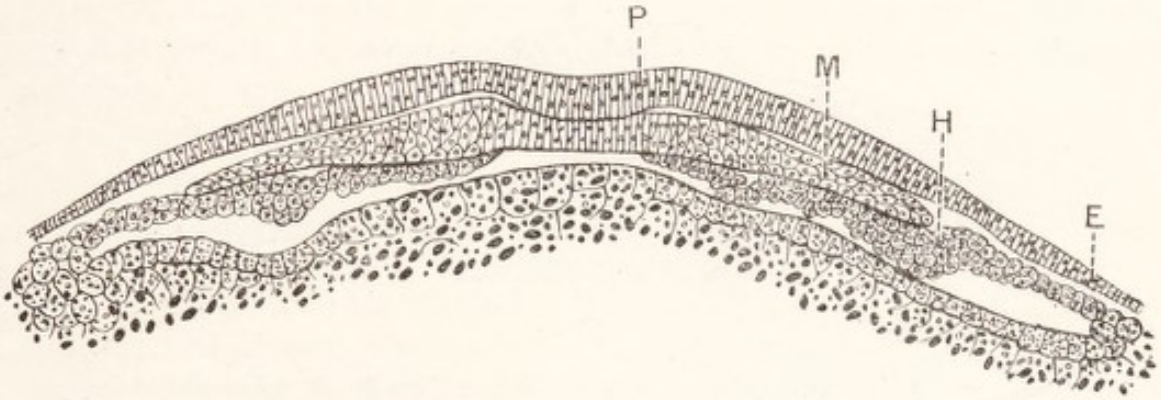


Figure 206. — Hypogeophis (d'après Brauer). Coupe transversale. *E*, *H*, *Ch*, *M*, comme précédemment. *P*, plaque médullaire.

détache, spécialement le long des bords latéraux de la plaque, puis s'insinue sous elle (fig. 206) en se rapprochant du plan médian. Ainsi les parties droite et gauche de la voûte épithéliale sont éliminées : rejetées entre l'entoblaste vitellin et l'ectoblaste, elles constituent deux bandes cellulaires effilées en dehors qui sont les ébauches du mésoblaste. Epaissies par la prolifération de leurs éléments constitutifs, elles restent en continuité dans le plan médian par l'intermédiaire d'une plaque chordale qui conserve ses caractères d'épithélium cylindrique. Plus tard, la plaque chordale s'isole du mésoblaste, se tasse en un cordon circulaire à la coupe (fig. 207) et enfin l'entoblaste vitellin continuant son trajet de dehors en dedans, ses bords internes viennent se rejoindre sous la chorde, formant à la cavité digestive un revêtement continu. Dès ce moment, il mérite le nom d'hypoblaste et les premières différenciations de la voûte entoblastique du deutentéron sont terminées.

Les processus semblent se poursuivre ainsi, régulièrement d'avant en arrière, pendant toute la durée de la croissance de l'embryon. Quand la lèvre caudale du blastopore devient réelle (fig. 129) son entoblaste se différencie

aussi en hypoblaste, délimitant un court cul-de-sac de la cavité digestive, et en une bande mésoblastique qui, d'abord réduite, s'accroît dans la suite et concourt avec les mésoblastes latéraux à revêtir toute la surface de la masse vitelline. Un mésoblaste blastoporal caudal existe aussi, rappelons-le, chez les Urodèles et les Anoures.

Pendant ce temps, dans l'ectoblaste, l'ébauche du système nerveux s'édifie et l'épiblaste se délimite. Les plaques médullaires latérales, réunies par une plaque commissurale légèrement déprimée (fig. 206), se soulèvent pour former les versants d'une gouttière médullaire, dont les bords en se rejoignant et en se soudant forment un tube médullaire (fig. 207) ; l'épiblaste s'en détache et ne constitue plus qu'un revêtement à sa surface dorsale. Comme chez l'ammocète (et comme chez certains Urodèles) les plaques médullaires des Gymnophiones sont des plaques primaires, et la paroi épithéliale stratifiée du tube qu'elles forment contient à la fois les éléments du système nerveux central définitif et ceux des crêtes ganglionnaires ; ces derniers sont localisés

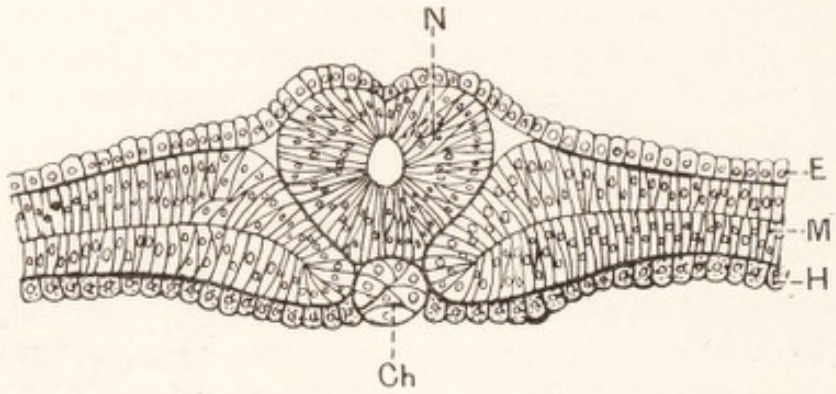


Figure 207. — Hypogeophis (d'après Brauer). Même légende. *N*, tube médullaire.

dans la paroi dorsale de l'ébauche nerveuse et ne s'en détacheront que plus tard.

La description qui vient d'être faite du développement de la chorde, du mésoblaste et de l'hypoblaste, ne cadre guère avec les dispositions reconnues à la voûte deutentérique des Urodèles et des Anoures. Mais les figures sur lesquelles elle est appuyée, ont des analogies étroites avec celles que nous avons données de la région notogénétique chez l'axolotl et chez la grenouille (comparer fig. 206 et 195). Ici comme là, l'entoblaste médian est essentiellement une ébauche chordo-mésoblastique, et une grande partie de l'hypoblaste vient du dehors. Nous avons interprété ces images comme étant l'expression d'une intense activité mésoblastogène, qui est un des faits les plus caractéristiques de la notogénèse.

On peut dès lors se demander si, comme Götte chez l'ammocète, comme Semon chez le Ceratodus, comme Lwoff chez tous les Vertébrés, Brauer n'a pas négligé dans ses recherches le deutentéron proprement dit, pour étudier surtout la région notogénétique et généraliser ce qu'il y avait observé. Les figures de Brauer sont manifestement très schématisées ; en outre, il convient

d'ajouter que sur le même matériel que Brauer, un autre auteur (Marcus) a observé qu'à l'extrémité antérieure du corps (?) de l'embryon, le mésoblaste, la chorde et l'hypoblaste se forment dans un entoblaste épais et pluristratifié, par un clivage rappelant entièrement le clivage mésoblastique de l'entoblaste deutentérique chez l'axolotl et chez la grenouille.

Il est donc probable que Marcus a reconnu quelques stades de la formation des feuillets dans la zone céphalogénétique, tandis que Brauer a minutieusement décrit et généralisé au corps tout entier ce qui ne se passe en réalité que dans le tronc. On ne sera fixé sur ce point important que par de nouvelles recherches qui, en raison de la rareté du matériel d'études, se feront sans doute longtemps attendre.

Tout ce qui vient d'être dit des Gymnophiones s'applique aussi à certains gros œufs d'Amphibiens urodèles, comme Megalobatrachus maximus (D. De Lange jun.), et à ceux des Dipneustes (Semon, Gr. Kerr). Sous des noms divers, De Lange reconnaît aussi, chez la salamandre géante du Japon, les régions acrogénétique, céphalogénétique et notogénétique ; dans les deux dernières, le mésoblaste et la chorde se forment selon des modalités différentes et les faits décrits par cet auteur cadrent bien avec ceux qui découlent de l'étude de l'axolotl ou du triton.

Nous croyons donc qu'ils sont susceptibles d'une interprétation identique. Ces œufs volumineux, difficiles à préparer et à étudier, constituent en outre un matériel très rare ; on ne peut dès lors les signaler qu'à titre d'indication, en attendant des recherches ultérieures plus complètes.

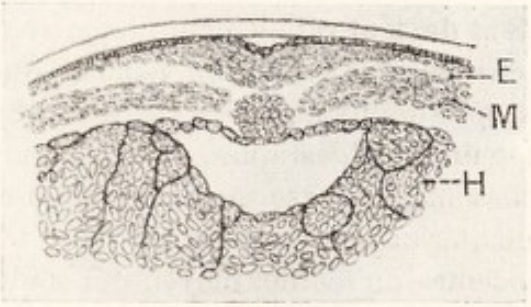


Figure 208. — Amia calva. Coupe transversale du dos (d'après Eycleshymer). Même légende que pour les autres figures.

Le cas des Dipneustes est très caractéristique. Semon et Kerr ont étudié respectivement Ceratodus et Lepidosiren ; les figures et les descriptions de Semon sont presque exactement semblables à celles de Brauer se rapportant à Hypogeophis, tandis que Kerr voit le mésoblaste et la chorde se former tout comme chez l'axolotl à la voûte deutentérique. Il est invraisemblable que Ceratodus et Lepidosiren, qui à tout autre point de vue ont un développement identique, diffèrent aussi radicalement dans la formation de leur feuillet moyen. Aussi n'est-il pas douteux que Kerr ait fait porter ses recherches sur la zone céphalogénétique et Semon sur la région notogénétique : chaque auteur a généralisé au corps tout entier ce qu'il avait vu dans une de ses parties. Kerr et Semon se complètent pour les Dipneustes, au même titre que Marcus et Brauer pour les Gymnophiones, et l'on ne risque guère de se tromper en concluant que chez tous les Amphibiens et les Dipneustes la formation des régions de l'embryon et la différenciation des feuillets définitifs et de la chorde s'accomplissent sous l'empire des mêmes lois et ne varient que dans des détails minimes.

Nous ne dirons qu'un mot des Ganoïdes. Malgré les quelques travaux qui ont été consacrés au développement des feuillets chez l'Acipenser (Salensky), chez Amia et Lepidosteus (B. Dean, Sobotta, Eycleshymer et Whitman), ils sont encore très insuffisamment connus. Nul doute que l'hypoblaste ne se constitue aux dépens de la couche profonde de l'entoblaste, reconnaissable dès les jeunes stades à l'aspect clair et au volume de ses cellules ; nul doute non plus que le mésoblaste et la chorde ne se différencient après un véritable clivage des couches superficielles, par un processus analogue à celui que nous avons reconnu chez la grenouille; la fig. 208 justifie bien cette manière de voir, mais on ne sait rien encore des différences qui peuvent exister entre la céphalogénèse et la notogénèse et aucune recherche n'a encore eu comme objectif l'existence même de ces zones.

SÉLACIENS

Dès que l'on passe aux œufs à segmentation partielle, on constate dans la formation des feuillets et surtout du mésoblaste, une complication que la marche même de la gastrulation faisait prévoir. Le blastopore virtuel, issu du clivage gastruléen, n'est pas tout entier embryogène; une petite partie seulement devient rapidement réelle, se concentre dans le plan médian et forme les ébauches de l'embryon, pendant que le reste enveloppe lentement la masse deutoplasmique de l'œuf. Or, il résulte de l'étude que nous venons de faire des œufs holoblastiques, que la région blastoporale est le lieu principal de la mésoblastogénèse. Au moment où elle se ferme pour constituer la voûte deutentérique, se mettent en place les ébauches de la chorde et des parties adjacentes du feuillet moyen qui sont ainsi des dérivés, indirects il est vrai, du blastopore. Quand la zone de croissance notogénétique se constitue, elle est, nous l'avons vu, le siège d'une mésoblastogénèse extrêmement active, et c'est encore aux dépens des lèvres blastoporales qu'elle prend naissance. Enfin, à des stades plus avancés, quand la lèvre caudale devient réelle et délimite la région anale de l'embryon, la voûte de la courte fente archentérique qui en part donne également issue à une quantité plus ou moins grande de mésoblaste.

Il en est de même dans les œufs à segmentation partielle discoïdale, et tout spécialement dans ceux des Sélaciens, mais la subdivision du blastopore en une partie embryogène et une partie d'enveloppement, entraîne une subdivision analogue dans les origines du mésoblaste. Chez les Sélaciens, le deutentéron, et d'une façon plus générale le dos de l'embryon, s'édifie très tôt, et le mésoblaste qui s'y forme mérite le nom d'embryonnaire par opposition à celui qui prend naissance le long du bord d'enveloppement; ce dernier est et restera extraembryonnaire, puisqu'il ne fera que revêtir le sac vitellin et aura une tout autre destinée.

Cette distinction a été établie depuis longtemps (Balfour, Rückert, Swaen, Ziegler, C. Rabl). On a donné le nom d'axial (Rückert) ou de gastral (C. Rabl) au mésoblaste embryonnaire, et celui de périphérique (Rückert) ou de péri-

stomal (C. Rabl) à l'extraembryonnaire. Les termes d'axial et de périphérique peuvent être conservés parce que, comme ceux que nous avons employés d'abord, ils n'ont qu'un sens topographique ; ceux de gastral et de péristomal, au contraire, doivent être rejetés parce qu'ils impliquent une différence d'ordre génétique qui n'existe pas : tout le mésoblaste est en réalité péristomal, puisque ce mot est synonyme de blastoporal.

Nous commencerons par le développement de la chorde et du mésoblaste axial.

Quand la voûte deutentérique s'est constituée (fig. 209), l'entoblaste est composé d'un bel épithélium cylindrique qui, par ses bords, repose sur le deutoplasme parsemé de noyaux mérocytiques. Il est revêtu d'un ectoblaste dans lequel les plaques médullaires primaires et la plaque commissurale qui les réunit sont déjà nettement distinctes (fig. 210). En arrière, la voûte deutentérique paraît se couper en deux et chacune des moitiés se continue dans les lobes caudaux droit et gauche, qui renferment en eux les matériaux destinés à se fusionner dans le plan médian pour édifier la zone de croissance notogénétique (Voir page 142 et fig. 145).

La formation du mésoblaste débute dans l'embryon à un moment où les parties proximales des lobes caudaux se sont déjà rejointes et commencent à étendre vers l'arrière la voûte deutentérique préalablement formée ; aussi la voit-on débuter dans la partie moyenne du dos de l'embryon et se propager, à partir de là, d'arrière en avant dans la région céphalogénétique et d'avant en arrière dans la région notogénétique (Van Wijhe, C. K. Hoffmann, etc.). C'est la marche que nous avons reconnue dans les œufs à segmentation totale et, ici comme là, elle caractérise les deux étapes principales de la formation du corps de l'embryon.

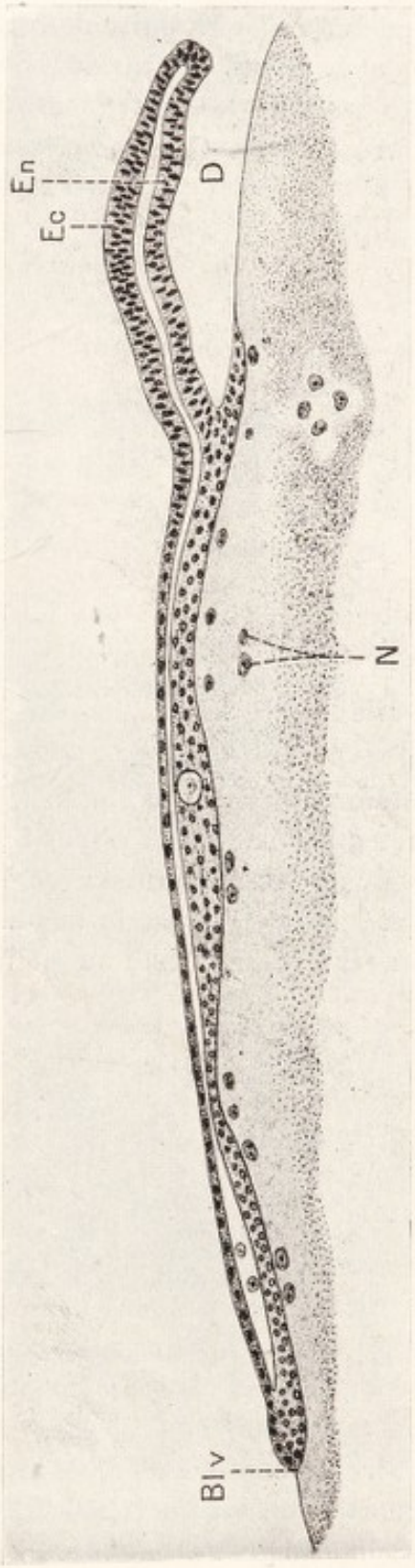


Figure 209. — Coupe sagittale d'un embryon de Torpedo (d'après H. E. Ziegler). *Blv*, bord d'enveloppement. *D*, deutentéron ; *Ec* et *En*, comme dans les autres figures. *N*, noyaux du syncytium.

La première ébauche du mésoblaste axial (fig. 210) est une prolifération localisée de l'entoblaste, à droite et à gauche du plan médian, au niveau duquel persiste, en guise de commissure, une bande entoblastique épithéliale, la plaque chordale (Rückert, Swaen, Ziegler, C. Rabl). Les cellules issues de cette prolifération, lâchement unies entre elles, s'isolent de leur lieu d'origine, et forment en coupe transversale, à droite et à gauche, un petit amas bien

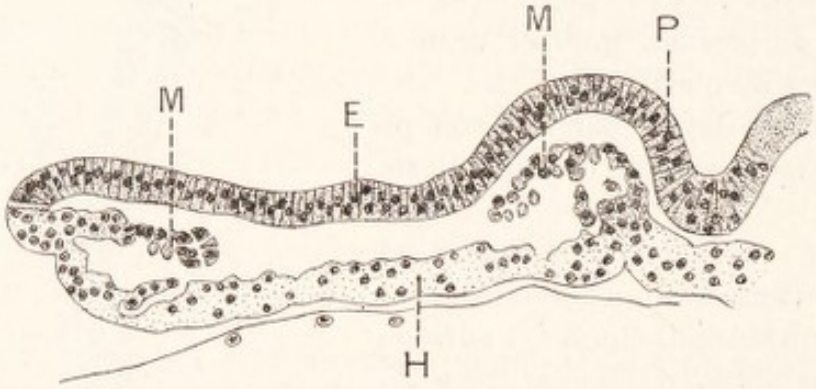


Figure 210. — Coupe transversale d'un embryon de Pristiurus (d'après C. Rabl). *E*, épiblaste ; *H*, hypoblaste ; *M*, mésoblaste ; *P*, plaque médullaire.

limité de toutes parts (fig. 211). Cet isolement se poursuit régulièrement d'arrière en avant dans toute l'étendue du deutentéron, à l'extrémité antérieure duquel il s'arrête ; chez tous les Craniotes, l'entoblaste, en ce point, conserve longtemps sa continuité avec l'entoblaste. Vers l'arrière, dans la région tronçale, le processus est le même, et à tous les stades le mésoblaste se réincorpore à l'entoblaste au point où les lobes caudaux, se séparant l'un de

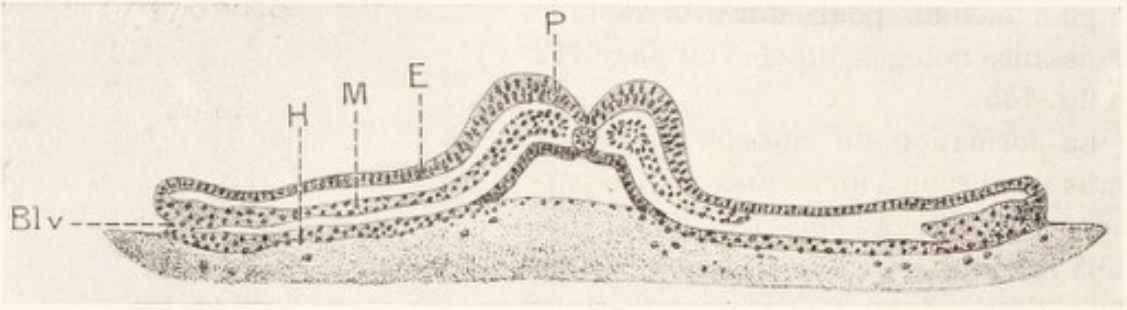


Figure 211. — Coupe transversale d'un embryon de Torpedo (d'après H. E. Ziegler). *E*, *H*, *M*, *P*, comme précédemment ; *Ch*, chorde ; *Blv*, bord d'enveloppement.

l'autre, se continuent dans les moitiés droite et gauche du bord d'enveloppement (Comparer fig. 210 et 212). En ce point, par conséquent, l'ébauche du mésoblaste gastral se réfléchit directement dans celle du mésoblaste périphérique. Ainsi, au fur et à mesure que de nouvelles parties des lobes caudaux se soudent et que le tronc s'allonge, de nouvelles parties des bandes mésoblastiques se libèrent de leur lieu de formation.

Sous chacune des bandes mésoblastiques ainsi libérées, dans toute l'étendue du corps, une couche épithéliale se reconstitue à la voûte de la cavité

digestive, aux dépens des parties latérales de l'entoblaste, et cette couche vient s'unir en dedans, à droite et à gauche, à la plaque chordale. Celle-ci se déboîte à son tour du feuillet épithélial dans lequel elle était enclavée ; ses éléments cellulaires se tassent en un cordon cylindrique sous-jacent à la plaque commissurale du système nerveux et, toujours aux dépens de l'entoblaste, un épithélium cylindrique se reconstitue sous elle, complétant définitivement la délimitation du tube digestif (fig. 211). Dès ce moment, l'entoblaste embryonnaire a terminé son rôle : il a fourni les deux bandes mésoblastiques latérales et la chorde dorsale et mérite le nom d'*hypoblaste*.

Comme le mésoblaste, la chorde reste enchâssée dans l'entoblaste à l'extrémité antérieure de la voûte deutentérique jusqu'à des stades beaucoup plus avancés, que nous n'étudierons que plus tard. En arrière elle reprend aussi ses connexions primitives et semble se couper en deux au point où les lobes caudaux se séparent l'un de l'autre ; plus loin son ébauche devient totalement indistincte et il n'en subsiste rien dans tout le bord d'enveloppement.

Dans la suite, le mésoblaste axial s'accroît par prolifération de ses élé-

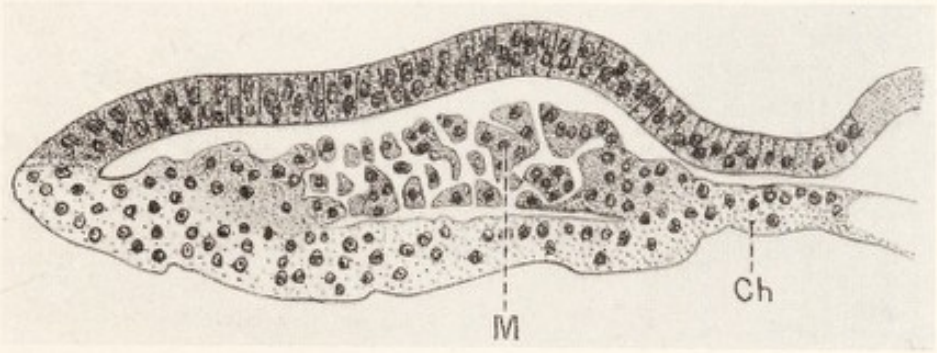


Figure 212. — Embryon de Pristiurus (d'après C. Rabl). Coupe passant près du pourtour des lobes caudaux. *Ch*, plaque chordale.

ments ; il se répand de dedans en dehors entre l'épiblaste et l'hypoblaste, le long des flancs de l'embryon et même à la surface de la masse vitelline, pour se confondre bientôt avec le mésoblaste périphérique, d'origine extra-embryonnaire, qui s'est formé sur ces entrefaites (fig. 213).

On voit donc que les choses ne se passent guère autrement chez les Sélaciens que chez les Cyclostomes ou l'Amphioxus. La différence principale avec les Amphibiens urodèles et anoures, est que la mésoblastogénèse se cantonne dans deux bandes étroites situées de chaque côté de la plaque chordale, au lieu de porter, comme chez les Amphibiens, sur une grande partie de la surface de l'entoblaste. En d'autres termes, les lames latérales, chez les Sélaciens comme chez l'Amphioxus, les Cyclostomes et les Amniotes, résultent d'un accroissement secondaire. Ce n'est là qu'une différence d'ordre quantitatif et à laquelle il n'y a pas lieu d'attribuer une importance particulière. Enfin, on a cru voir, chez les Sélaciens (C. Rabl, O. Hertwig) que la prolifération de l'entoblaste, préalable à la formation du mésoblaste, s'accompagnait de la production d'un petit diverticule de l'entéron et on a voulu y trouver une preuve de l'entérocélie des Sélaciens. Qu'une encoche existe sou-

vent, cela n'est pas douteux (fig. 210), mais sa présence s'explique par la prolifération cellulaire elle-même et il est pour le moins téméraire de la considérer comme un rappel d'une entérocélie ancestrale.

Pendant que se délimitait le mésoblaste axial, le bord d'enveloppement, tout en poursuivant lentement son chemin, se différenciait, lui aussi. Tout le long de ce bord, une fente dédouble ses éléments constitutifs en un mince ectoblaste et un entoblaste plus épais. Nous savons que cette fente est l'équivalent d'un clivage gastruléen et qu'elle suit le bord d'enveloppement jusqu'à la fermeture du blastopore vitellin. Ainsi une couche d'entoblaste reste appliquée sur tout le jaune de l'œuf, entre une pellicule ectoblastique superficielle et le syncytium vitellin, dont la formation est liée à l'expansion même du blastopore virtuel ; mais dès qu'il est apparu, cet entoblaste périphérique ou d'enveloppement se dédouble lui-même : une couche de cellules cubiques reste appliquée sur le syncytium et devient un véritable hypoblaste extra-

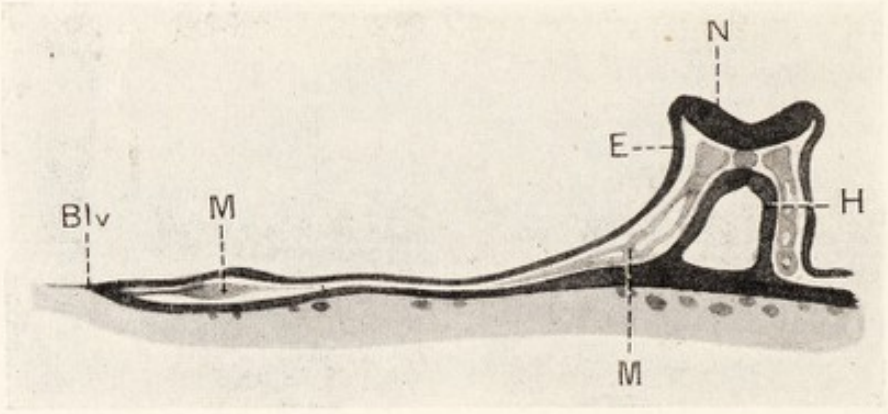


Figure 213 — Embryon de Torpedo. Coupe transversale entamant l'ébauche embryonnaire et le bord d'enveloppement (d'après Ziegler). Même légende. *Blv*, bord d'enveloppement.

embryonnaire; le reste est du mésoblaste. Les cellules de ce dernier sont lâchement unies, fusiformes ou étoilées, capables de mouvements amiboïdes, et elles se répandent partout en une nappe continue, unie ou pluristratifiée, pour rejoindre finalement le mésoblaste embryonnaire (fig. 210, 211 et 213).

Dans l'ectoblaste, aux stades que nous venons de passer en revue, se déroulaient aussi les processus habituels ; les ébauches du système nerveux s'en détachent et il se reconstitue sur elles en prenant alors le nom d'épiblaste. Nous les résumerons très rapidement afin d'éviter les redites.

Comme chez les Gymnophiones, les Cyclostomes et les Dipneustes, dans la zone céphalogénétique aussi bien que notogénétique, les plaques médullaires primaires, très larges, très épaisses (fig. 210) se redressent tout entières, forment une large gouttière (fig. 213), puis un tube clos, évasé dans la tête, aminci en arrière, qui se détache tout entier de l'ectoblaste. Sa fermeture se fait d'arrière en avant dans la tête, et subit un temps d'arrêt en regard de la région archentérique où un neuropore antérieur subsiste longtemps. Dans le

tronc cette fermeture s'effectue d'avant en arrière, mais prend à la longue des caractères spéciaux que nous examinerons à propos du développement de la queue et du canal neurentérique.

La crête ganglionnaire des nerfs craniens et spinaux ne se forme que beaucoup plus tard et résulte d'une prolifération active de la voûte du tube neural (fig. 356). C'est là d'ailleurs que se sont rejointes et soudées les parties latérales des plaques médullaires primaires.

TÉLÉOSTÉENS

Nombre d'auteurs ont étudié la formation des feuillets chez les Téléostéens, la plupart d'un point de vue purement descriptif, quelques-uns en y ajoutant le contrôle expérimental (Oellacher, His, M. von Kowalewsky, Ziegler, Henneguy, Cunningham, Brook, Agassiz et Whitman, Kopsch, Jablonowski, H. V. Wilson, Corn. Klapp, Sumner, Bœke, Lanzi, W. H. Lewis, etc.). Elle offre à de nombreux points de vue des caractères très particuliers : toutes les cavités sont, au début, virtuelles, sauf une, dont la signification est mal établie, la vésicule de Kupffer ; les feuillets sont compacts ; en un mot, selon l'expression d'Henneguy, le développement est massif. Nous l'avons déjà démontré pour l'archentéron et le deutentéron et nous le vérifierons plus tard pour le système nerveux et le tube digestif.

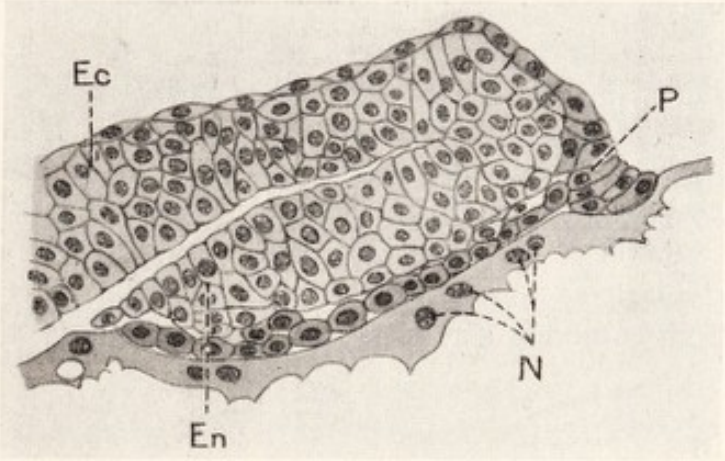


Figure 214. — Portion embryogène du bord du disque germinatif d'un Murænoïde (d'après Boeke). *P*, épaississement prostomial ; *N*, noyaux du syncytium. *Ec*, *En*, comme pour les autres figures.

Mais, si l'on fait abstraction de ce caractère spécial, qui rend difficile l'étude des embryons de Téléostéens, on reconnaît qu'ils ont de nombreux points communs avec ceux des Sélaciens. Dans les deux cas, le blastopore virtuel se subdivise en une partie embryogène et une autre, d'enveloppement ; dans les deux cas aussi, la partie moyenne du blastopore embryogène est formative de l'extrémité tout antérieure de la tête et répond à la région acrogénétique, tandis que les parties latérales se concentrent et se fusionnent dans le plan médian en une masse commune d'où sortiront la partie chordale de la tête et le tronc (Kopsch, W. H. Lewis). Chez les Sélaciens cette confluence est lente et progressive et est précédée de la formation de lobes caudaux, tandis que chez les Téléostéens elle est précoce et brusque et se mani-

feste par l'apparition d'un bouton terminal (fig. 150 *a* et *b*), mais ce ne sont là que des variantes d'un même processus fondamental.

On se rappelle (fig. 140) que la région deutentérique (céphalogénétique) des Téléostéens se compose d'une plaque ectoblastique épaisse, dont les cellules superficielles sont rangées en une mince couche enveloppante et d'un entoblaste épais aussi, formé de quatre ou cinq couches de cellules polyédriques moulées les unes sur les autres. Dès le début, ou en tout cas très tôt, la plus

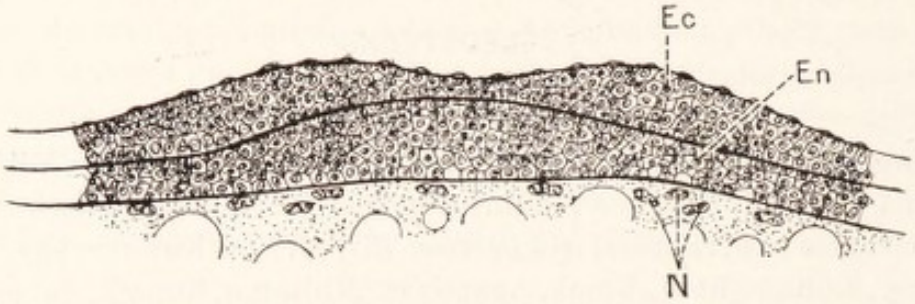


Figure 215. — Ebauche embryonnaire de truite. Coupe transversale (d'après Henneguy). *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste ; *N*, noyaux du syncytium.

profonde d'entre elles, étalée sur le syncytium vitellin, se distingue par une régularité plus grande et un aspect un peu plus clair du cytoplasme. Au bord blastoporal cette couche se renfle et se réfléchit directement dans la lame ectoblastique de revêtement (épaississement prostomial d'Henneguy, de Sumner et de Bœke) (fig. 214) tandis que le reste de l'entoblaste et de l'ectoblaste se mettent en pleine continuité.

Tout le monde s'accorde à reconnaître que la traînée cellulaire qui repose

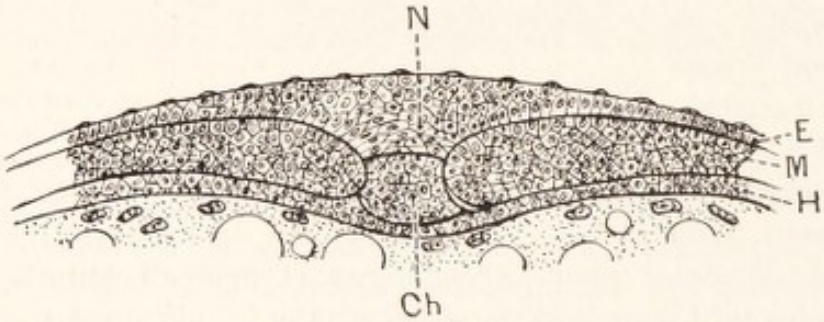


Figure 216. — Ebauche embryonnaire de truite plus avancée. Coupe transversale (d'après Henneguy). *E*, épiblaste ; *Ch*, chorde ; *H*, hypoblaste ; *M*, mésoblaste ; *N*, carène nerveuse.

directement sur le syncytium vitellin, se délimite de plus en plus nettement et devient directement l'hypoblaste, tandis que les trois ou quatre couches restantes, interposées entre lui et l'ectoblaste se dissocieront ultérieurement en chorde, au milieu, et mésoblaste, sur les côtés (fig. 215 et 216). Cette dissociation s'accomplit aussi simplement que chez les Amphibiens anoures, par simple orientation des cellules, les unes vers le plan médian pour former le cylindre chordal, les autres vers le dehors pour constituer, à droite et à gauche de ce dernier, dont une simple fente virtuelle les sépare, une plaque

mésoblastique largement étalée, épaisse en dedans, qui se termine en pointe un peu en dehors du bord latéral de l'hypoblaste. Tout en avant, dans la région acrogénétique, le clivage des feuillets s'arrête et l'entoblaste primitif reste intact jusqu'au moment où commenceront les différenciations de la tête antérieure. En arrière, dans le bouton terminal, tant que durera la croissance de l'embryon, la chorde d'abord, le mésoblaste ensuite, se confondent avec l'hypoblaste : l'entoblaste de la zone notogénétique reparaît avec ses caractères spéciaux. Toute cette évolution s'observe avec une grande netteté chez la truite (Henneguy, Swaen et Brachet, et d'autres). Il y a pourtant, selon les espèces, des variations de détails, dont certaines méritent d'être signalées. Ainsi, il est certain que chez les Murænoïdes (Bœke) l'hypoblaste est distinct et bien délimité de l'ébauche chordo-mésoblastique dès la première apparition de l'entoblaste (fig. 214) et que chacun des deux composants de ce dernier suit son développement propre. Le terme d'entoblaste, dans ce cas, n'a plus que la valeur d'une notion générale, d'ordre comparatif, mais elle n'en est pas moins précieuse parce qu'elle implique une interprétation rationnelle des faits.

Chez d'autres espèces (Noturus, Serranus, certains Salmonides), la chorde est plus lente à se délimiter ; elle s'isole du mésoblaste sur ses faces latérales avant de perdre sa continuité avec l'hypoblaste, comme chez les Amphibiens urodèles et, pendant une courte période, son ébauche a l'aspect d'une véritable plaque chordale, intercalée dans l'hypoblaste (Sumner, H. V. Wilson) ; des dispositions analogues s'observent aussi chez Solea vulgaris.

Notogénèse. — Pendant que ces processus se déroulent dans la partie de l'entoblaste qui correspond à la voûte deutentérique, le bouton terminal s'est édifié à l'extrémité postérieure de cette dernière. Tout nous autorise à le considérer comme l'équivalent de la zone de croissance appositionnelle des Amphibiens et par conséquent comme représentant l'ébauche commune du tronc et de la queue.

La structure du bouton terminal est très particulière. Saillant, épais et compact, il offre l'apparence d'une masse qui s'est tassée, concentrée vers le plan médian (fig. 217). Tous les feuillets y sont confondus et les cellules s'y disposent plus ou moins en strates concentriques ; les mitoses y sont très abondantes. Pendant longtemps, il va s'allonger d'avant en arrière du fait de l'active prolifération de ses éléments et, en même temps que son extrémité postérieure reculera, ses parties antérieures, après différenciation progressive, donneront les organes axiaux de l'embryon. Il se comporte donc exactement comme le fait la ligne de soudure qui prélude à la notogénèse chez les Amphibiens et que nous avons assimilée à la ligne primitive des Amniotes.

D'avant en arrière, au fur et à mesure que le bouton terminal recule, l'hypoblaste s'isole, toujours sous forme d'une lame cellulaire mince et peu étendue ; en son milieu la chorde, bien plus épaisse qu'à la voûte deutentérique, reste encore unie au feuillet interne alors qu'à droite et à gauche de volumineuses plaques mésoblastiques se sont déjà délimitées (fig. 218). Ectoblaste, hypoblaste, mésoblaste et chorde, résultent donc dans cette région d'une

simple dissociation des cellules de la masse compacte du bouton qui s'orientent sur place et se trouvent incorporées dans l'une ou l'autre de ces formations. Ainsi l'embryon s'allonge, l'ébauche du tronc s'édifie sur le prolongement de celle de la tête, et elle est, comme toujours, caractérisée par une

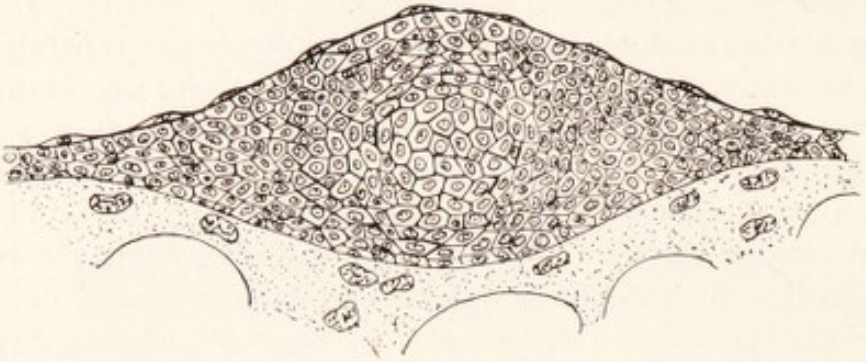


Figure 217. — Embryon de truite. Coupe passant par le nœud terminal (d'après Henneguy).

mésoblastogénèse abondante. Mais dès le début de cet allongement, apparaît dans l'hypoblaste un élément nouveau, dont la signification reste obscure, et qui pourtant ne fait défaut chez aucun Téléostéen : c'est la vésicule de Kupffer. Elle est toujours localisée un peu en avant du point où tous les

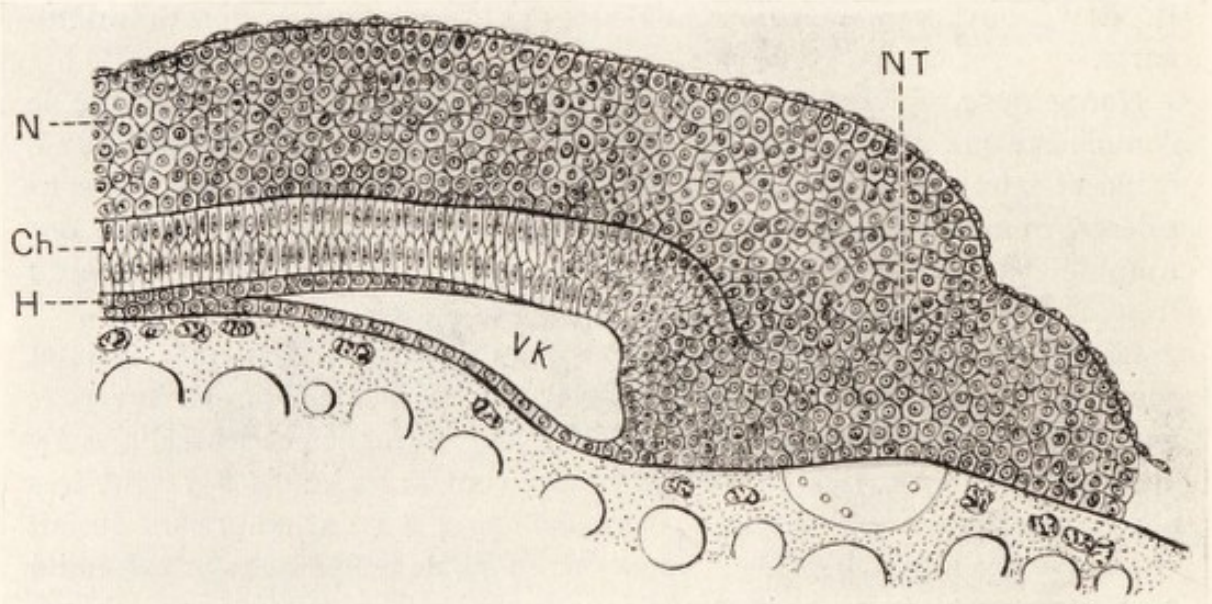


Figure 218. — Embryon de truite. Coupe sagittale passant par la partie terminale de l'ébauche embryonnaire (d'après Henneguy). *NT*, nœud terminal ; *VK*, vésicule de Kupffer. Pour le reste, même légende que pour les figures précédentes.

feuillets se confondent dans le bouton terminal ; c'est dire qu'elle recule au fur et à mesure que ce dernier se différencie et, quand de terminal qu'il était il est devenu l'ébauche de l'appendice caudal, c'est à l'origine de la queue que la vésicule se retrouve ; bientôt elle disparaît par oblitération.

La vésicule de Kupffer est une cavité, peu étendue d'ailleurs, creusée dans

l'hypoblaste (fig. 218). Chez certaines espèces, elle est due tout simplement à un décollement de l'hypoblaste et du syncytium, celui-ci délimitant son plancher. A sa voûte, l'hypoblaste s'épaissit en une plaque chordale et l'extrémité antérieure de la vésicule coïncide assez exactement avec le point où la chorde s'en libère. A son extrémité postérieure elle se perd dans le tissu compact du bouton terminal.

On a beaucoup épilogué sur la signification de la vésicule de Kupffer. Certains y ont vu une réapparition tardive de l'archentéron, ce qui est insoutenable ; d'autres l'ont considérée comme l'homologue de l'allantoïde des Amniotes, et c'est plus inadmissible encore, tant au point de vue morphologique que fonctionnel. A n'en pas douter elle est une partie de la cavité digestive, mais on ne saura pourquoi elle se forme à un moment donné et en un point précis que quand on aura pénétré dans le domaine, encore complètement inconnu, de la nutrition de l'embryon.

Mésoblaste périphérique. — Le mésoblaste et l'hypoblaste dont nous venons d'étudier l'origine sont embryonnaires ou axiaux. Pendant qu'ils évoluent, le bord d'enveloppement progresse, comme chez les Sélaciens, et revêt de plus en plus la masse du deutoplasme. Tout le long de ce bord le clivage gastruléen sépare l'ectoblaste de l'entoblaste (fig. 140 et 219) ; mais à l'inverse des Sélaciens, cet entoblaste reste rudimentaire, ne prolifère pas, et suit le bord d'enveloppement dans tout son voyage. Quand celui-ci est achevé et que le blastopore vitellin se ferme (Voir fig. 138 et 139), cet entoblaste périphérique vient former une mince lame de cellules lâches, très vaguement clivée en hypoblaste et en mésoblaste et qui repose sur le syncytium vitellin juste derrière l'extrémité caudale de l'embryon (Swaen et Brachet). On y trouvera plus tard de nombreux vaisseaux sanguins.

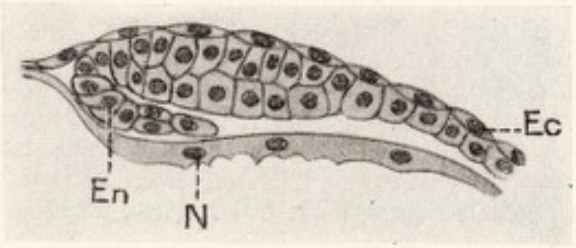


Figure 219. — Bord d'enveloppement d'un disque germinatif de Murænoïde (d'après Bœke). *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste ; *N*, noyaux syncytiaux.

L'immense majorité de la masse deutoplasmique de l'œuf n'a donc qu'un léger revêtement syncytial recouvert d'un épiblaste de cellules plates. Le mésoblaste et l'hypoblaste périphériques, si abondants chez les Sélaciens, sont donc pour ainsi dire absents chez les Téléostéens.

Plus tard des cellules migratrices généralement pigmentées se dégageront du corps de l'embryon, spécialement de la région où se forme le cœur, et se répandront dans les régions extraembryonnaires de l'œuf (Wenkebach, Stockard). Puis d'autres cellules, issues du mésenchyme embryonnaire et des ébauches vasculaires sanguines, viendront rejoindre les premières (Swaen et Brachet, Stockard) suppléant ainsi à l'insuffisance de l'activité mésoblastogène du bord d'enveloppement. Leur étude trouvera sa place dans un autre chapitre.

Différenciations de l'ectoblaste. — Tout comme chez l'ammocète,

l'ébauche du système nerveux des Téléostéens est une masse cellulaire pleine et compacte, s'enfonçant dans la profondeur comme une sorte de carène (Henneguy) et qui résulte de la concentration vers la ligne médiane de plaques ectoblastiques épaissies primitivement étalées latéralement (fig. 215 et 216). Cette carène s'isole de l'ectoblaste qui, prenant dès lors le nom d'épiblaste, se reconstitue au-dessus d'elle. Haute et épaisse dans la tête elle est plus mince dans le tronc : elle se creusera dans la suite d'un canal central qui deviendra le canal épendymaire. Enfin comme chez l'ammocète, les Ganoïdes et les Sélaciens, la crête ganglionnaire est incorporée dans l'ébauche neurale primitive et ne s'en dégagera qu'à des stades plus avancés.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Outre les travaux cités spécialement dans l'index du chapitre précédent, et dans ceux se rapportant à la gastrulation et à la formation de l'embryon, voir : Bellonci, *Atti r. Acad. Lincei*, Rome, XIX, 1884. — E. Gregory, *Festsch Kupffer*, 1899. — Hatta, *loc. cit. et Proc. roy. Soc London* B, 88, 1915. — O. Hertwig, *die Entwickl. des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere*, Iena, 1883; *Arch. mikr. Anat.*, XXXIX, 1892. — C. K. Hoffmann, *Arch. néerl.*, XVI, 1881, XVIII, 1883. — Jablonowski, *Anat. Anz*, XIV, 1898. — Kopsch, *Verhdl. anat. Gesell*, 1898 ; *Gastrulation und Embryobildung bei den Chordaten*, Leipzig, 1904. — W. H. Levis, *Anat. Rec.*, VI, 1912 ; VIII, 1912. — Lwoff, *Bull. soc. natural.*, Moscou, VIII, 1894. — Œllacher, *Zeitsch. wiss. Zool*, XXII, 1872, XXIII, 1873. — Schwink, *Inaug. Diss.*, Munich, 1889, et *Biol. Centralbl.*, VIII, 1888. — A. Swaen et A. Brachet, *Arch. biol.*, XVI, 1899, XVIII, 1902, XX, 1904. — H. V. Wilson, *Bull. Unit. States Fish. Comm*, IX, 1891.

CHAPITRE III

PREMIÈRES ÉTAPES DE L'ACROGÉNÈSE, DE LA CÉPHALOGÉNÈSE ET DE LA NOTOGÉNÈSE, CHEZ LES AMNIOTES. — FORMATION DES FEUILLETS ET DES ORGANES AXIAUX

Nous avons pu suivre, chez tous les Anamniotes, les débuts des trois grandes étapes par lesquelles se constitue le corps d'un Vertébré et établir que leur développement obéit aux mêmes lois morphogénétiques. Nous allons retrouver ces lois chez les Amniotes, claires et évidentes chez les Reptiles, plus obscures chez les Mammifères, difficiles à déceler chez les Oiseaux.

REPTILES

Les faits principaux de leur ontogénèse sont actuellement assez bien connus, et nombreux sont les auteurs qui ont collaboré à cette acquisition (Balfour, Strahl, Kupffer, Weldon, Mehnert, Mitsukuri, Schauinsland, Ballowitz, O. Hertwig, etc.). C'est chez les Reptiles, parmi les Amniotes, que l'on a pu, récemment, mettre le mieux en lumière l'existence des zones céphalogénétique et notogénétique et établir leur signification. C'est dire que leur importance ne le cède guère à celle des Amphibiens ; aussi sera-t-il nécessaire de les étudier avec quelque détail.

Au stade où nous l'avons laissé après avoir décrit l'évolution du canal notochordal (Voir livre III, chap. III), le disque embryonnaire d'un Reptile se compose comme suit (fig. 153, 154, 160) : une large plaque ectoblastique d'épithélium cylindrique élevé, circulaire ou légèrement ovalaire, en continuité sur tout son pourtour avec l'ectoblaste extraembryonnaire beaucoup plus mince, montre dans sa partie postérieure, une tache plus sombre, la plaque primitive, occupée elle-même par un blastopore en fer à cheval, à lèvre antérieure nettement saillante.

Cette plaque ectoblastique repose sur l'entoblaste, mais celui-ci n'a pas partout la même structure ni la même origine. Au devant de la plaque primitive, suivant une large bande qui s'étend dans le sens antéro-postérieur

sur les trois quarts environ du disque embryonnaire règne l'entoblaste deutentérique, issu du déploiement des parois du canal blastoporal (fig. 160). Il est formé de cellules orientées verticalement, en épithélium, mais lâchement unies, laissant entre elles des vacuoles d'autant plus larges et plus nombreuses qu'on s'éloigne davantage du blastopore.

Il est, nous l'avons vu, enchâssé dans l'entoblaste vitellin, composé d'une couche de cellules riches en deutoplasme et se continue avec lui tout le long de ses bords. Cet entoblaste vitellin tire son origine du clivage gastruléen et, dans la partie craniale de l'écusson embryonnaire, a la même valeur morphologique que l'entoblaste de la voûte archentérique des Amphibiens urodèles et anoures. Nous pouvons donc qualifier cette partie du nom de zone acrogénétique, l'entoblaste deutentérique caractérisant la zone céphalogénétique.

Enfin, au niveau de la plaque primitive, l'entoblaste céphalique (= deutentérique) se réfléchit dans l'ectoblaste le long de la lèvre craniale du blastopore. Latéralement et en arrière, le tissu de la plaque primitive prolifère abondamment, des lames cellulaires en partent qui s'insinuent de dedans en

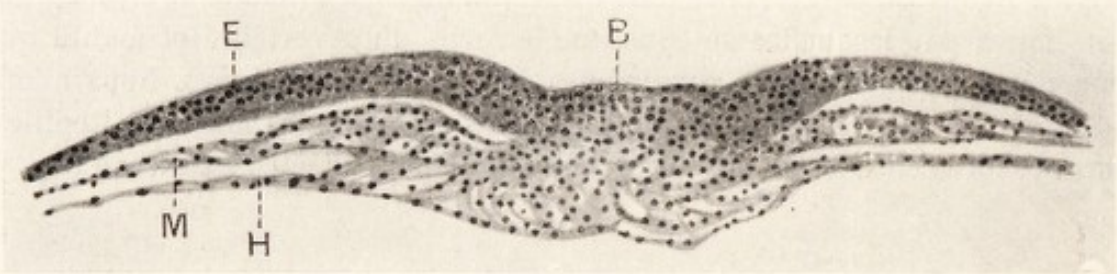


Figure 220. — Chrysemys marginata. Coupe transversale entamant les lèvres latérales du blastopore. *B*, bouchon vitellin ; *E*, épiblaste ; *H*, hypoblaste vitellin ; *M*, mésoblaste.

dehors et d'avant en arrière entre l'ectoblaste et l'entoblaste vitellin extra-embryonnaires, pour s'étendre ensuite de plus en plus. Ce sont là les ébauches d'un mésoblaste abondant, dont la partie provenant du pourtour postérieur de la plaque primitive est l'équivalent morphologique du mésoblaste périphérique des Sélaciens ou de celui qui procède de la lèvre caudale du blastopore des Amphibiens.

La région de la plaque primitive, et spécialement les lèvres craniale et latérales de la fente blastoporale, sont donc des zones d'intense activité et de néoformation cellulaire qui concourent particulièrement, dès ce moment, à la production de mésoblaste (fig. 220). Ce sont là, on s'en souvient, les attributs de la zone de croissance appositionnelle notogénétique des Anamniotes ; comme d'autre part, il résulte de toute la gastrulation des Reptiles que le blastopore qui apparaît au stade qui nous occupe est l'équivalent du blastopore presque fermé, devenu punctiforme, des Urodèles ou des Anoures, on est autorisé à dire que la plaque primitive, après qu'elle a fourni le canal blastoporal, devient directement la zone notogénétique de l'embryon de Reptile.

L'existence des trois zones formatrices du corps étant établie, il nous reste à poursuivre leur évolution. Comme chez les Anamniotes, l'acrogénèse est tardive, la voûte archentérique ne se modifie qu'après, et elle formera la matière d'un chapitre ultérieur. Nous nous bornerons donc ici à examiner la formation des feuillets définitifs dans les zones céphalogénétique et notogénétique.

Évolution de la zone céphalogénétique. -- A des stades précoces, se produit un processus curieux et dont les causes immédiates sont obscures, malgré qu'il ait été observé et décrit par de nombreux auteurs (Strahl, Peter, Mitsukuri, etc.). Par un mouvement d'ensemble, les feuillets mais surtout l'ectoblaste embryonnaire, se concentrent vers le blastopore ; les dimensions du disque embryonnaire se réduisent dans d'appréciables proportions (Comparer fig. 153 et 154), surtout dans le sens transversal.

En conséquence, l'ectoblaste s'épaissit, et surtout ses cellules se tassent, se serrent davantage les unes contre les autres, deviennent de hauts prismes disposés sur deux ou trois couches (fig. 221). Mais comme l'entoblaste ne

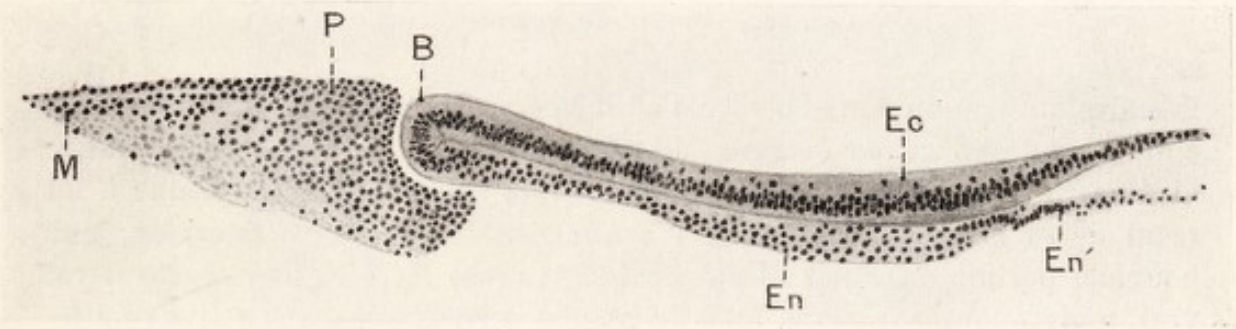


Figure 221. — Chrysemys. Coupe sagittale. *B*, lèvre craniale du blastopore ; *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste deutentérique ; *En'*, entoblaste vitellin ; *M*, mésoblaste ; *P*, plaque primitive.

subit ce mouvement qu'à un degré beaucoup moindre, il en résulte que le feuillet externe, glissant de dehors en dedans à la surface de l'entoblaste vitellin, ne dépasse plus que de très peu, à droite et à gauche, les limites de l'entoblaste deutentérique (fig. 223), tandis qu'en avant la zone archentérique conserve une étendue appréciable. Ainsi, dans toute la zone céphalogénétique, l'entoblaste vitellin est exclu de l'écusson embryonnaire ; nous verrons qu'en effet, il ne participera pas à la formation de l'hypoblaste du tube digestif.

Dans l'entoblaste céphalique (nous employons ce terme comme synonyme de deutentérique), les cellules se sont également rapprochées ; elles se sont aussi multipliées, de sorte que les vacuoles intercellulaires qui lui donnaient un aspect particulier, sont devenues plus petites, moins nombreuses ; le feuillet est plus compact, surtout dans le plan médian, où se dessine une sorte de nœud, bien visible à la voûte du petit tronçon de canal blastoporal qui persiste encore à ce stade (fig. 223).

Enfin, il est une dernière conséquence du mouvement de concentration qu'il importe de signaler. Nous avons dit qu'il a son maximum de dehors en

dedans, c'est-à-dire qu'il rétrécit l'embryon bien plus encore qu'il ne le raccourcit. En s'exerçant sur la plaque primitive et sur le blastopore, il allonge la première et fait confluer la lèvre craniale et les lèvres latérales du second. Entre ces lèvres, les cellules du centre de la plaque, comprimées, se soulèvent en une sorte de bouchon que l'on peut comparer au bouchon vitellin des Amphibiens (comparer fig. 220 et 228) ; comme lui, d'ailleurs,

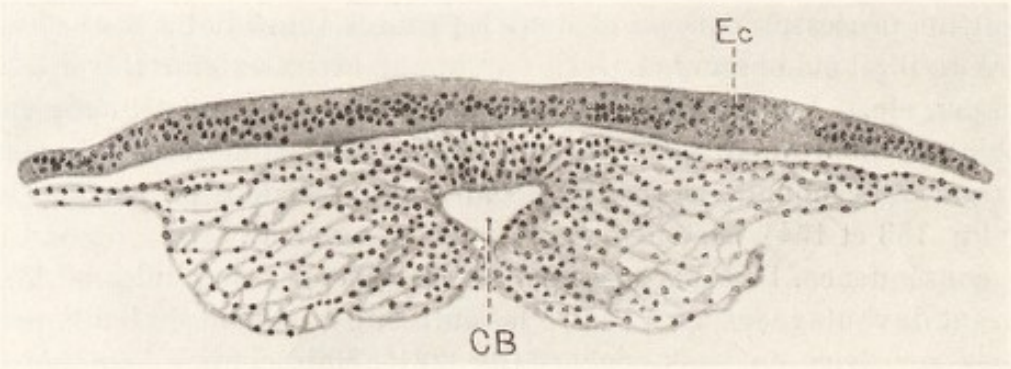


Figure 222. — Chrysemys. Coupe transversale du canal blastoporal *CB*, dans la zone notogénétique ; *Ec*, ectoblaste.

il rentre après coup dans l'orifice d'où il émerge, ou bien il est définitivement éliminé et dégénère par nécrose (Mitsukuri). En somme, tout cela fait que le blastopore se réduit à un petit orifice et que cette réduction est due à un recul de sa lèvre craniale et à la confluence de ses lèvres latérales ; une nouvelle portion du canal blastoporal s'est ainsi formée, très courte il est vrai, mais à parois épaisses, faite de cellules serrées et en très active prolifération mitotique (fig. 222). C'est là le début de la notogénèse et de l'allonge-

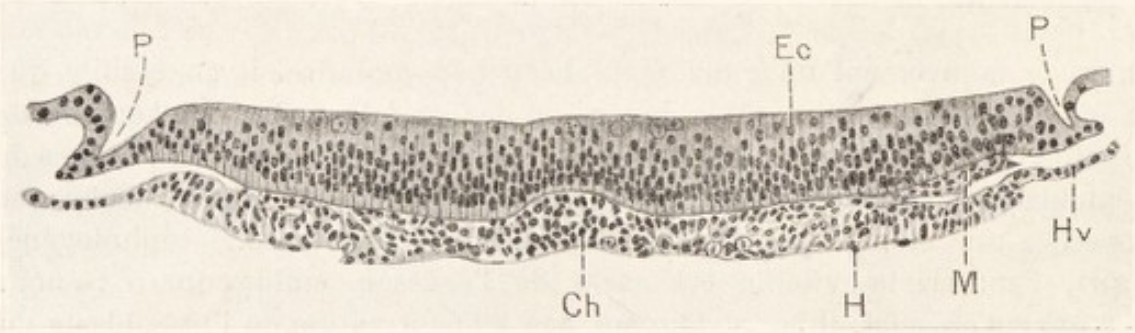


Figure 223. — Chrysemys. Coupe transversale de la région céphalogénétique. *Ch*, plaque chordale ; *Ec*, ectoblaste ; *H*, hypoblaste deutentérique ; *Hv*, hypoblaste vitellin ; *M*, mésoblaste ; *P*, plis limitants latéraux.

ment de l'embryon par croissance appositionnelle ; elle se poursuivra pendant que se différenciera la zone céphalogénétique.

Bientôt en effet, l'entoblaste céphalique se modifie ; sous-jacent à l'ectoblaste de l'écusson embryonnaire, il devient compact, formé de cellules cylindriques juxtaposés, en une ou deux couches ; latéralement et à son extrémité antérieure (fig. 221 et 223), il se continue assez brusquement avec

l'entoblaste vitellin, fait d'une couche de cellules cubiques, chargées de gros grains deutoplasmiques. Dans le plan médian se remarque (fig. 223) un amas plus compact encore ; c'est la plaque chordale ; sa face supérieure, convexe, déprime la face profonde de l'ectoblaste.

De chaque côté de l'ébauche chordale, l'entoblaste céphalique évolue diffé-

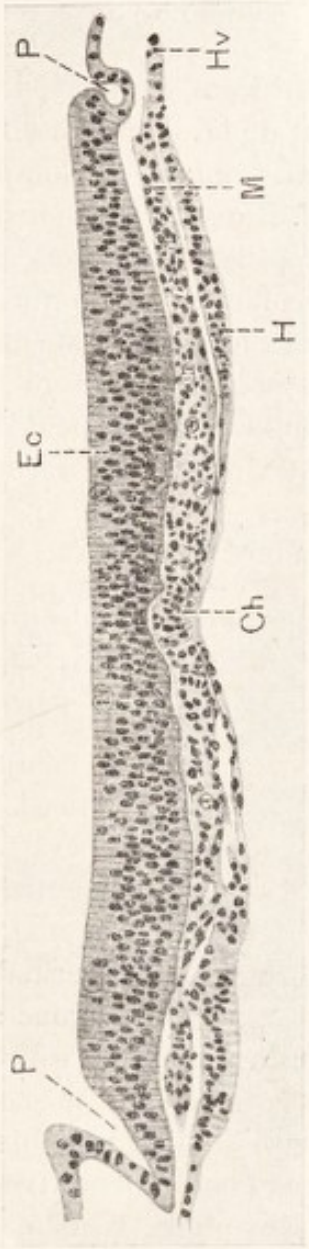


Figure 224. — Chrysemys. Coupe transversale de la région céphalogénétique. Même légende que pour la figure précédente.

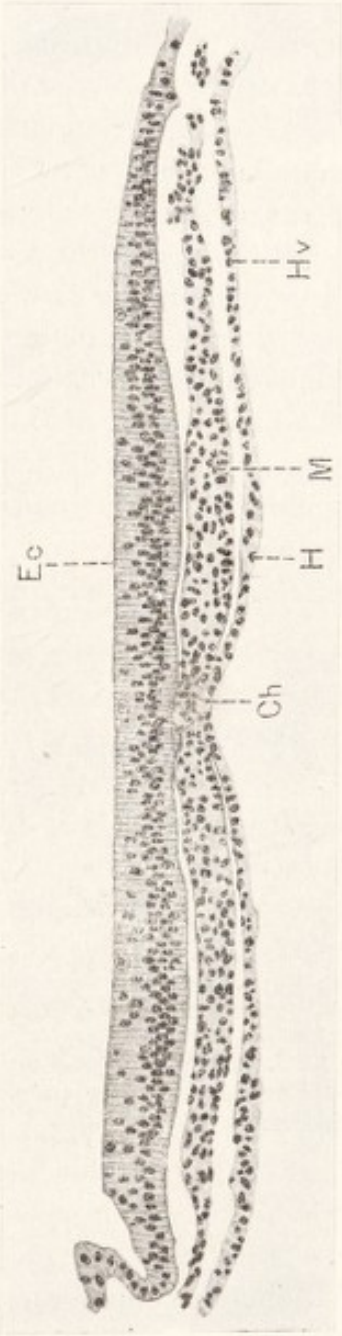


Figure 225. — Chrysemys. Coupe passant à l'union des zones céphalogénétique et notogénétique. Même légende que précédemment.

remment dans sa moitié interne et dans sa moitié externe. En dedans, les cellules se disloquent et la plupart d'entre elles, perdant leur forme épithéliale, émigrent en une courte traînée qui s'effile en pointe vers le dehors

(fig. 223 et 224) ; elles forment finalement une bande de cellules irrégulières, se terminant librement à la limite de l'ectoblaste embryonnaire et qui, en dedans, se sépare peu à peu des bords latéraux de la plaque chordale. Ces bandes, droite et gauche, sont les ébauches du mésoblaste céphalique. Sous elles, persiste une couche de cellules très aplaties, formant la voûte de la cavité sous-germinale et tendue entre la chorde et la moitié externe de l'entoblaste qui ne s'est pas modifiée ; ces deux restes de l'entoblaste primitif, constituent ensemble l'hypoblaste céphalique ; il se complètera lors de l'isolement définitif de la chorde dorsale (fig. 224).

Les processus qui viennent d'être décrits commencent dans la partie postérieure de la zone deutentérique et se propagent de là, d'arrière en avant, jusqu'à son extrémité antérieure où ils s'arrêtent pendant un temps assez long : c'est le cas général pour tous les Vertébrés. Il résulte de leur déroulement, avec une entière évidence, que, chez les Reptiles, les parois du canal blastoporal, sans adjonction d'éléments venus de l'extérieur, donnent naissance, dans la région céphalogénétique, à la chorde, au mésoblaste embryonnaire et à l'hypoblaste définitif. Ce sont là, exactement, les produits de différenciation de l'entoblaste deutentérique des Anamniotes et l'on peut signaler, enfin, comme dernière analogie, que la quantité de mésoblaste formée dans cette région est faible.

Evolution de la zone notogénétique. — Pendant que s'ébauchaient les feuillets dans la région de la tête future, la notogénèse commençait aussi. Deux caractères essentiels distinguent la zone formatrice du tronc : 1° la quantité de mésoblaste formé est beaucoup plus grande, c'est-à-dire que l'activité mésoblastogène est prédominante ; 2° la masse cellulaire issue de la plaque primitive dans la zone de croissance notogénétique et qui a, en apparence, la même origine que l'entoblaste céphalique, ne donne que la partie troncale de la chorde et du mésoblaste, sans intervenir de façon appréciable dans la constitution de l'hypoblaste ; dans toute cette région, c'est l'entoblaste vitellin qui deviendra l'épithélium définitif du tube digestif.

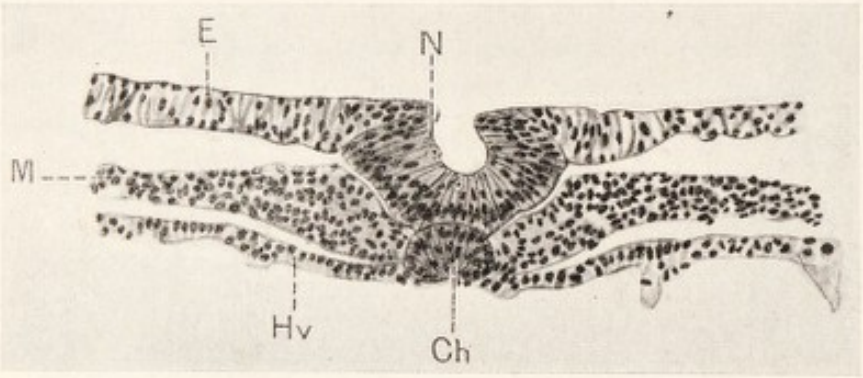


Figure 226. — Chrysemys. Coupe transversale de la zone notogénétique. Même légende que précédemment. *E*, épiblaste ; *N*, gouttière médullaire.

La série des figures 225 à 228 suffit à prouver l'exactitude de telles conclusions. Au niveau du blastopore (fig. 227), l'activité cellulaire est intense ; d'épaisses bandes mésoblastiques, issues de la plaque primitive, s'étendent en s'amincissant jusque dans les parties extraembryonnaires de l'œuf ; par-dessous, l'entoblaste vitellin passe en une traînée continue qui ne fait que pren-

dre contact avec les éléments sus-jacents. Au-devant du blastopore il ne subsiste qu'un court canal blastoporal, presque vertical, dont les parois latérales prolifèrent abondamment et qui s'ouvre tout de suite dans la cavité sous-germinale (fig. 228) ; mais ses parois ne se déploient pas comme dans la zone céphalogénétique ; seule l'ébauche chordale, large et épaisse, vient s'enclaver dans l'entoblaste vitellin. Dans toute l'étendue de ses faces latérales, elle est en continuité avec le mésoblaste dont le volume n'a pas diminué. Plus en avant encore, on passe dans la partie du tronc où les feuillets sont déjà mieux délimités (fig. 226) et qui s'est allongée en s'amincissant ; l'ébauche chordale est plus mince, les bandes mésoblastiques, encore très larges mais moins épaisses, sont complètement isolées sur leur pourtour interne et ne pourront plus s'accroître que par leurs propres forces. Enfin, l'entoblaste vitellin commence à s'engager sous la plaque chordale, pour la rejeter en haut et prendre sa place à la voûte de la cavité sous-germinale.

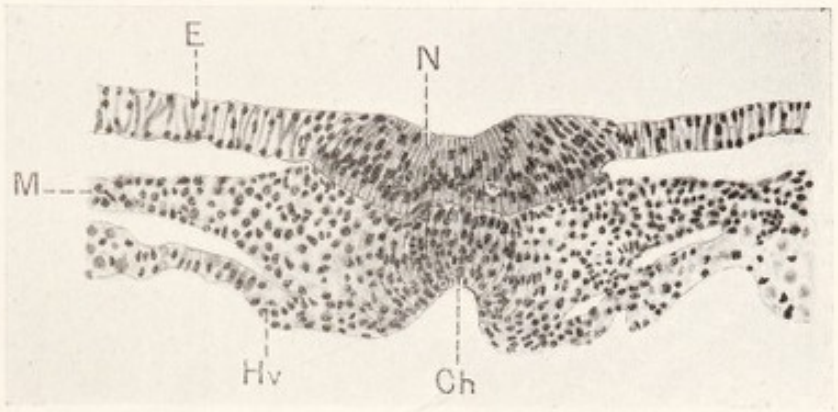


Figure 227. — Chrysemys. Coupe passant tout près de ce qui reste du canal blastoporal en pleine zone de prolifération notogénétique. Même légende que précédemment.

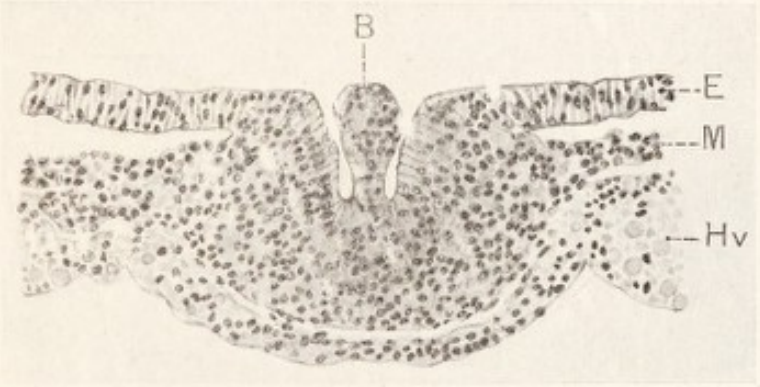


Figure 228. — Chrysemys. Coupe passant par la partie antérieure des lèvres latérales du blastopore, en pleine zone de prolifération mésoblastogène. Même légende que précédemment. *B*, bouchon vitellin.

Nous avons basé cette description sur un stade assez avancé, où les étapes principales, se succédant d'avant en arrière sur une étendue de près d'un demi-millimètre, sont d'une analyse aisée. De plus jeunes embryons, où le tronc est à ses débuts, ne sont pas moins instructifs, bien que l'étude en soit plus délicate. On verra sur la figure 225 une coupe de la partie tout antérieure de la zone notogénétique, passant au point où elle va se continuer dans la région céphalogénétique. La plaque chordale, petite et étroite, enclavée dans de l'entoblaste vitellin, se continue latéralement dans deux plaques mésoblastiques larges et épaisses. Il suffit de comparer cette image à la figure 224 qui provient du même embryon,

pour juger d'un coup d'œil des différences importantes qui les séparent.

Achèvement de la formation de la chorde, du mésoblaste et de l'hypoblaste dans les régions céphalogénétique et notogénétique. — C'est à l'union de ces deux zones que la chorde est le plus mince ; c'est là aussi que son ébauche est apparue en premier lieu ; c'est à partir de là enfin, qu'elle s'isole et prend sa situation définitive, en même temps que l'hypoblaste se constitue sous elle.

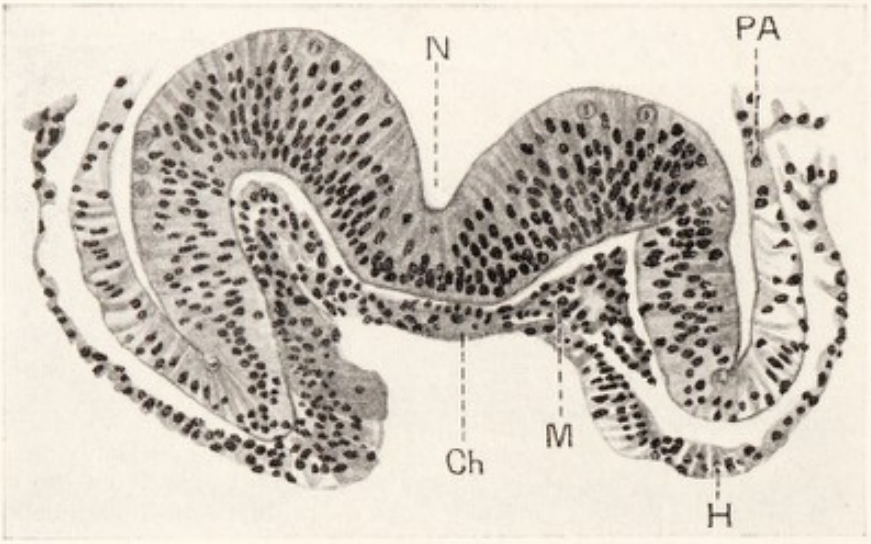


Figure 229. — Chrysemys. Coupe passant par la partie antérieure de la région céphalique. Même légende. *N*, gouttière médullaire ; *PA*, plis amniotiques latéraux.

Dans la région tronçale, les choses se passent très simplement ; progressivement d'avant en arrière, les bords de l'entoblaste vitellin se rapprochent et se soudent sous la chorde, qui en même temps s'arrondit et affecte la forme d'un cordon cylindrique. C'est donc l'entoblaste vitellin seul et exclusivement qui constitue l'hypoblaste et

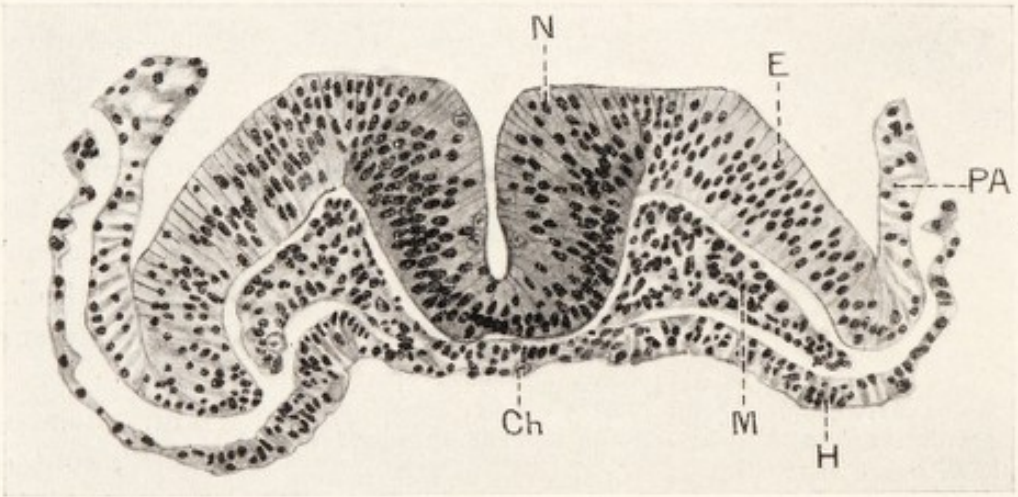


Figure 230. — Chrysemys. Coupe passant un peu en arrière de la précédente. Même légende.

formera l'épithélium définitif du tube digestif ; latéralement et en arrière il se continue, sans ligne de démarcation, dans l'hypoblaste (ancien entoblaste) extraembryonnaire.

Dans la région céphalique, la longue bande de réunion formée d'hypoblaste aplati, ajoute aux processus une légère complication. L'embryon à ces

stades s'allonge et, en même temps il se rétrécit, parce que son dos et ses flancs se dessinent (Comparer fig. 224 et 229). La lame aplatie qui, tendue sous le mésoblaste, unit l'hypoblaste cylindrique aux bords latéraux de la plaque chordale, se réduit progressivement, de dehors en dedans. Peut-être

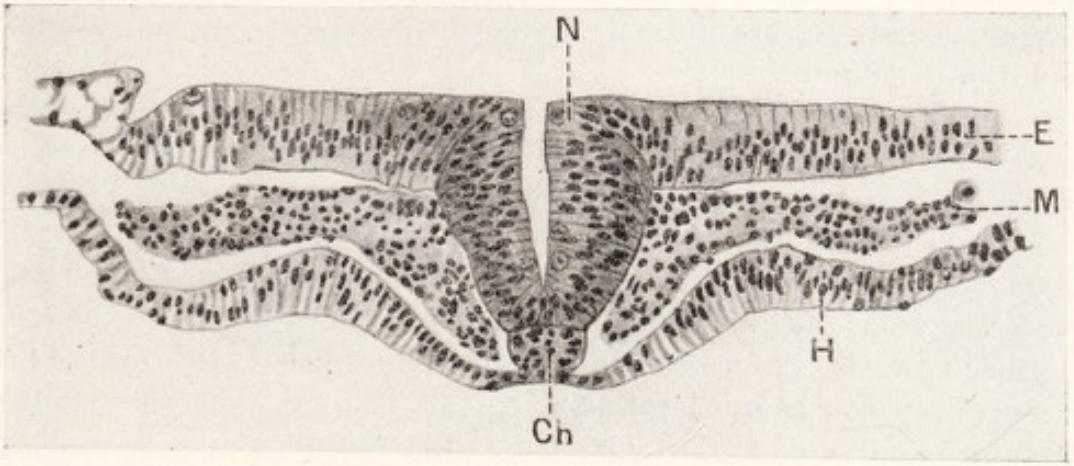


Figure 231. — Chrysemys. Coupe passant dans la partie postérieure de la région céphalique. *Ch*, chorde dorsale ; *H*, gouttières hypoblastiques.

les cellules qui la composent passent-elles en grande partie dans le mésoblaste; il n'en reste finalement plus que quelques-unes qui, s'insinuant sous la chorde, l'excluent de la voûte sous-germinale, et ne forment bientôt plus qu'une courte lamelle médiane mettant en continuité les plaques latérales

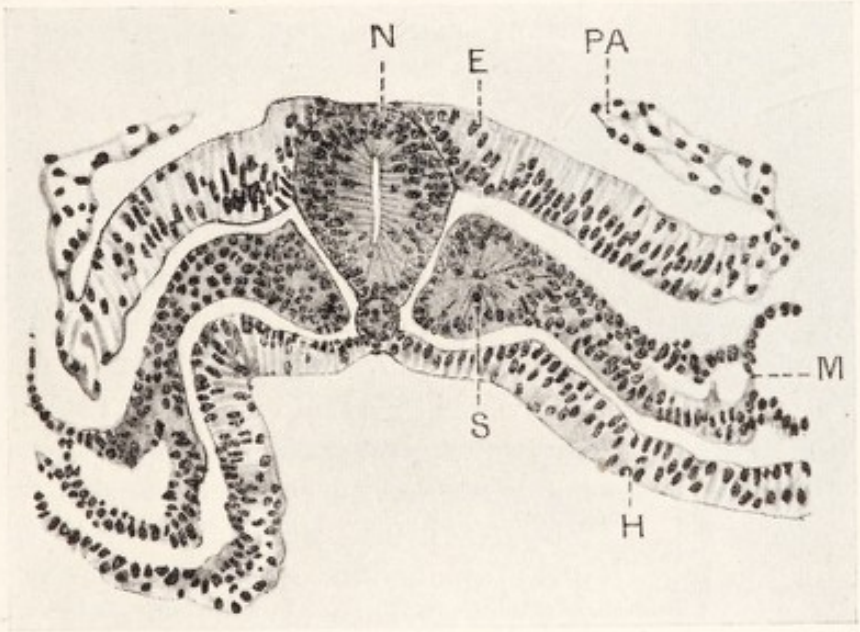


Figure 232. — Chrysemys. Coupe passant par le point de continuité de la tête et du tronc. Même légende que précédemment. *S*, premier somite mésoblastique.

d'hypoblaste cylindrique (fig. 229, 230, 231). Elles persistent longtemps sous cet aspect et leur présence est un précieux critérium pour la détermination topographique de la région céphalique à des stades relativement avancés, où la segmentation du mésoblaste a déjà commencé. Nous aurons à y revenir

plus tard. Elles finissent néanmoins par disparaître complètement (fig. 232), et sont remplacées par des cellules cylindriques semblables à celles du reste de l'hypoblaste céphalique.

Ce développement se fait d'arrière en avant et jusqu'à des stades très avancés, mésoblaste, chorde et hypoblaste restent incomplètement différenciés à l'extrémité tout antérieure de la zone céphalogénétique. Nous y reviendrons dans un autre chapitre.

Les caractères distinctifs de l'hypoblaste de la tête et de celui du tronc, si nets chez les Reptiles, sont un excellent critérium pour établir la destinée de chacun d'eux. Dans le tronc, il reste longtemps formé d'une lame étalée de cellules cubiques richement chargées de plaquettes deutoplasmiques ; dans la tête, les cellules deviennent de plus en plus nettement cylindriques, perdent les grains vitellins qu'elles possédaient encore et, quand l'embryon commence à prendre sa forme définitive, on voit les parties latérales de l'hypoblaste se reployer en une large gouttière (fig. 232) qui se ferme ensuite en une cavité digestive close de toutes parts. Or cette partie du tube digestif n'est autre que l'*intestin branchial*, et ce seul fait suffit à prouver que ce que nous avons appelé zone céphalogénétique, mérite réellement cette appellation.

Evolution de l'ectoblaste embryonnaire. Formation du système nerveux et de l'épiblaste. — Pendant que l'entoblaste subissait ses différenciations, l'ectoblaste se modifiait concurremment. Nous avons déjà dit que, dès le début, il se tasse surtout de dehors en dedans, mais un peu aussi d'avant en arrière. L'écusson embryonnaire se rétrécit et se raccourcit aussi (comparer fig. 153 et 154), momentanément s'entend, car bientôt tout l'embryon s'allonge et prend peu à peu ses formes extérieures (fig. 233).

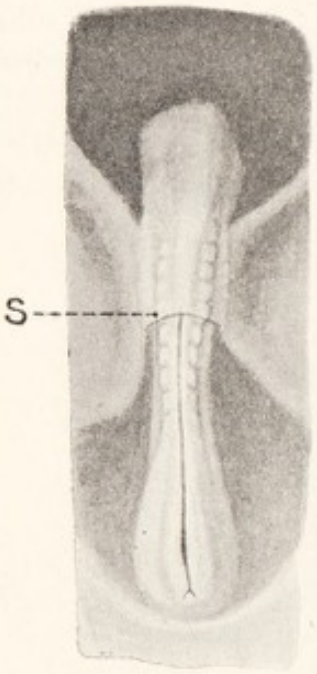


Figure 233. — Vue d'ensemble d'un embryon de Chelonia caouana (d'après Mitsukuri). *S*, somites mésoblastiques.

A la fin de son mouvement de concentration, l'ectoblaste, épais, formé d'une plaque de hautes cellules cylindriques pluristratifiées, revêt successivement d'avant en arrière, l'entoblaste acrogénétique (archentérique), céphalogénétique et notogénétique. Le premier a la structure de l'entoblaste vitellin ; ses cellules sont chargées de grosses plaquettes deutoplasmiques et ne tardent pas à se stratifier en deux ou trois couches (fig. 221). Nous examinerons l'évolution de l'ectoblaste successivement dans ces trois zones.

Ectoblaste acrogénétique. — Il se continue d'abord par transitions assez brusques dans l'ectoblaste extraembryonnaire (fig. 221). Puis bientôt, un pli net et de plus en plus profond, le pli limitant antérieur (fig. 234) se forme, qui l'invagine en bas et en arrière. Ce pli marque, de façon définitive, l'extrémité craniale de l'embryon, qui, grâce à lui,

commence à se soulever au-dessus des portions extraembryonnaires de l'œuf. Au fur et à mesure qu'il s'approfondit et recule, une paroi ventrale se forme à la tête de l'embryon, constituée non par l'ectoblaste seul, mais aussi par l'entoblaste acrogénétique, qui s'est trouvé refoulé lui aussi. L'ectoblaste recouvre donc, comme d'une calotte, un cul-de-sac antérieur du tube digestif, dont le fond est précisément formé par le point où la chorde et le méso-

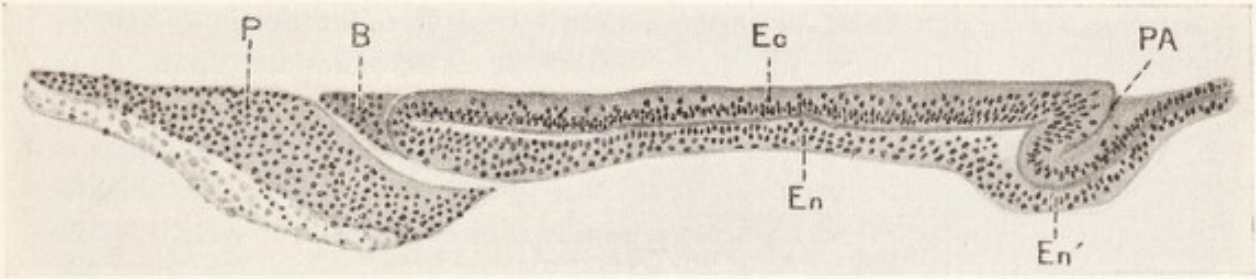


Figure 234. — Chrysemys. Coupe sagittale ; *B*, bouchon vitellin ; *Ec*, ectoblaste ; *En*, entoblaste deutentérique ; *En'*, entoblaste vitellin ; *P*, plaque primitive ; *PA*, pli limitant antérieur.

blaste conservent longtemps leur continuité avec l'hypoblaste ; en d'autres termes, ce fond correspond à l'extrémité antérieure de l'entoblaste céphalique, qui se réfléchit là dans l'entoblaste acrogénétique. On lui a donné le nom d'intestin préoral. En effet, la paroi ventrale du cul-de-sac antérieur est, dans le plan médian, formée par l'ectoblaste doublé de l'entoblaste ; les deux

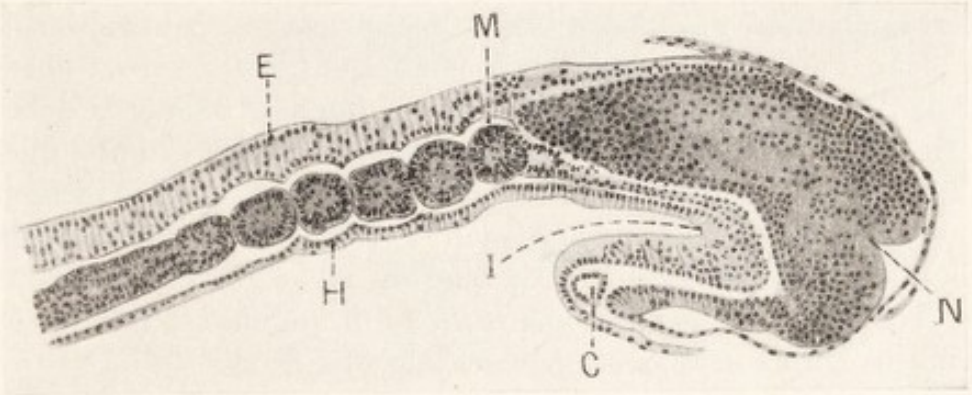


Figure 235. — Chrysemys. Coupe sagittale de la tête et de la partie moyenne du tronc ; *E*, épiblaste ; *C*, cavité péricardique ; *H*, hypoblaste ; *I*, intestin préoral ; *M*, mésoblaste déjà segmenté en 6 somites ; *N*, neuropore antérieur.

feuillets s'accolent sans interposition de mésoblaste et dans la suite l'orifice buccal définitif se formera en ce point (fig. 235).

On remarquera enfin, sur les figures 234 et 235, que c'est là où il recouvre l'intestin préoral que l'ectoblaste a son maximum d'épaisseur ; il correspond en effet, chez les Reptiles, au repli cérébral transverse des Amphibiens et son évolution est la même : à ses dépens se constituera le cerveau antérieur avec les organes qui y sont annexés (fig. 235).

Nous venons de préciser la notion de l'acrogénèse et de montrer les pre-

mières étapes de son évolution. L'entoblaste n'y est pas mésoblastogène ; il ne s'y forme pas non plus de chorde dorsale ; en revanche, l'ectoblaste y donne naissance à des organes extrêmement importants que nous étudierons en détail quand nous traiterons de l'organogénèse de la tête.

Ectoblaste céphalogénétique et notogénétique. — Tout le long de la tête, sur le prolongement du pli limitant antérieur, se creusent deux *sillons limitants latéraux* droit et gauche (fig. 223, 224) grâce auxquels l'ectoblaste embryonnaire se trouve nettement circonscrit. Celui-ci, légèrement déprimé dans le plan médian par la plaque chordale, a le même aspect compact, épais, dans toute l'étendue de la région céphalique.

Plus en arrière, dans le tronc futur, l'aspect change, les sillons limitants s'effacent : ils n'apparaîtront que beaucoup plus tard et la bande ectoblastique épaisse et stratifiée se réduit rapidement dans le sens transversal, pour ne plus occuper que le plan médian et son voisinage immédiat (fig. 227). En dehors d'elle, l'ectoblaste s'amincit, ses cellules deviennent lâchement unies, puis il passe dans la partie extraembryonnaire du feuillet externe, beaucoup plus mince encore.

Dans la tête il y a donc, dès les jeunes stades, une prépondérance ectoblastique qui s'oppose à la prépondérance mésoblastique du tronc tout entier. Ces différences vont s'accuser et se préciser encore dans la suite.

Dans la tête, les sillons limitants s'approfondissent de plus en plus, forcent la partie externe de l'ectoblaste embryonnaire à s'abaisser et l'amènent ainsi à délimiter les parois latérales du corps (fig. 229, 230). D'autre part, dans le plan médio-dorsal, l'ectoblaste se déprime en une gouttière largement évasée : c'est la gouttière médullaire ; ses versants droit et gauche sont formés par les plaques médullaires primaires ; celles-ci, en dehors, se continuent dans le reste de l'ectoblaste, auquel on peut dès maintenant donner le nom d'épiblaste. Or il résulte de tout ce développement et des figures qui l'illustrent, que le tissu des plaques médullaires est, à ce moment, à peine plus épais et plus compact que l'épiblaste embryonnaire ; ce dernier reste formé d'un haut épithélium cylindrique stratifié. Au fond du sillon limitant, cette texture change : l'épiblaste extraembryonnaire du futur amnios est mince, composé de cellules irrégulières, séparées par des vacuoles claires.

Dans le tronc, l'ectoblaste compact et stratifié est tout entier utilisé dans la formation de la gouttière médullaire (fig. 226) ; l'épiblaste n'a nulle part la structure qu'il a dans la tête : il est mince, unistratifié et vacuoleux. Entre la tête et le tronc, règne naturellement une zone de transition, peu étendue d'ailleurs.

Ces différences, très instructives au point de vue de l'embryologie topographique comme de l'organogénèse de la tête, persistent longtemps. Par les processus habituels, dans les deux régions du corps, les lèvres de la gouttière médullaire se rapprochent et se soudent, et l'ébauche du système nerveux se sépare de l'épiblaste, mais celui-ci conserve ses caractères distinctifs (fig. 232). Il reste, dans la tête, spécialement le long des flancs de l'embryon, formé d'un haut épithélium cylindrique, de cellules riches en protoplasme,

serrées les unes contre les autres ; il conserve en somme, un aspect neural, il ressemble dans toute son étendue à une vaste placode sensorielle.

La fermeture de la gouttière médullaire commence dans la région de la nuque future et se propage de là d'avant en arrière et d'arrière en avant. Au sommet de la tête, dans la zone acrogénétique, un neuropore persiste longtemps (fig. 235). En arrière, les replis médullaires finissent par se soulever au-dessus du petit pertuis qui représente le dernier vestige du blastopore, puis ils se soudent. Dès ce moment ce pertuis met en communication la cavité épendymaire avec la cavité sous-germinale : il est devenu le canal neurentérique.

Comme chez les Poissons, la crête ganglionnaire des nerfs craniens est tardive chez les Reptiles : le tube nerveux se constitue des plaques médullaires primaires tout entières. Mais les points de repère que nous avons pu signaler sont assez durables pour que l'on puisse reconnaître que le bord postérieur de la crête ganglionnaire du vague, quand elle apparaît, est juste en regard du point où, dans les jeunes stades, s'établissait la continuité entre les zones céphalogénétique et notogénétique. La signification des grandes étapes de l'ontogénèse se trouve dès lors établie pour les Amniotes avec autant de rigueur que pour les Anamniotes.

MAMMIFÈRES

Les données acquises chez les Reptiles vont être d'un grand secours pour l'interprétation rationnelle de la délimitation des grandes régions du corps et la formation des feuillets chez les Mammifères. Nous avons déjà décrit au Livre III les aspects successifs des blastodermes de lapin aux stades qui nous occupent en ce moment ; nous avons dit aussi qu'en réalité la ligne primitive des Mammifères et des Oiseaux n'est autre chose que la plaque primitive des Reptiles, agrandie et allongée dans le sens antéro-postérieur.

Chez les Reptiles, après l'ouverture du canal blastoporal dans la cavité sous-germinale et la constitution de l'entoblaste deutentérique, la plaque primitive entre en prolifération, devient une zone d'accroissement appositionnel aux dépens de laquelle se formera le tronc ; prolifération, croissance et différenciation des feuillets se succèdent régulièrement en partant d'un point fixe, et le tronc qui s'édifie peu à peu, refoule progressivement en avant la zone céphalogénétique. C'est donc la répétition presque exacte, chez un Amniote, de ce qui se passe chez les Amphibiens.

Chez les Mammifères, les processus sont les mêmes dans leur essence, mais ils sont modifiés dans leur ordre chronologique. Si l'on examine un blastoderme de lapin à un stade où le prolongement céphalique a pris toute sa longueur et où la ligne primitive a son maximum d'extension (fig. 174), on y retrouve sans difficulté les trois zones morphogénétiques de tous les Vertébrés : la zone acrogénétique, courte, va de l'extrémité antérieure du prolongement céphalique au bord de l'écusson embryonnaire ; le feuillet interne est là de l'entoblaste vitellin. Derrière cette région, s'étend le prolongement cépha-

lique, parcouru par le canal notochordal jusqu'au nœud de Hensen : il est l'élément essentiel et spécifique de la zone céphalogénétique et en marque les limites. Enfin la ligne primitive, du nœud de Hensen au nœud postérieur, est la zone notogénétique.

La ligne primitive n'est donc autre chose que la zone de croissance appositionnelle des Amphibiens et des Reptiles et elle diffère de la plaque primitive de ces derniers en ce que sa prolifération et son allongement précèdent ses différenciations. En d'autres termes, chez les Mammifères — et chez les Oiseaux — les matériaux formateurs du tronc se constituent et se mettent en place d'abord et les organes axiaux de l'embryon ne s'y délimitent qu'ensuite. Par rapport aux Reptiles, il n'y a là, nous le répétons, qu'une interversion chronologique de phénomènes identiques.

L'examen détaillé de coupes sagittales et transversales confirme pleinement ces considérations. Tous les Mammifères ont un prolongement céphalique ; chez certains d'entre eux il se creuse d'un canal notochordal long et à lumière

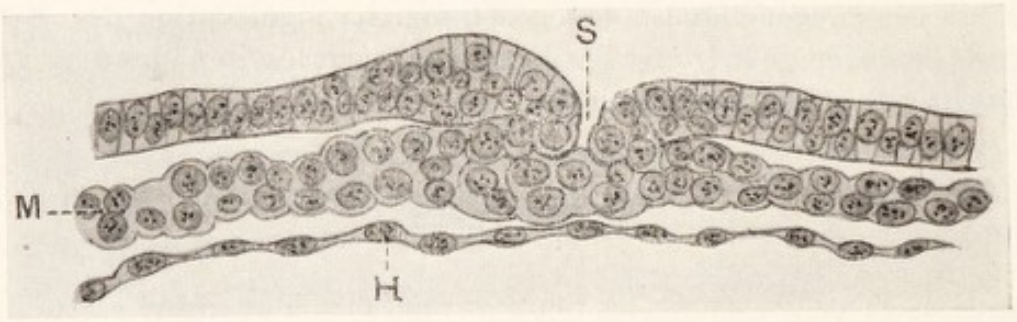


Figure 236. — Coupe de ligne primitive de lapin (d'après Ed. Van Beneden). *S*, sillon primitif : *H*, hypoblaste vitellin ; *M*, mésoblaste.

nette. Il en est ainsi chez l'Ornithorhynque (Wilson et Hill), le Murin (Ed. van Beneden), le Cobaye (Huber), l'Homme (d'Eternod, Grosser, Strahl et Beneke) et d'autres encore ; chez tous aussi son plancher se soude à l'entoblaste vitellin sous-jacent, comme le fait dans la suite, et d'avant en arrière, le tissu de la ligne primitive. Puis, ce plancher se rompt et les parois du canal notochordal se déploient et s'étalent à la voûte du lécithocèle (cavité sous-germinale). Il n'y a donc pas, jusqu'ici, de différence importante avec les Reptiles. On assiste ensuite à la réduction progressive de la ligne primitive en tant que ligne : le nœud de Hensen se rapproche du nœud postérieur et finit par se confondre avec lui ; le sillon primitif, de ce fait, se ferme progressivement en un canal — blastoporal lui aussi — dont le plancher s'effondre au fur et à mesure qu'il se forme et qui, par conséquent, n'est jamais qu'une perforation de l'embryon mettant le lécithocèle en communication avec l'extérieur ; ainsi s'ébauche le tronc sur le prolongement de la tête. Dans cette phase également, l'analogie avec les Reptiles est frappante : la ligne primitive est le siège d'une mésoblastogénèse extrêmement active et précoce (fig. 236) ; les parois du canal notochordal, au fur et à mesure qu'il se constitue et se détruit, sont entièrement utilisées dans la formation du mésoblaste et de la

chorde, c'est-à-dire que l'hypoblaste du tronc, chez les Mammifères aussi, dérive directement de l'entoblaste vitellin.

Nous venons d'établir que l'embryologie des Mammifères confirme tout ce qu'a enseigné celle des Reptiles, tant dans les faits que dans leur interprétation. Il y a néanmoins quelques différences qui doivent être signalées et, de

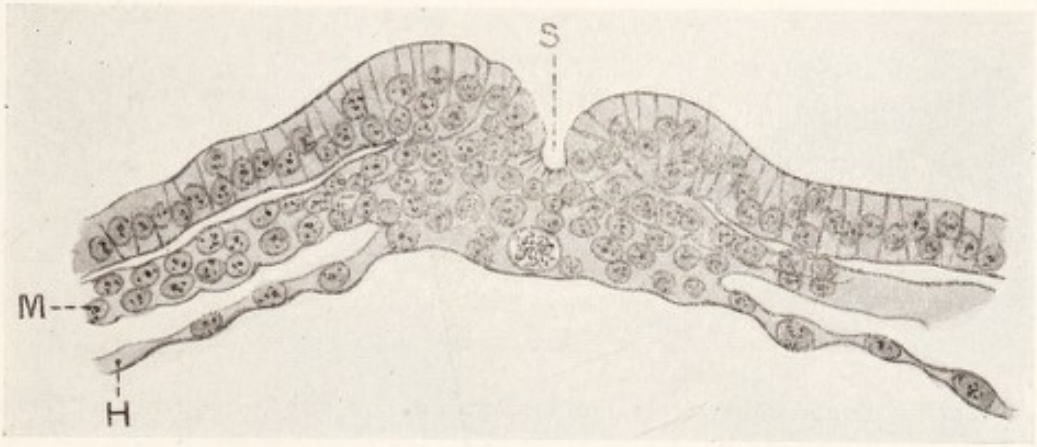


Figure 237. — Coupe de ligne primitive de lapin (d'après Ed. Van Beneden), montrant sa soudure avec l'hypoblaste vitellin. Même légende que fig. 236.

plus, les images que donnent les coupes microscopiques n'ont pas partout la même netteté.

Tout d'abord la formation d'une longue ligne primitive, qui n'est, nous l'avons dit, que l'ébauche extrêmement précoce du tronc, s'accompagne de la production, précoce aussi et surtout abondante, de mésoblaste. Des bords latéraux de la ligne et du nœud postérieur partent d'épaisses et longues

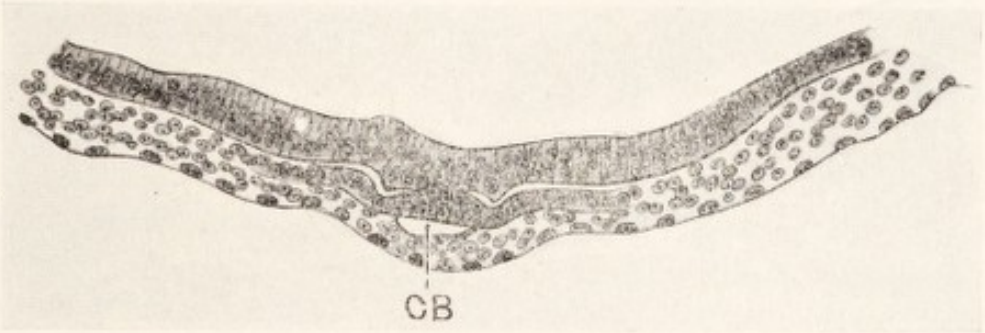


Figure 238. — Coupe transversale d'embryon de murin passant par le canal blastoporal *CB* (d'après Ed. Van Beneden).

traînées de cellules, fréquemment en mitose, qui s'insinuent de plus en plus loin, entre les deux feuillets primaires, dans les parties extraembryonnaires de la vésicule blastodermique (fig. 236 et 237).

Dans la région céphalogénétique, la différence principale entre les Reptiles et les Mammifères, est encore la précocité de la mésoblastogénèse chez les derniers. Chez tous les Mammifères, le prolongement céphalique, avant même de s'être soudé à l'entoblaste vitellin sous-jacent, prolifère par ses bords latéraux (fig. 238) et fournit deux bandes mésoblastiques assez épaisses, mais qui dans

le sens transversal ne dépassent pas les bords de l'écusson embryonnaire. Il en résulte que le mésoblaste céphalique précède, dans sa formation, le déploiement des parois du canal notochordal et que, quand ce déploiement s'effectue, il ne porte plus que sur la plaque chordale et deux courtes bandes d'hypoblaste cylindrique qui la prolongent à droite et à gauche (fig. 239).

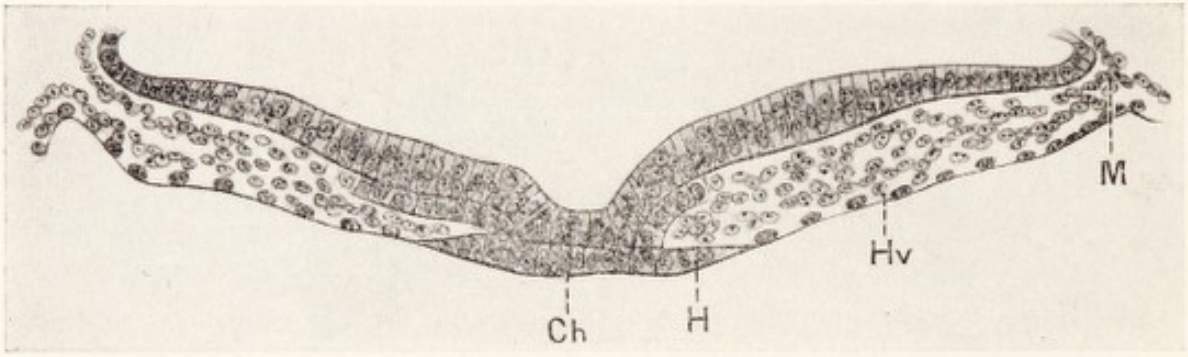


Figure 239. — Coupe transversale d'un embryon de murin (d'après Ed. Van Beneden). Les parois du canal blastoporal sont étalées ; *H*, hypoblaste deutentérique ; *Hv*, hypoblaste vitellin ; *Ch*, plaque chordale ; *M*, mésoblaste.

La couche intermédiaire d'hypoblaste aplati, si caractéristique chez les Reptiles, n'existe donc pas chez les Mammifères, ou est tout à fait rudimentaire. D'ailleurs, à peine ce stade est-il atteint, que le mésoblaste resté jusqu'alors

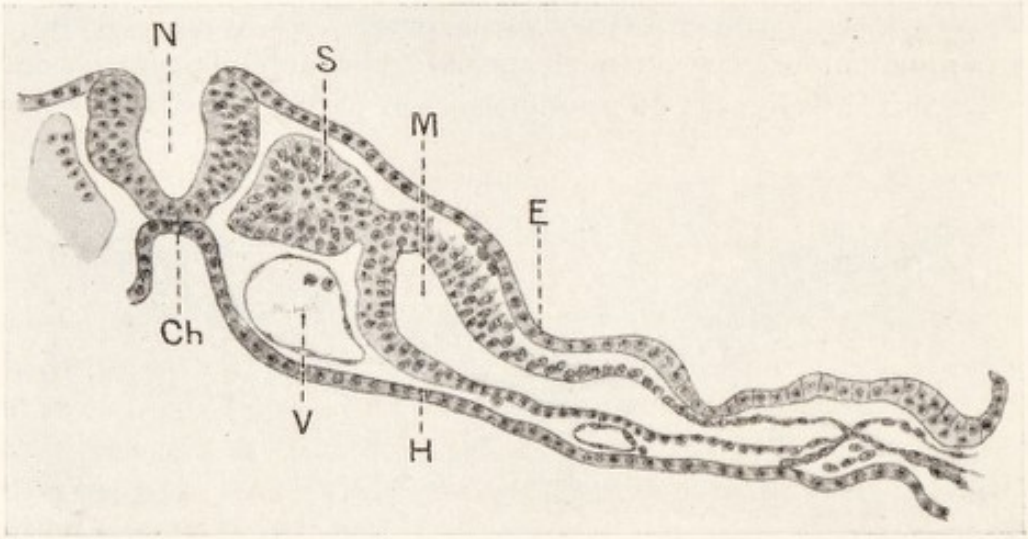


Figure 240. — Coupe transversale du tronc d'un embryon de chien (d'après Bonnet). *Ch*, plaque chordale ; *E*, épiblaste. *H*, hypoblaste ; *M*, mésoblaste clivé en ses feuillets somatique et splanchnique délimitant le cœlome ; *S*, somite ; *V*, vaisseaux.

en continuité sur une très courte étendue avec la partie interne de l'hypoblaste, s'en détache et se libère complètement.

Le développement, chez les Mammifères, est donc plus raccourci que chez les Reptiles et, par conséquent, plus difficile à analyser et à interpréter ; d'où de nombreuses divergences de vue entre les auteurs. Il en est (Hubrecht, Keibel, O. Hertwig, Huber, etc.) qui prétendent que le prolongement cépha-

lique n'est, comme la ligne primitive elle-même, qu'une ébauche chordo-mésoblastique et qu'elle n'intervient pas dans la formation de l'hypoblaste qui donnera la paroi épithéliale du tube digestif. Avec Ed. Van Beneden, C. Rabl et quelques autres, nous croyons que c'est inexact et que la description donnée plus haut correspond bien à la réalité ; les figures le prouvent péremptoirement et des images analogues ne sont pas rares chez l'embryon de lapin, quand on dispose d'un matériel d'étude suffisant.

La paroi du canal notochordal intervient donc, sans aucun doute, dans la constitution de l'hypoblaste de la tête, mais il est impossible d'affirmer qu'elle le fait au même degré que chez les Reptiles. Chez les Mammifères, en effet, l'isolement de la chorde est très tardif ; la plaque chordale, si nette au début (fig. 239), s'estompe plus ou moins dans les stades ultérieurs, en ce sens que

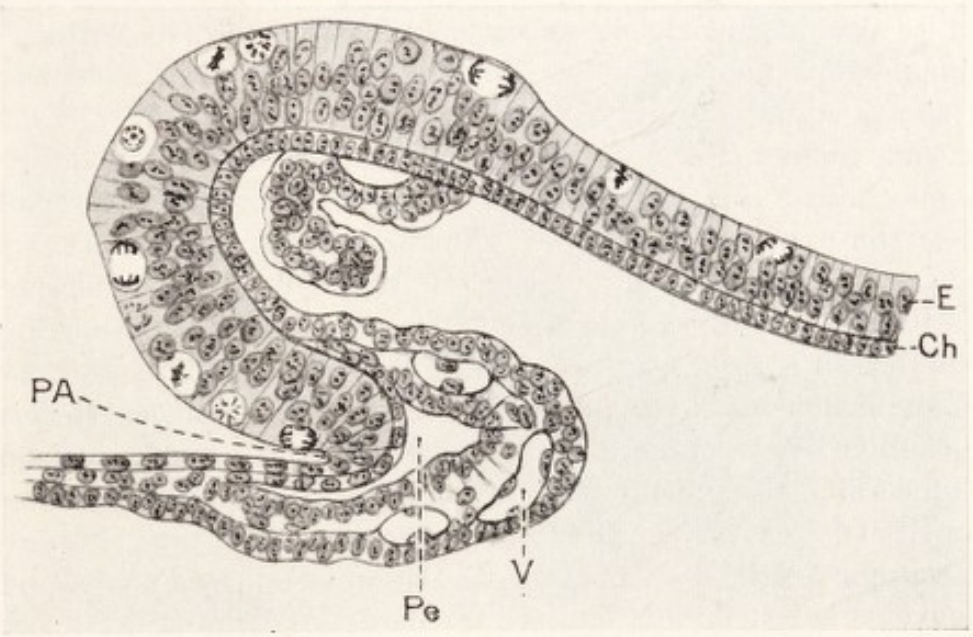


Figure 241. — Extrémité antérieure d'un embryon de murin, coupe sagittale (d'après Ed. Van Beneden). *E*, épiblaste ; *Ch*, plaque chordale ; *PA*, pli limitant antérieur ; *Pe*, cavité péricardique ; *V*, ébauches endothéliales du cœur.

les cellules qui la constituent s'aplatissent et se délimitent mal des parties voisines ; celles-ci perdent, elles aussi, plus ou moins complètement leur caractère d'épithélium cylindrique en se confondant avec l'entoblaste vitellin qui les entoure (fig. 240). Plus tard, la chorde se détachera de l'hypoblaste comme un cordon cellulaire grêle, l'hypoblaste de la région branchiale redeviendra cylindrique comme chez les Reptiles et y évoluera de même, mais il serait téméraire de dire qu'il vient tout entier du prolongement céphalique ; l'essentiel est d'ailleurs qu'à coup sûr il en dérive partiellement.

Telles sont les différences qu'il convenait de signaler dans la formation du mésoblaste, de la chorde et de l'hypoblaste entre les Reptiles et les Mammifères ; elles sont d'importance secondaire et ne nécessitent aucune retouche à l'interprétation générale des faits.

Dans l'ectoblaste embryonnaire, le système nerveux s'édifie avec ses formes habituelles. Comme chez les Reptiles, un sillon limitant antérieur refoule en

bas et en arrière l'entoblaste acrogénétique, et l'ébauche du cerveau antérieur (repli cérébral transverse) coiffe le fond de l'intestin préoral (fig. 241). Il se prolonge en arrière dans des sillons limitant latéraux.

Dans ses lignes générales et dans la plupart de ses détails, l'évolution de l'ectoblaste est exactement la même que chez les Reptiles et à vouloir la décrire, nous tomberions dans des redites. Notons seulement que chez les Mammifères aussi, l'épiblaste de la tête est haut et cylindrique, d'aspect « placodique », tandis que dans le tronc, il est cubique ou même aplati.

OISEAUX

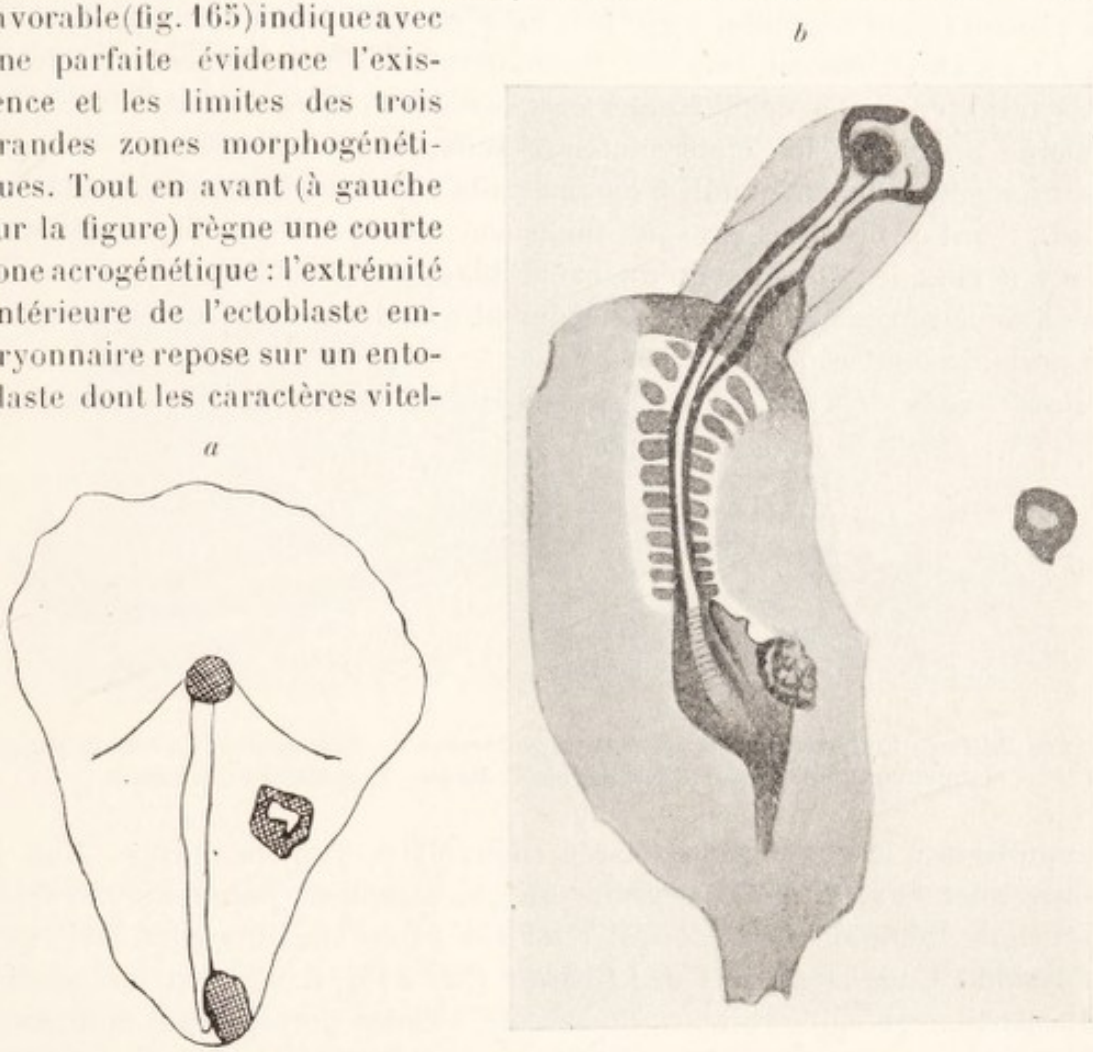
Malgré le très grand nombre de recherches dont les Oiseaux ont été l'objet, et dont les résultats principaux sont consignés dans l'atlas de Mathias Duval, nos connaissances, au point de vue où nous nous plaçons ici, sont encore très imparfaites.

Chez eux, comme chez les Mammifères, une longue ligne primitive parcourt, dans le sens sagittal, plus de la moitié postérieure de l'aire embryonnaire; de son extrémité antérieure (nœud de Hensen) part un prolongement céphalique qui se dirige vers le pourtour antérieur du blastoderme, mais sans l'atteindre jamais; puis la ligne se creuse d'un sillon primitif qui, au nœud de Hensen, s'approfondit en fossette et se continue dans un canal blastoporal rudimentaire; enfin, au fur et à mesure que le tronc se forme, la ligne primitive se raccourcit d'avant en arrière, tandis que le prolongement céphalique s'allonge et semble prendre sa place. Toute cette évolution, étudiée sur des vues en surface de blastodermes de plus en plus âgés, est tellement identique à celle des embryons de Mammifères, que l'on peut parfaitement renvoyer le lecteur aux figures que nous avons données à cette occasion. Les différences ne portent que sur des détails, dont aucun n'a de portée générale.

A en juger par ces faits, les zones acrogénétique, céphalogénétique et notogénétique existent chez les Oiseaux comme chez tous les autres Vertébrés, évoluent selon un schéma analogue, et doivent, par conséquent, avoir la même signification. Nous verrons plus loin que, quand on entre dans le détail des faits, on se heurte à de sérieuses difficultés, spécialement en ce qui concerne l'origine de l'hypoblaste définitif dans la région céphalogénétique. Malgré certains avis discordants (Mitrophanow, Eismond) et qui reposent d'ailleurs sur des observations insuffisantes, on s'accorde très généralement à reconnaître dans la ligne primitive le substratum du corps entier de l'embryon, et on la considère comme étant essentiellement une zone de croissance et de prolifération (Assheton, Kopsch, Fl. Peebles, Jablonowski). Certaines recherches expérimentales le prouvent d'incontestable façon. Si, à un stade où la ligne primitive s'est formée, mais n'a pas encore fourni son prolongement céphalique, on provoque au moyen d'un fin thermo-cautère de petites lésions localisées, par exemple aux extrémités antérieure et postérieure de la ligne primitive et en dehors d'elle (fig. 242 *a*), on peut repérer 24 heures après

(fig. 242 *b*), les points lésés, respectivement sur la vésicule cérébrale antérieure, sur l'extrémité caudale de l'embryon, et dans la région extra-embryonnaire du blastoderme (Kopsch). Le corps de l'embryon procède donc tout entier du matériel cellulaire de la ligne primitive et la tête se forme aux dépens du prolongement céphalique. L'expérience ne permet pas de préciser davantage, mais les résultats qu'elle donne n'en sont pas moins très significatifs.

D'ailleurs, l'examen d'une coupe sagittale et médiane, faite à un stade favorable (fig. 165) indique avec une parfaite évidence l'existence et les limites des trois grandes zones morphogénétiques. Tout en avant (à gauche sur la figure) règne une courte zone acrogénétique : l'extrémité antérieure de l'ectoblaste embryonnaire repose sur un entoblaste dont les caractères vitellins ne font pas de doute ; derrière elle, un long prolongement céphalique dont la face inférieure n'est encore qu'accolée à l'entoblaste vitellin sous-jacent, suffit à lui seul à caractériser la zone céphalogénétique. Un court canal blastoporal parcourt son extrémité postérieure et s'ouvre à l'extérieur au nœud de Hensen. Enfin, la zone notogénétique est représentée par la ligne primitive, qui n'est encore qu'un épaississement linéaire de l'ectoblaste sus-jacent à une mince lame d'entoblaste vitellin.



Figures 242 a et b. — Lésions localisées produites sur un blastoderme de poulet (*a*) et ses conséquences (*b*). *L*, ligne primitive (d'après Kopsch).

L'image est donc exactement superposable à celle que donnerait un embryon de Mammifère au même stade.

Dans les zones acrogénétique et notogénétique, l'évolution ultérieure est

aussi la même que chez les Mammifères et il n'y a pas lieu d'insister. Rappelons simplement que la ligne primitive est la source d'un mésoblaste très abondant, à la fois embryonnaire et extraembryonnaire ; qu'au fur et à mesure que son extrémité antérieure recule, elle se soude dans le plan médian à l'entoblaste vitellin ; qu'ainsi l'ébauche chordale s'enclave seule dans ce dernier, qui deviendra l'hypoblaste troncal tout entier (comparer avec les figures 236 et 237).

En revanche, l'évolution de la zone céphalogénétique est plus obscure. Le prolongement céphalique est net, long et épais chez tous les Oiseaux ; chez tous aussi, comme chez les Mammifères, il s'étale largement, dans le sens transversal, en deux bandes mésoblastiques dont le bord externe ne déborde pas la région embryonnaire. Mais, sauf dans des cas rares et encore insuffisamment étudiés, comme Sula cyanops, Diomedea (Schauinsland), il est plein dans presque toute son étendue. D'une façon générale, il n'y a chez les Oiseaux qu'un canal blastoporal rudimentaire, à moins qu'on ne le considère comme virtuellement contenu dans la masse compacte du prolongement céphalique.

Nous avons déjà dit qu'il en est ainsi également chez bon nombre de



Figure 243. — Coupe transversale d'un blastoderme de poulet, dans la région du prolongement céphalique (*Pc*) (d'après C. Rabl). *N*, gouttière médullaire.

Mammifères : le chien par exemple (Bonnet) et d'autres encore. Mais au moins, chez eux, la partie centrale du prolongement prend une structure épithéliale totale ou partielle qui rend son évolution ultérieure facilement analysable. Chez la plupart des Oiseaux (fig. 243), il n'en est pas ainsi et cette partie, comme le reste, est formée de cellules polyédriques moulées les unes sur les autres.

Elle se soude néanmoins à l'entoblaste vitellin sous-jacent (fig. 243) et se confond complètement avec lui. Mais on ne la voit pas se déployer, s'intercaler dans l'entoblaste, se subdiviser en une plaque chordale et deux bandes hypoblastiques latérales, comme chez les Reptiles et même chez les Mammifères. Bientôt après que la soudure s'est effectuée, on voit simplement (fig. 244) les bandes mésoblastiques se délimiter à leur pourtour interne, puis, dans le plan médian, la chorde et l'hypoblaste définitif se séparer de la masse commune par une sorte de clivage.

Si l'on n'étudiait que les Oiseaux, on arriverait inévitablement à cette conclusion, que bon nombre d'auteurs ont d'ailleurs considérée comme vraie et générale (O. Hertwig, Schauinsland, Hubrecht, Huber et bien d'autres), que le prolongement céphalique de la ligne primitive est uniquement une

ébauche chordo-mésoblastique, qui s'unit transitoirement à l'entoblaste vitellin, mais ne joue aucun rôle dans la formation de l'hypoblaste.

Nous avons montré l'inexactitude de cette conclusion en ce qui concerne les Reptiles et les Mammifères. Est-elle aussi inexacte pour les Oiseaux? Il appartiendra à de nouvelles recherches de répondre à cette question, mais nous possédons cependant déjà certains éléments d'appréciation. Chez les Reptiles, il n'est pas douteux que tout l'hypoblaste de la tête provienne des parois du canal notochordal. Chez les Mammifères, il n'en est peut-être déjà plus ainsi; sûrement le prolongement céphalique intervient dans la formation de l'hypoblaste, mais il n'est pas certain que l'hypoblaste vitellin n'y contribue pas aussi pour une part qu'il est impossible de déterminer. Or, il est à remarquer que, chez les Reptiles, la mésoblastogénèse est tardive dans la tête, tandis qu'elle est précoce et relativement plus abondante chez les

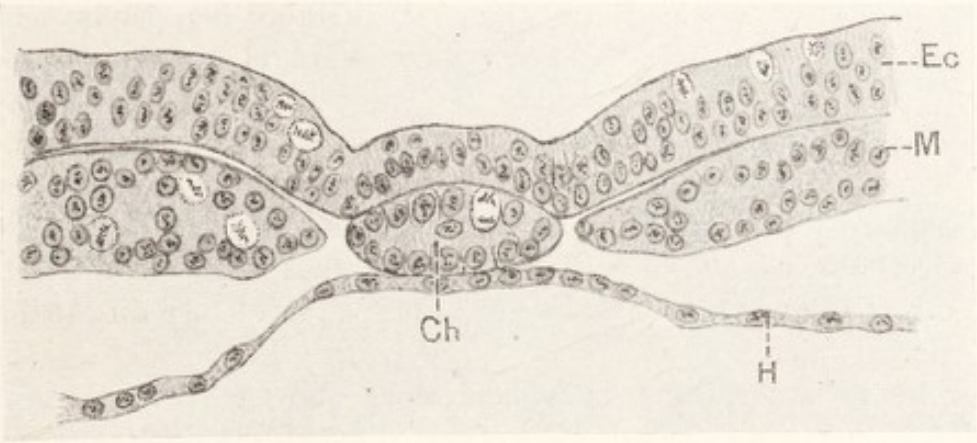


Figure 244. — Portion médiane d'une coupe d'un embryon de poulet plus âgé (d'après C. Rabl). *Ch*, chorde; *Ec*, ectoblaste; *H*, hypoblaste; *M*, mésoblaste.

Mammifères; il semble que, chez ces derniers, le mésoblaste distraie de leur destinée hypoblastique une partie des éléments du prolongement céphalique, auxquels suppléerait l'entoblaste vitellin. Chez les Oiseaux, terme extrême de la série, où la production de mésoblaste est plus considérable encore, il ne resterait plus d'hypoblaste dans le prolongement céphalique et, dès lors, l'épithélium définitif du tube digestif aurait une commune origine, dans la tête et dans le tronc.

Ce n'est là qu'une hypothèse, qui est non seulement séduisante mais qui est rendue plausible par le fait incontestable, que dans le tronc, qui est une région essentiellement mésoblastogène, le feuillet moyen et la chorde absorbent l'entoblaste notogénétique dans sa presque totalité chez les Anamniotes, dans sa totalité chez les Amniotes.

Remarques. — Notre interprétation des faits ne cadre pas toujours avec les conclusions qui en ont été tirées par les auteurs qui les ont observés. La raison en est que celles-ci sont trop souvent contradictoires; chaque auteur a une tendance naturelle à généraliser ce qu'il a vu et à considérer comme plus explicatif que tout autre l'objet sur lequel ont porté ses recher-

ches : de là d'interminables discussions dont l'ère n'est pas encore close, de là aussi des théories de la gastrulation et de la formation des feuillets des Amniotes, qui toutes ont eu des défenseurs et des adversaires. Nous n'avons pas cru nécessaire de les exposer ; cela nous aurait menés très loin et, à notre sens, sans profit réel. La plupart de ces controverses proviennent, en effet, de la méconnaissance des trois grandes étapes ontogénétiques par lesquelles passent tous les Vertébrés, depuis les Cyclostomes jusqu'à l'Homme.

Faute de les avoir reconnues, certains auteurs les ont confondues, d'autres n'en ont étudié qu'une et ont cru que ce qu'ils constataient dans une région déterminée, à un moment donné, pouvait être généralisé à d'autres régions et à d'autres moments. Quelques uns ont serré la vérité de plus près (Hubrecht, Assheton, de Lange jun.) en ce sens qu'ils ont reconnu que le développement de l'embryon se fait par étapes, que la gastrulation en est une et qu'elle est suivie d'une notogénèse (Hubrecht) pendant laquelle la chorde et le mésoblaste s'édifient. En appliquant le principe qui nous a guidé jusqu'ici : celui de l'identité des lois sous la diversité des formes, nous avons pu compléter et préciser cette notion, lui donner sa pleine signification, concilier des observations en apparence contradictoires, et, parfois aussi, remettre à leur vrai rang de détails accessoires, des dispositions auxquelles certains avaient accordé une importance exagérée : tels les soi-disant diverticules cœlomiques, les modalités de l'ouverture du canal blastoporal, etc.

Pour les mêmes raisons, la nomenclature que nous avons adoptée est très simple, parce qu'elle est débarrassée d'une série de termes inventés par les auteurs aux fins de dénommer des formations, dont les unes n'ont qu'une durée éphémère et ne sont que des états transitoires, dont les autres sont des complexes mal définis. C'est ainsi que nous n'avons pas parlé de la plaque protochordale d'Hubrecht, qui n'est que notre entoblaste acrogénétique et n'a par conséquent rien de protochordal, ni de la plaque complémentaire de Bonnet ou de la masse interépithéliale de Rex qui ne sont qu'un mélange d'entoblaste acro- et céphalogénétique. Nous n'avons pas utilisé non plus les termes de plaque et de bourrelets lécitho-entériques, créés par Ed. Van Beneden, parce qu'ils ne représentent que des étapes fugaces de l'ouverture du canal blastoporal dans le lécithocèle.

Un dernier point controversé doit encore retenir notre attention. D'après la description que nous avons donnée, le mésoblaste entier, chez les Amniotes, procède de la ligne primitive et de son prolongement céphalique. C'est là l'opinion d'un grand nombre d'auteurs, et elle est appuyée sur des faits bien observés (Ed. Van Beneden, O. Hertwig, Keibel, Huber, Baumeister, etc.). Pour d'autres cependant, il n'en serait pas ainsi et l'entoblaste vitellin, extraembryonnaire, interviendrait pour une part qu'il est difficile de préciser (Hubrecht, Bonnet chez le mouton, d'autres encore). Il est certain que chez Tarsius (Hubrecht) la mésoblastogénèse est très précoce et précède même l'apparition de la ligne primitive en tant que ligne, mais il ne nous paraît pas démontré que ce mésoblaste primitif ait une autre source que le reste et

ne soit pas le résultat de l'entrée en activité, à des stades très reculés, du nœud postérieur.

Nous avons déjà dit que chez l'Homme, alors que l'embryon est encore didermique, il y a un mésoblaste extraembryonnaire déjà très abondant, formant le magma réticulé et tapissant la face profonde du placenta (Bryce et Teacher, Peters). D'où vient ce mésoblaste ? On l'ignore encore, faute de stades suffisamment jeunes. Il est probable qu'il provient de cellules qui se sont détachées du bouton embryonnaire, en même temps que se délaminait l'entoblaste à sa face profonde (Voir page 175), et qui de là se sont répandues en se multipliant pour former une sorte de mésenchyme primaire (Schlater). Sans aucun doute, chez l'Homme et les Primates, la production d'un mésoblaste extraembryonnaire, précédant la constitution de la ligne primitive et du prolongement céphalique, est une complication secondaire, due à l'extrême précocité de la placentation.

D'ailleurs, même chez l'Homme, il est actuellement certain que le mésoblaste embryonnaire a la même origine et le même mode de formation que chez tous les autres Mammifères (v. Spee, d'Eternod, Grosser, Strahl et Beneke).

Ces réserves que nous venons de faire sur la participation de l'entoblaste vitellin dans la mésoblastogénèse, sont basées sur l'insuffisance de la documentation objective et nullement sur des considérations théoriques. N'avons-nous pas vu, en effet, que chez les Amphibiens anoures et même urodèles, une grande partie du mésoblaste des parois latérales et ventrale du corps prend naissance sur place, par un vérifable clivage qui détache du reste les couches superficielles de l'entoblaste vitellin ? (fig. 190). Ce qui se produit dans un groupe peut se présenter partout ; il s'agit ici d'un fait qui n'avait une portée vraiment générale et une signification importante, qu'à l'époque où l'on partait de l'idée préconçue que le mésoblaste, chez tous les Vertébrés, devait avoir la même origine et le même mode de formation que chez l'Amphioxus.

DÉVELOPPEMENT DE L'HYPOCHORDE OU CORDON HYPOCHORDAL

L'hypochorde est un mince cordon cellulaire, qui se détache de l'hypoblaste sur la ligne médio-dorsale, bien après que la chorde s'est définitivement constituée.

Connue depuis longtemps chez les Téléostéens où elle a été récemment étudiée par Franz, elle a été bien décrite chez les Sélaciens (A. Weber), les Amphibiens (Stöhr, Bergfeld, Reinhardt), et même chez les Reptiles et les Oiseaux (Prenant, Nicolas).

Chez les Sélaciens, elle est rudimentaire dans la tête ; sur toute l'étendue de la région branchiale, elle reste à l'état de crête hypoblastique qui ne s'isole pas et finit par disparaître. Dans le tronc, elle se détache et forme une petite tige, appliquée contre le pourtour supérieur de la chorde, com-

posée, en coupe transversale, d'une ou deux cellules très claires. Longtemps des ponts irréguliers l'unissent à son lieu d'origine.

Chez les Téléostéens, elle manque dans la tête ou y est, en tout cas, tout à fait vestigiaire. Dans le tronc (fig. 293), elle est constituée d'une traînée de cellules qui se détachent d'une crête médio-dorsale de l'hypoblaste et à laquelle elle reste longtemps unie par un certain nombre de ponts segmentaires (Franz). Plus tard, ces ponts se rompent et l'hypochorde se retrouve encore, à des stades très avancés, sous forme de cellules claires noyées dans le tissu conjonctif d'un ligament qui court le long de la face antérieure de la colonne vertébrale. Chez l'adulte il n'en reste plus trace.

Chez les Amphibiens, il y a une hypochorde céphalique et une autre tron-

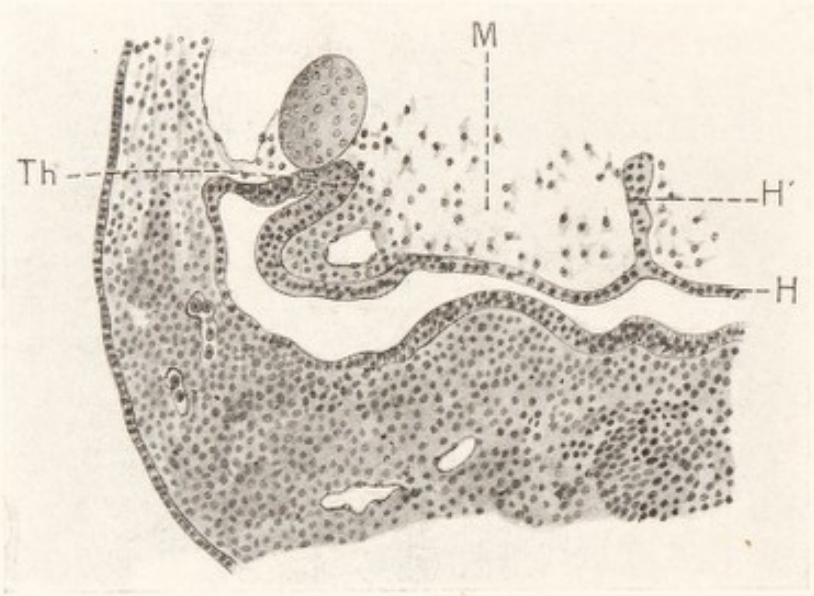


Figure 245. — Coupe transversale dans la région de la 2e poche branchiale d'un embryon de Reptile (orvet) (d'après Saint-Rémy et Prenant). *H*, hypoblaste du pharynx ; *H'*, tige hyperchordale ; *M*, mésenchyme ; *Th*, ébauche thymique.

cale, séparées par une solution de continuité ; leur ébauche est discontinue sans toutefois que l'on puisse la considérer comme segmentaire. Ephémère dans la tête, elle est plus durable dans le tronc où elle finit cependant par se perdre dans le mésenchyme.

Enfin, chez les Reptiles et les Oiseaux, Prenant et Nicolas ont observé à la voûte du pharynx, à des stades avancés, une crête hypoblastique (fig. 245) assimilable à la crête hypochordale des Anamniotes, mais qui jamais ne s'isole en un cordon continu. Elle s'atrophie rapidement en se confondant avec le tissu conjonctif embryonnaire qui l'entoure. Rien d'analogue, chez les Amniotes, n'existe dans le tronc.

La signification de l'hypochorde est tout à fait obscure. Elle n'est évidemment qu'un vestige, mais il est très difficile de le rapprocher d'une formation connue. Klaatsch la considère comme l'homologue de la gouttière épibranchiale de l'Amphioxus. Théoriquement, cette interprétation n'a rien d'invraisemblable et on peut la retenir, ne fût-ce qu'à titre provisoire.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Voir spécialement dans les index des chapitres précédents, les travaux de Balfour, Duval, d'Eternod, O. Hertwig, C. Huber, Mitsukuri, Strahl, Sobotta. — En ce qui concerne la céphalogénèse et la notogénèse en général et chez les Reptiles en particulier : A. Brachet. *Arch. Biol.*, XXIX, 1914. — Pour les Mammifères, Ed. van Beneden, Hubrecht, C. Rabl. En outre : Bergfeld. *Anat. Hefte*, XXI, 1896. — Baumeister. *Zeitsch. wiss. zool.*, CV, 1913. — Bonnet. *Anat. Hefte*, XVI, 1901. — Duval. *Atlas d'embryologie*, Paris, 1889. — Franz. *Morphol. Jahrb.*, XXV, 1898. — O. Grosser. *Anat. Hefte*, XLVII, 1913. — C. Huber. *Anat. Rec.*, XIV, 1918. — Kopsch. *Internat. Monatsch. Anat. u. Physiol.*, XIX, 1902. — Mitrophanow. *Anat. Hefte*, 1899 ; *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, LXIX, LXXI. — Nicolas. *C. R. Assoc. anat.*, Paris, 1899. — Fl. Peebles. *Arch. Entw. Mech.*, VII, 1898. — Prenant. *Journ. Anat. et Physiol.*, XXXIV, 1898. — Reinhardt. *Morph. Jahrb*, XXXII, 1904. — H. Rex. *Arch. mikr. Anat.*, L, 1897. — Schauinsland. *Anat. Anz.*, XV, 1899. — Schlater. *Anat. Anz.*, XXXI, 1907; XXXIV, 1909. - Comte V. Spee. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1896. — Stœhr. *Morph. Jahrb.*, XXIII, 1895. — Strahl u. Beneke. *Ein junger menschlicher Embryo.*, Wiesbaden, 1910. — Tsukaguchi. *Anat. Hefte*, XLVI, 1912. - A. Weber. *C. R. Soc. Biol.*, Paris, LXXIV, 1913. — L. Will. *Zool. Jahrb.*, VI, 1893 ; IX, 1896 ; *Biol. Centralbl.*, XIX, 1899.

CHAPITRE IV

DÉVELOPPEMENT DE LA BOUCHE ET DU MÉSOBLASTE DE LA TÊTE ANTÉRIEURE (ACROMÉRITE). — FORMATION DE L'ANUS. — DÉVELOPPEMENT DES FORMES EXTÉRIEURES DU CORPS

DÉVELOPPEMENT DE LA BOUCHE ET DU MÉSOBLASTE DE LA TÊTE ANTÉRIEURE

Nul ne conteste plus que l'orifice buccal soit, chez les Vertébrés, une néoformation ; le blastopore n'a avec lui aucune relation génétique et l'ancienne opinion de Dohrn, qui le considérait comme provenant phylogénétiquement de la confluence d'une première paire de fentes branchiales, est aujourd'hui généralement abandonnée.

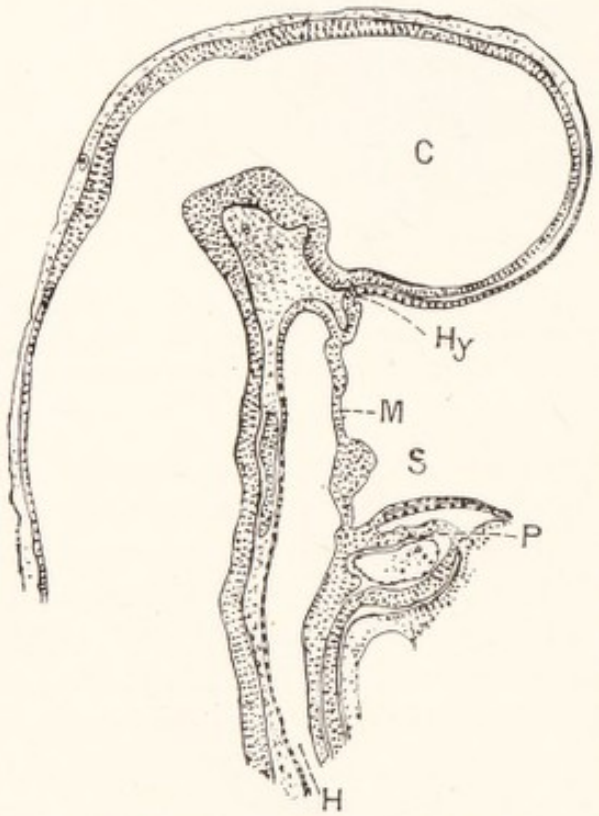


Figure 246. — Coupe sagittale d'un embryon de lapin (d'après W. J. Atwell). *C*, cerveau antérieur ; *H*, cavité digestive ; *Hy*, hypophyse ; *M*, membrane pharyngienne ; *P*, cœur et péricarde ; *S*, stomodaeum.

En réalité, il se forme de façon très simple et très identique dans la série des Vertébrés. La bouche résulte d'une perforation secondaire de la paroi ventrale du corps. Nous avons déjà dit comment, chez les Amniotes, l'entoblaste archentérique (acrogénétique), refoulé par le pli limitant antérieur, vient former la paroi antérieure du cul-de-sac terminal du tube digestif et reste là en rapport immédiat avec la partie invaginée de l'ectoblaste (fig. 235). Plus tard, par un processus que nous étudierons ultérieurement, une paroi ventrale beaucoup plus étendue et atteignant l'ombilic s'ébauche dans l'embryon de tous les Amniotes. Mais

dans la région acrogénétique, la première formée, l'ectoblaste et l'entoblaste s'accolent étroitement (fig. 246), leurs cellules s'interpénètrent même et il se constitue une plaque épithéliale nettement circonscrite : la membrane pharyngienne (plaque buccale de certains auteurs). Le développement du cerveau antérieur en avant, la saillie que fait bientôt l'ébauche du cœur en arrière, la rejettent au fond d'une fossette assez profonde, sorte de vestibule, appelé stomodæum (fig. 246) qui jouera, comme on le verra, un rôle important dans la formation de la cavité buccale définitive.

A des stades plus tardifs, la membrane pharyngienne se résorbe par déhiscence, souvent accompagnée de nécrose cellulaire ; le tube digestif s'ouvre alors largement dans le stomodæum par un orifice circulaire, circonscrit par un rebord. C'est le vestige, en forme de frange, de la membrane pharyngienne (fig. 249).

Cette dernière ne s'étend pas exactement jusqu'au plancher du cerveau

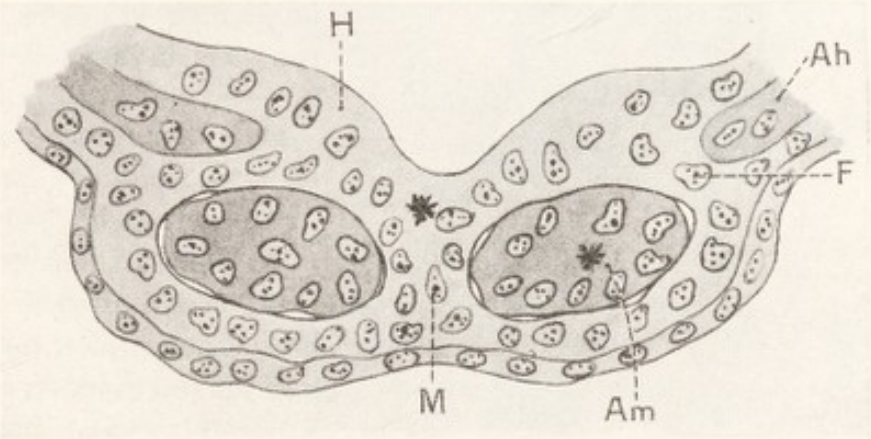


Figure 247. — Triton alpestris. Portion ventrale de l'intestin buccal. *Am*, arc mandibulaire ; *Ah*, arc hyoïdien ; *E*, épiblaste ; *F*, ébauche de la fente hyomandibulaire ; *H*, hypoblaste ; *M*, membrane pharyngienne.

antérieur ; elle en reste séparée par une très courte bande ectoblastique, qui ne tarde pas à se plisser et à s'invaginer vers la profondeur, en s'insinuant entre le plancher de la vésicule cérébrale et le fond de l'intestin préoral (fig. 246). Ce plissement, très peu marqué d'abord, plus accusé ensuite, est la première ébauche de la portion pharyngienne de l'hypophyse ; nous en réserverons pour plus tard l'évolution ultérieure.

Chez les Anamniotes, les faits ont essentiellement la même allure et l'évolution est plus simple encore dans les œufs à segmentation totale des Cyclostomes et des Amphibiens. Un coup d'œil jeté sur les figures 182 et 248, montre l'hypoblaste (on doit lui donner ce nom à ces stades avancés) qui limite le cul-de-sac archentérique antérieur, s'appliquant par une large surface contre l'épiblaste, juste en dessous de l'extrémité antérieure du cerveau. Les quelques cellules mésoblastiques qui avaient pu s'insinuer là entre les deux feuillets, sont rejetées sus les côtés et une épaisse membrane pharyngienne se constitue. En coupe transversale (fig. 247) elle a l'aspect d'un gros cordon cellulaire dans lequel les limites de l'épiblaste et de l'hypoblaste sont deve-

nues indistinctes ; plus tard, elle se perforera aussi et l'intestin s'ouvrira à l'extérieur. Juste au-dessus d'elle, sous la saillie cérébrale, l'ébauche de l'hypophyse apparaît comme une languette cellulaire effilée, procédant exclusivement du feuillet sensoriel de l'épiblaste et qui se dirige vers l'extrémité antérieure de la chorde dorsale.

Une coupe sagittale d'une jeune larve d'Amniote montre des dispositions identiques.

Chez les Sélaciens et les Téléostéens, la membrane pharyngienne et la portion glandulaire de l'hypophyse ne se forment pas autrement que chez les Amniotes : un pli limitant antérieur soulève la tête au-dessus du deutoplasme, libère l'extrémité antérieure de l'embryon et met à nu la place qu'occupera l'orifice buccal ; celui-ci se constituera selon le type général. Tous ces faits sont simples, connus depuis fort longtemps et nous n'insisterons pas davantage.

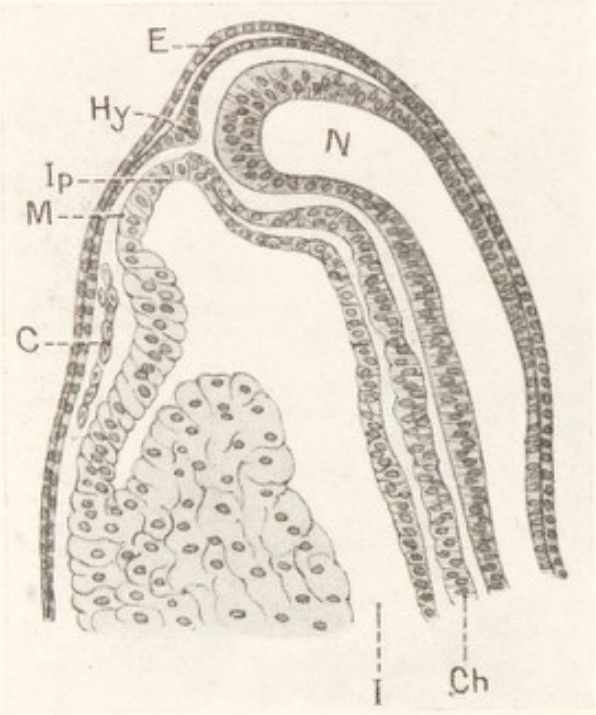


Figure 248. — Coupe sagittale et médiane d'un embryon de grenouille (d'après Corning). *C*, cœur ; *Ch*, chorde ; *E*, épiblaste, *Hy*, hypophyse ; *I*, tube digestif ; *Ip*, intestin préoral ; *M*, membrane pharyngienne ; *N*, cerveau.

On a déjà remarqué que tant chez les Amniotes que chez les Anamniotes, l'hypoblaste du tube digestif dépasse légèrement les limites de la membrane pharyngienne et forme à ce niveau un petit cul-de-sac, à parois souvent épaisses, auquel on donne le nom d'intestin préoral (Kupffer). Il est, à vrai dire, extrêmement peu marqué partout et n'est en somme que le point de réflexion de la voûte dans le plancher de l'intestin antérieur. Il est aussi, et nous avons longuement insisté sur ce point, l'endroit où se continuent l'un dans l'autre l'hypoblaste céphalogénétique et l'acrogénétique. C'est là, enfin, que l'extrémité antérieure de la chorde et du mésoblaste de la tête se réunissent entre eux et avec l'hypoblaste (fig. 248, 249, 250) ; le fond de l'intestin préoral reste donc, jusqu'à des stades avancés, constitué d'entoblaste.

Cet entoblaste va se transformer lui aussi, sa couche profonde continuera de limiter la cavité digestive sous forme d'hypoblaste, tandis que la chorde et le mésoblaste s'en libéreront complètement. Nous allons examiner dès maintenant ces transformations, grâce auxquelles prendra naissance le feuillet moyen de la zone acrogénétique. Elles sont relativement tardives, ne se font que quand le cerveau antérieur s'est déjà dilaté en une large vésicule et quand, dans le tronc, le mésoblaste dorsal s'est découpé en plusieurs

somites. A leur début, elles sont très uniformément les mêmes chez tous les Vertébrés et notre description pourra être brève.

Quand la chorde se rapproche de la voûte de l'intestin préoral, elle rentre dans l'hypoblaste (fig. 248) et de chaque côté d'elle les bandes mésoblastiques se comportent de façon identique. L'entoblaste se reconstitue donc, mais cet entoblaste est généralement épais, surtout sur les côtés où une prolifération de ses cellules prépare la formation du mésoblaste de la tête antérieure. Le fond de l'intestin préoral, situé en regard de l'ébauche hypophysaire, est donc toujours une masse compacte et assez épaisse de cellules (fig. 249).

A un stade donné, un peu variable suivant les groupes, mais toujours caractérisé par la présence de plusieurs somites mésoblastiques et par le renflement du tube médullaire en une vaste vésicule cérébrale antérieure, la chorde achève de s'isoler, d'arrière en avant, sur l'étendue qui lui reste à parcourir pour arriver au fond de l'intestin préoral ; sur ses côtés les bandes mésoblastiques se comportent de même. Au niveau de ce fond, la chorde cesse d'être un cordon cylindrique net et régulier : elle s'amincit, ses cellules sont plus lâchement unies et c'est en cet état qu'elle se remet en continuité avec l'intestin préoral (fig. 248). Sur ses côtés, cette traînée cellulaire s'unit au mésoblaste et, en coupe transversale, forme une sorte de plaque commissurale tendue entre les masses mésoblastiques droite et gauche (fig. 250). Puis cet ensemble achève de se détacher de l'intestin préoral, jusqu'en regard de l'hypophyse ; une couche d'hypoblaste persiste pour fermer l'extrémité antérieure du tube digestif ; entre elle et le plancher de la vésicule cérébrale court la bande commissurale, amincie, aux extrémités de laquelle le mésoblaste prolifère activement pour envahir toute la tête antérieure, se glisser le long des parois de la vésicule cérébrale, occuper en un mot tout l'espace libre.

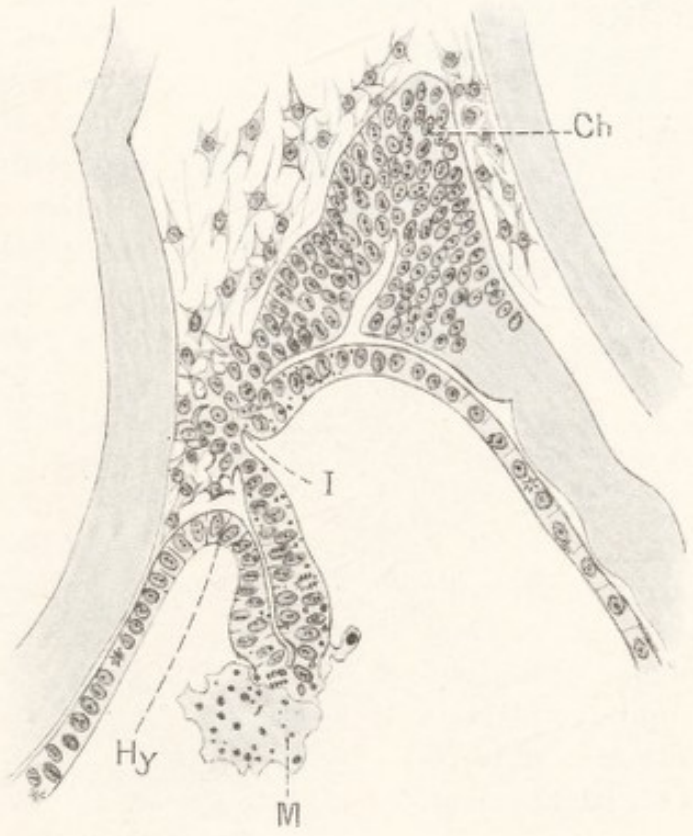


Figure 249. — Coupe sagittale de l'extrémité antérieure de la chorde. Embryon de chien (d'après Bonnet). *Ch*, chorde ; *Hy*, hypophyse ; *I*, intestin préoral ; *M*, membrane pharyngienne en voie de résorption.

Jusqu'à ce moment, la chorde vient se perdre en s'effilant dans la plaque

commissurale. Mais plus tard elle s'en sépare, son extrémité terminale désormais libre s'arrondit (fig. 258) ; la plaque commissurale se disloque ; ses cellules se dissocient en éléments fusiformes ou étoilés ; les mésoblastes latéraux de la tête antérieure ne restent plus unis l'un à l'autre que par des traînées irrégulières de cellules (fig. 251) entre lesquelles s'enfonce d'avant en arrière l'ébauche progressivement accrue de l'hypophyse.

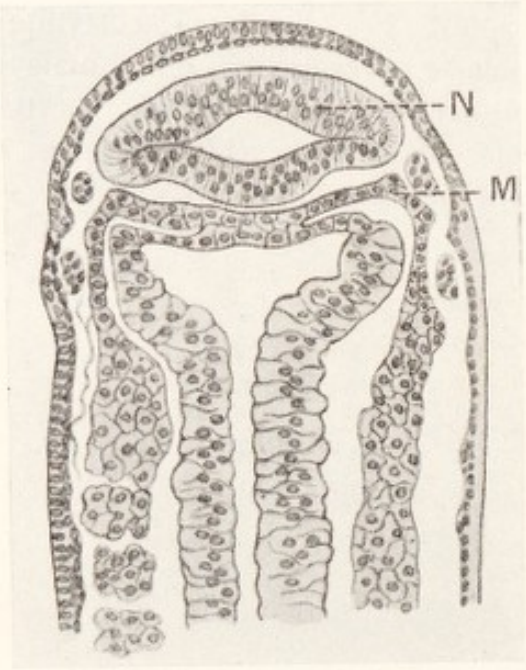


Figure 250. — Embryon de grenouille (d'après Corning). Coupe frontale ; *M*, mésoblaste prémandibulaire ; *N*, cerveau antérieur.

Tel est l'exposé général des faits ; il en résulte plusieurs conséquences importantes. On peut affirmer avec une certitude absolue, que l'extrémité antérieure de la chorde ne dépasse pas le point de continuité de l'entoblaste céphalogénétique avec l'entoblaste acrogénétique ; ce dernier est donc préchordal. Entre la chorde et la membrane pharyngienne, il subit pourtant des différenciations ; sa couche profonde forme l'épithélium hypoblastique du fond du cul-de-sac pharyngien préoral ; ses couches superficielles en se libérant, constituent, dans le plan médian, la plaque commissurale qui remplace la chorde dans cette région et, latéralement, deux masses cellulaires qui ne sont que les extrémités antérieures du mésoblaste et qui, topographiquement, sont également préchordales. Comme, d'autre part, celles-ci envahissent toute la région située au-devant et sur les côtés de l'orifice buccal, on les qualifie de prémandibulaires. Le mésoblaste prémandibulaire et la plaque commissurale qui unit celui de droite à celui de gauche, procèdent donc, en dernière analyse, de l'entoblaste archentérique et leur

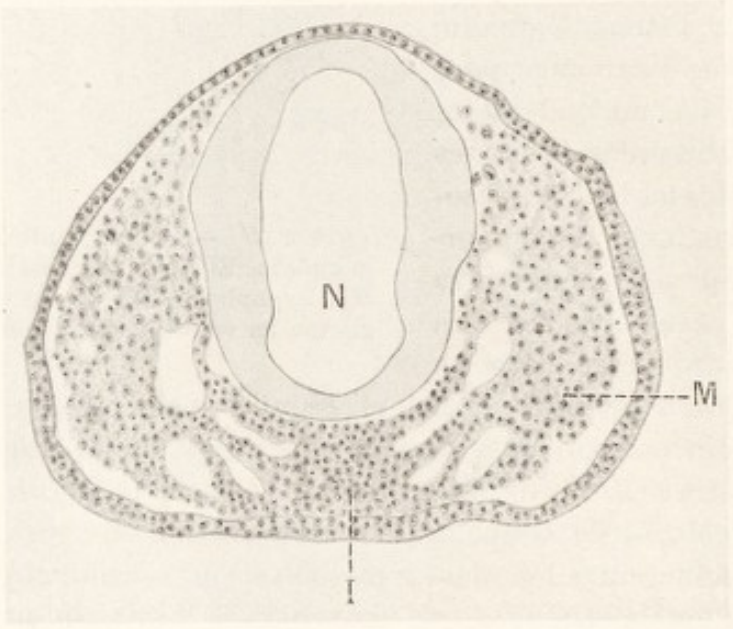


Figure 251. — Coupe transversale de la tête antérieure d'un embryon de canard (d'après H. Rex). *I*, fond de l'intestin préoral ; *M*, mésoblaste prémandibulaire ; *N*, cerveau antérieur.

formation est une des étapes importantes de l'acrogénèse; avec elle s'achève, dans la tête, la formation du feuillet moyen.

Les formations embryonnaires qui se sont ébauchées dans la zone acrogénétique, sont donc les suivantes : l'extrémité terminale du cerveau comprenant la majorité, sinon la totalité, de la vésicule cérébrale antérieure, la membrane pharyngienne, la portion glandulaire de l'hypophyse, l'hypoblaste du cul-de-sac antérieur du tube digestif, enfin le mésoblaste prémandibulaire avec sa bande commissurale.

Tous ces éléments se retrouvent, sans exception, chez tous les Vertébrés, mais avec des variations de détail dans leur développement. Chez les Cyclo-

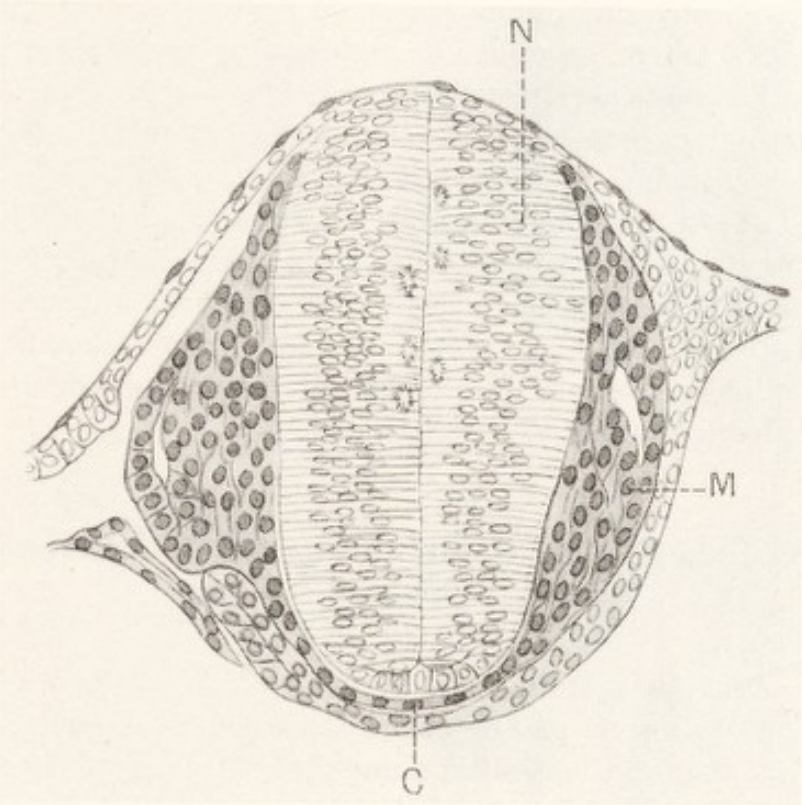


Figure 252. — Coupe transversale de la tête antérieure d'un embryon de truite (d'après Swaen et Brachet). *C*, commissure mésoblastique ; *M*, mésoblaste prémandibulaire ; *N*, cerveau.

stomes (Koltzoff), les Amphibiens (Gœtte, Corning, De Lange, Marcus), les Dipneustes (Gregory), les choses se passent telles que nous venons de les exposer. Chez les Sélaciens, où l'on a beaucoup étudié la genèse de la tête antérieure (Marshall, Balfour, Dohrn, Van Wijhe, Hoffmann, Froriep, etc.), la plaque commissurale, après qu'elle s'est délimitée, se creuse transitoirement et prend, avant de se résoudre en mésenchyme, l'aspect d'un véritable tube épithélial mettant en communication deux vastes cavités siégeant dans le mésoblaste prémandibulaire. Chez les Téléostéens (Henneguy, Swaen et Brachet, Bœke) la lame commissurale est mince, constituée d'une couche de cellules aplaties (fig. 252). L'intestin préoral est rudimentaire, en raison même du faible développement de l'hypoblaste. De plus, la forme massive de

leur développement en rend l'étude laborieuse, sans qu'elle révèle pour cela de particularité offrant un intérêt spécial. Les Amniotes répondent très exactement au schéma général et nous nous bornerons à signaler la continuité longtemps persistante de l'extrémité antérieure de la chorde, de la plaque commissurale et de l'intestin préoral (Prenant, Saint-Rémy, Nicolas et Weber, Huber, etc.). On a prétendu (Wœrdeman) que la chorde, à son extrémité antérieure, venait s'unir au fond du diverticule hypophysaire, mais c'est certainement erroné (Huber, Rand, etc.).

Signalons enfin le développement considérable que subit, chez tous les Vertébrés, le mésoblaste prémandibulaire, et qui est en rapport avec la grande extension que prend le cerveau antérieur. Chez certains, les Amniotes par exemple, il est formé d'une masse de cellules étoilées, anastomosées (fig. 251) ; chez d'autres, au milieu de ce mésenchyme se creusent des cavités bordées d'épithélium (Voir IIe Partie, livre I).

Nous nous sommes borné, dans ce chapitre, à indiquer les faits essentiels et à décrire les ébauches des organes de la zone acrogénétique. Les éléments fondamentaux de la tête nous sont ainsi connus et nous avons jeté les bases nécessaires à l'étude organogénétique de toute la région céphalique, que nous aborderons dans la seconde partie de cet ouvrage. Nous utiliserons alors largement les notions qui viennent d'être acquises et nous poursuivrons, à travers toutes les phases de leur développement, les produits de différenciation des zones céphalogénétique et acrogénétique.

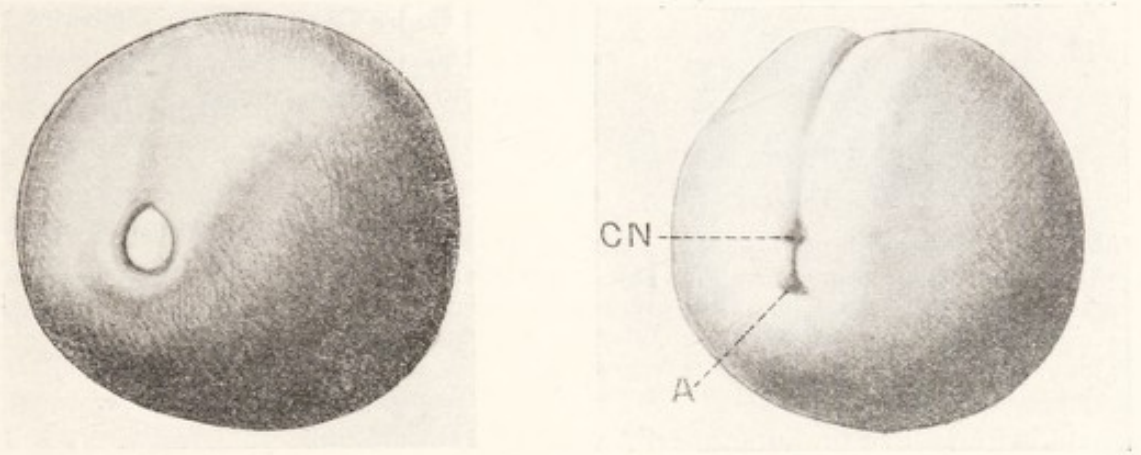
DÉVELOPPEMENT DE L'ANUS, DU CANAL NEURENTÉRIQUE ET DU BOURGEON CAUDAL

Si la bouche est une néoformation, qui n'a avec le blastopore aucune relation génétique, il n'en est pas de même de l'anus. Sans doute, chez la plupart des Vertébrés, il est le résultat d'une perforation secondaire, mais cette perforation se produit dans une région occupée primitivement par le blastopore et en est, dans ces cas, une réapparition tardive. Toutefois, chez un bon nombre d'espèces (Cyclostomes, Amphibiens urodèles et certains anoures, Gymnophiones, Dipneustes), il dérive directement du blastopore, sans que celui-ci se soit préalablement fermé.

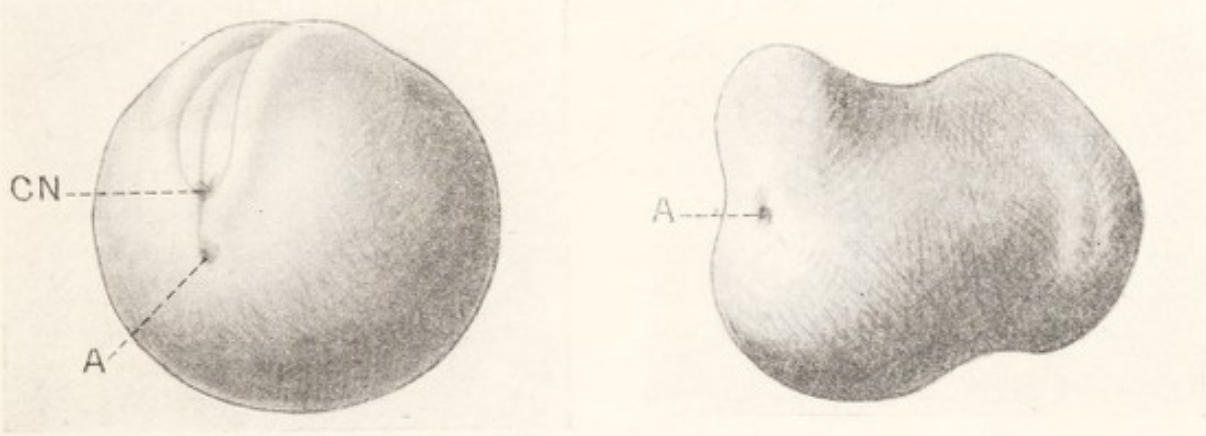
Chez les Amphibiens urodèles et anoures, la formation de l'anus et du canal neurentérique, qui y est étroitement liée, a été étudiée par de nombreux auteurs et un accord suffisant est réalisé sur tous les points importants (Schanz, Morgan, F. Ziegler, Götte, Jordan, von Erlanger, Spencer, Siedebotham, Durham, Kopsch, Delsman, etc.). Les premières phases sont les mêmes partout et peuvent être résumées de la façon suivante. On se rappelle que le blastopore, du fait de l'édification de la voûte deutentérique, se réduit rapidement à un étroit orifice, d'où sort un petit bouchon vitellin (fig. 253). Quand, sur son pourtour antérieur, s'est établie la zone de croissance appositionnelle et qu'elle a commencé de s'allonger en une ligne primitive, ce qui reste du blastopore se transforme, par le fait du rapprochement

de ses lèvres latérales, en une fente allongée dans le sens sagittal. La soudure de ses lèvres la découpe en deux orifices superposés (fig. 254) : celui du dessus deviendra le canal neurentérique, celui du dessous, l'anus. En effet, le fond de la gouttière médullaire, qui s'est dessinée dans l'ectoblaste deutentérique, se continue directement dans l'orifice supérieur et, par son intermédiaire, s'ouvre dans le tube digestif. Quand, un peu plus tard, les plaques

253 254



255 256



Figures 253 à 256. — Œufs de grenouille (Rana fusca) ; quatre stades de la transformation du blastopore en anus (*A*) et canal neurentérique (*CN*) ; formation en bourgeon caudal (d'après Ziegler).

médullaires se soulèvent et se rapprochent par leur bord dorsal pour transformer la gouttière en un canal médullaire, ce mouvement s'effectue depuis le repli cérébral transverse jusqu'au pont de substance, légèrement déprimé lui-même, qui sépare l'orifice neurentérique de la fossette anale (fig. 255). Lorsque les bords dorsaux des plaques médullaires se soudent définitivement, ils passent au-dessus de toute la portion neurentérique du blastopore et l'incorporent à la cavité même du canal médullaire ; dès lors c'est celui-ci qui s'ouvre dans le tube digestif et le canal neurentérique est définitivement constitué (Comparer fig. 256 et 257). En même temps, cette partie terminale du dos de l'embryon, en pleine croissance et prolifération, parcourue dans

son intérieur par le canal neurentérique, forme un petit bourgeon saillant, le bourgeon caudal, qui surplombe l'orifice anal. La partie anale du blastopore n'a pris aucune part aux processus qui viennent d'être décrits. Elle est toujours un étroit pertuis par où la cavité digestive s'ouvre à l'extérieur.

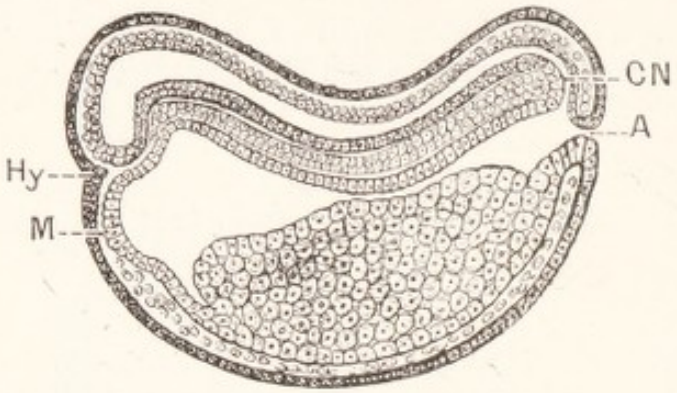


Figure 257. — Coupe sagittale d'un embryon de crapaud (Bombinator igneus) au moment de son allongement (d'après Götte). *A*, anus ; *CN*, canal neurentérique ; *Hy*, hypophyse ; *M*, membrane pharyngienne.

Chez la plupart des Urodèles sinon chez tous, chez les Gymnophiones (Brauer), les Cyclostomes (M. Schultze, Götte) et les Dipneustes (Semon, Kerr), ce pertuis devient l'anus, sans autre complication qu'un soulèvement de l'épiblaste sur son pourtour qui le place au fond d'une sorte d'entonnoir, auquel on donne le nom de proctodæum. Chez bon nombre d'Anoures, et en tout cas chez Rana fusca, il n'en est pas tout à fait de même. Chez eux, en même temps que les replis médullaires recouvrent l'orifice neurentérique et le dissimulent à la vue, l'orifice anal, dernier reste du blastopore, se ferme aussi par soudure de ses

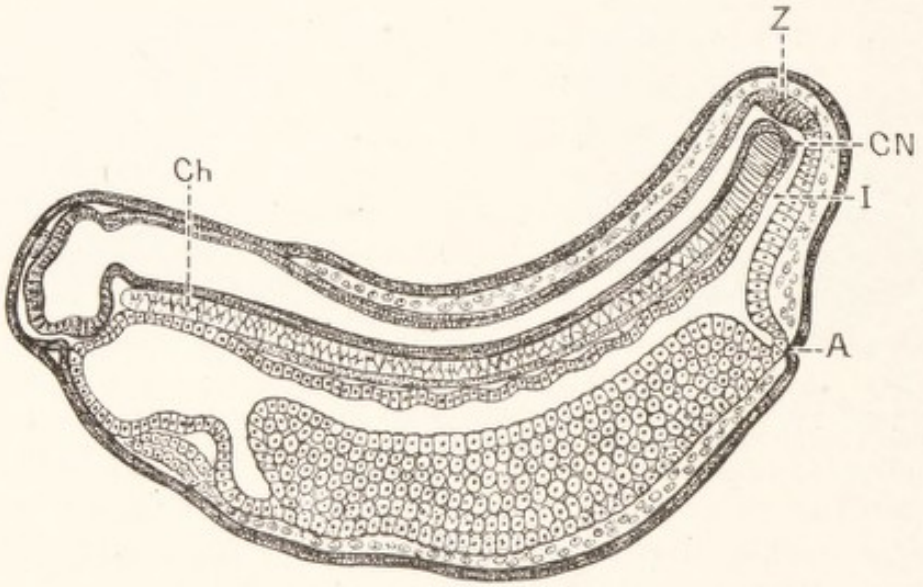


Figure 258. — Coupe sagittale d'un embryon de Bombinator igneus (d'après Götte). *A*, membrane anale ; *Ch*, chorde ; *CN*, canal neurentérique ; *I*, intestin postanal ; *M*, membrane pharyngienne ; *Z*, zone de croissance.

lèvres. Extérieurement, il ne persiste plus qu'une légère dépression (fig. 258) au fond de laquelle se trouve une plaque formée par un accolement intime de l'épiblaste et de l'hypoblaste et qui ferme, comme un bouchon, la cavité digestive. On lui donne le nom de plaque cloacale ou anale. Elle disparaîtra, mais beaucoup plus tard, par résorption de ses éléments et l'orifice nouveau

qui en résultera sera l'anus définitif. Cette fermeture transitoire de l'anus primaire des Anoures, ne change évidemment rien à la signification morphologique de leur anus secondaire. Comme chez les Urodèles, il n'est, en dernière analyse, que la partie la plus reculée du blastopore.

Quant à la queue, elle procède de l'allongement et de la différenciation du bourgeon caudal. Elle surplombe d'abord l'anus, puis le dépasse d'avant en arrière. Par définition, elle est, non seulement chez tous les Amphibiens, mais chez tous les Vertébrés, la portion postanale de la larve. Or l'anus étant, par son origine même, l'extrémité terminale de la partie ventrale du corps, il s'ensuit que le bourgeon caudal n'est qu'un prolongement de sa partie dorsale et ne contiendra dans sa substance que le système nerveux central, la chorde, les parties juxtachordales du mésoblaste et la voûte du tube digestif (fig. 258). Mais il résulte encore de sa topographie initiale, qu'il entraîne avec lui, dans son allongement, la zone de croissance appositionnelle à laquelle la notogenèse doit son origine.

Aussi, le bourgeon caudal à son début n'est-il qu'une masse cellulaire compacte, revêtue par l'épiblaste, et dans laquelle les trois feuillets et la chorde se confondent; le canal neurentérique la parcourt. Tandis qu'il s'allonge, ce canal se maintient toujours à l'extrémité distale du bourgeon, mais au devant de lui les feuillets se différencient. L'hypoblaste notamment, uniquement composé, nous le rappelons, de la partie dorsale de la paroi digestive, s'étend depuis l'anus jusqu'au canal neurentérique, soit sous forme d'un tube étroit, soit, plus fréquemment, sous forme d'un cordon cellulaire plein (fig. 258). On lui donne le nom d'intestin postanal.

Tant que la queue croît en longueur, on retrouve à son extrémité distale la confluence des feuillets et des organes, la prolifération des cellules qui caractérisent la structure du bourgeon caudal primitif et, d'une façon plus générale, de la zone de croissance notogénétique. L'urogénèse (D. De Lange jun.) n'est donc qu'un prolongement dans l'espace et dans le temps de la notogénèse. Mais quand la queue a atteint un certain développement, l'intestin caudal, fortement étiré et qui est inutile puisqu'il est postanal, se fragmente et s'atrophie : les cellules qui le composent se perdent probablement dans le mésenchyme. Dès ce moment, la localisation de la fonction digestive est définitivement établie et la queue n'est plus qu'un appendice du tronc fortement musclé, parcouru dans toute son étendue par la moelle épinière et la chorde, et ayant conservé la même innervation périphérique que le tronc. Naturellement, l'atrophie de l'intestin postanal a entraîné celle du canal neurentérique.

La description sommaire que nous venons de donner du développement de la queue et sur laquelle nous reviendrons quelque peu plus tard, pour préciser certains détails du développement du mésoblaste, est applicable à tous les Vertébrés. Les coupes transversales de la queue embryonnaire, qu'elles soient pratiquées chez un Amphibien, un Sélacien ou un Mammifère, ont la même apparence : l'intestin postanal est plus ou moins développé, subsiste plus ou moins longtemps, mais ce sont là les seules variantes notables.

En revanche quelques explications sont indispensables pour faire com-

prendre le mode de formation et la topographie des ébauches de la plaque cloacale et du bourgeon caudal chez les Anamniotes à segmentation partielle et chez les Amniotes.

Chez les Sélaciens, à un stade tel qu'il est représenté dans la figure 146, on peut distinguer aux soi-disant lobes caudaux trois parties : l'une proximale qui sera utilisée dans la formation et l'allongement du tronc, la seconde, moyenne, sera le siège de la formation de l'anus, enfin, la troisième ou distale formera le bourgeon caudal proprement dit.

Nous ne reviendrons pas sur l'évolution de la région troncale. Dans la région anale (fig. 262), les lobes caudaux, après s'être soudés le long de leur bord dorsal, le font aussi sur la ligne médio-ventrale. En haut, le tube médullaire et l'épiblaste se constituent selon le mode habituel. Dans l'entoblaste, la chorde et le mésoblaste se forment et s'isolent. En bas, l'épiblaste et l'hypoblaste s'accolent (fig. 259); le tube digestif se ferme et l'épiblaste en revêt d'une couche continue la paroi ventrale Puis en ce point limité, ils s'adossent étroitement l'un à l'autre et, sans que jamais du mésoblaste s'interpose entre eux, ils forment une plaque cloacale semblable à celle des Amphibiens anoures et qui aura la même évolution.

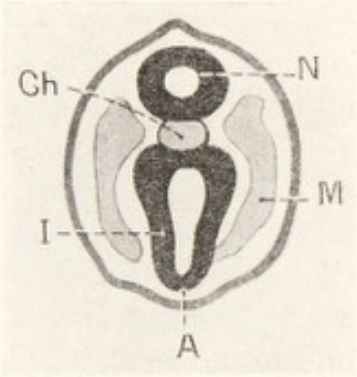


Figure 259. — Coupe transversale d'un embryon de Torpedo passant par la membrane anale *A* (d'après H. E. Ziegler). *Ch*, chorde ; *I*, intestin ; *M*, mésoblaste ; *N*, tube médullaire.

Enfin, plus en arrière, les extrémités terminales des lobes caudaux, c'est-à-dire le point de continuité de leurs bords supérieurs et inférieurs (fig. 261 et 262), se soudent aussi dans toute leur étendue ; cette soudure amène la formation d'un bourgeon unique vraiment terminal et caudal, dans lequel court le canal neurentérique. Dans ce bourgeon, tous les feuillets et la chorde dorsale sont confondus; il servira de zone de croissance pour l'allongement de la queue.

On voit, par cette évolution, que la plaque cloacale se forme, comme chez Rana fusca, aux dépens de la portion embryogène du blastopore, par occlusion d'une partie de celle-ci. L'anus est donc, ici aussi, indirectement d'origine blastoporale.

Chez les Téléostéens, en raison de son allure massive, le développement est plus obscur et surtout plus difficile à analyser. Ici la plaque cloacale est tardive et, par conséquent, le bourgeon caudal vrai l'est aussi. A un moment où l'embryon s'est déjà fort allongé, où le mésoblaste du tronc a commencé à se segmenter en somites (fig. 139), le nœud terminal, conservant d'ailleurs la structure que nous lui connaissons, se concentre vers le plan médian et de ce fait s'épaissit encore. Puis il se soulève au-dessus de la masse deutoplasmique, s'en libère, et poursuit dès lors sa croissance d'avant en arrière. A ce moment il mérite le nom de bourgeon caudal vrai, car il en a la structure et il en aura aussi l'évolution. L'épiblaste qui revêt son pourtour ventral se réfléchit, à sa base, dans l'épiblaste extraembryonnaire et c'est précisément

en ce point de réflexion que se forme la plaque cloacale. Là, la face inférieure de l'entoblaste, lequel est encore uni dorsalement à la chorde et latéralement au mésoblaste, s'accole à l'épiblaste. Au fur et à mesure que le bourgeon caudal s'allonge et que son extrémité apicale recule, mésoblaste, chorde, hypoblaste et tube médullaire se délimitent et s'isolent progressivement d'avant en arrière. Dans la queue, du mésoblaste s'insinue entre l'intestin caudal et l'épiblaste; mais il n'en est pas de même au niveau de la plaque cloacale où, d'abord étroitement accolés, l'hypoblaste et l'épiblaste finissent par s'interpénétrer.

Chez les Amniotes enfin, les dispositions sont simples et aisées à décrire (Bonnet, Keibel, etc.). A l'extrémité toute postérieure de la ligne primitive, la production de mésoblaste s'arrête ; l'épiblaste et l'hypoblaste s'accolent en

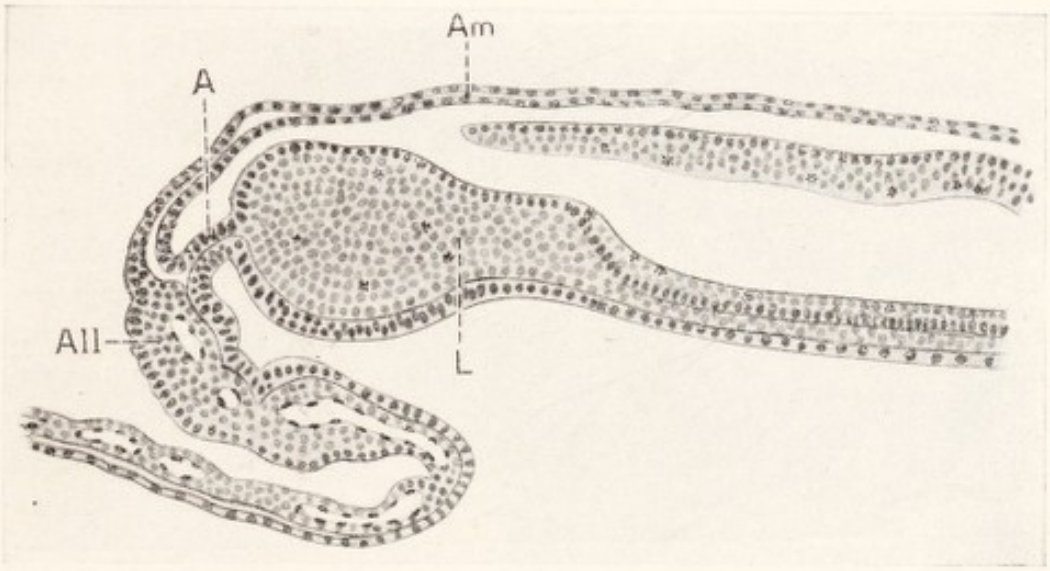


Figure 260. — Coupe sagittale de l'extrémité caudale d'un embryon de chien (d'après Bonnet). *A*, membrane anale ; *Am*, Amnios ; *All*, allantoïde ; *L*, ligne primitive.

une plaque cloacale nettement délimitée, en avant par le tissu même de la ligne primitive, en arrière par le repli amniotique postérieur (fig. 260). Plus tard la partie précloacale de la ligne primitive, qui n'est, en somme, que le restant de cette ligne après que le tronc s'est formé, continue à proliférer activement, et se soulève en un bourgeon caudal au-dessus de la plaque cloacale, en la faisant pivoter de telle sorte que son bord antérieur devient postérieur et vice-versa. De terminale qu'elle était, elle devient ainsi ventrale, comme elle l'est chez tous les autres Vertébrés. Elle se perforera aussi plus tard, mais après avoir subi des changements complexes que nous examinerons dans un autre chapitre. Quant au bourgeon caudal, son évolution est la même que partout ailleurs.

La localisation de la plaque cloacale des Amniotes à l'extrémité postérieure de la ligne primitive suffit à démontrer son origine indirectement blastoporale.

DÉVELOPPEMENT DE LA FORME EXTÉRIEURE

Chez les Cyclostomes, les Amphibiens, les Dipneustes et les Ganoïdes, les formes extérieures du corps se dessinent de façon très simple. Le dos de l'embryon, d'abord enroulé suivant la courbure de l'œuf (fig. 122) se redresse (fig. 182 et 257) tandis que la tête, dans laquelle le cerveau prend un développement de plus en plus grand, se projette en une saillie antérieure, et que la queue en détermine une autre en arrière. En même temps, commence le modelage de l'extrémité céphalique : les yeux, les fossettes olfactives et auditives, l'appareil de fixation de la larve, apparaissent et deviennent visibles à l'examen extérieur. Les arcs branchiaux ne tardent pas

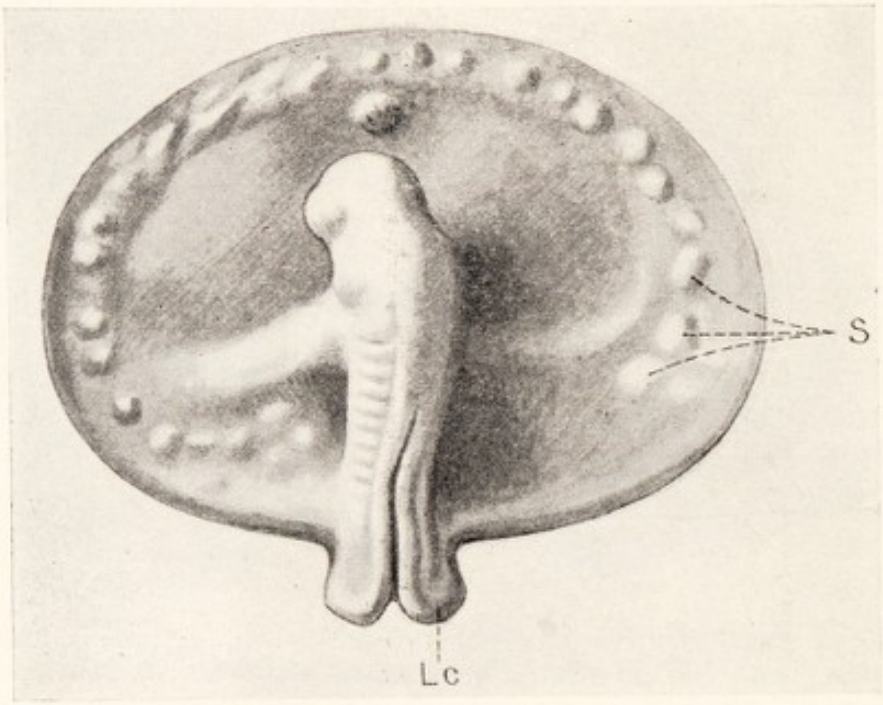


Figure 261. — Embryon de Torpedo (d'après Ziegler). *Lc*, lobes caudaux ; *S*, îlots sanguins.

à se marquer comme des saillies verticales que séparent les fentes branchiales. La masse de l'hypoblaste vitellin, qui forme la partie ventrale du corps, s'allonge aussi et se réduit au fur et à mesure que le deutoplasme contenu dans les cellules est utilisé. Il en reste encore abondamment au moment de l'éclosion, et chez les Anoures les dernières traces n'en disparaissent qu'à la métamorphose.

Chez les Sélaciens, la grosse masse du jaune de l'œuf est extraembryonnaire ; elle est surajoutée à l'embryon lui-même et ce dernier finit par ne plus y être réuni que par un pédicule aminci qui part du milieu de sa paroi ventrale. Ce pédicule s'allonge dans la suite en un véritable cordon ombilical. Voici, en peu de mots comment se réalisent ces dispositions.

On se rappelle que, chez les Sélaciens, tous les feuillets de l'embryon se prolongent à la surface du deutoplasme qui est revêtu, en outre, d'une

couche de syncytium vitellin. Au fur et à mesure que l'embryon se développe, la saillie qu'il forme s'exagère, il se soulève (fig. 146), puis déborde, surtout en avant et en arrière, la masse deutoplasmique sur laquelle il était étalé jusqu'alors et il ne s'unit plus à elle que par une partie de plus en plus réduite de sa face ventrale. Mais ce résultat est considérablement amplifié par une invagination de l'épiblaste qui, partant de tout le pourtour de l'ébauche embryonnaire, refoulant devant elle le mésoblaste et l'hypoblaste, décolle de plus en plus l'embryon et lui constitue des flancs et une paroi ventrale (fig. 261). Dans toute l'étendue de cette invagination, le tube digestif, qui n'était qu'une gouttière, se ferme ; l'hypoblaste et le mésoblaste embryonnaires perdent toute continuité avec les portions extraembryonnaires des mêmes feuillets. L'invagination ne s'arrête que quand l'embryon et le jaune ne sont plus unis que par le pédicule dont nous parlions plus haut (fig. 262). A travers le cordon ombilical qui résultera de son allongement et qui est revêtu d'épiblaste sur toute sa surface, passe un canal épithélial étroit, allant du tube digestif de l'embryon à l'hypoblaste extraembryonnaire. En dehors de lui, l'entourant comme d'une gaine, le mésoblaste, clivé en ses feuillets somatique et splanchnique, livre passage aux vaisseaux sanguins qui apportent à l'embryon les produits nutritifs élaborés à la surface du deutoplasme.

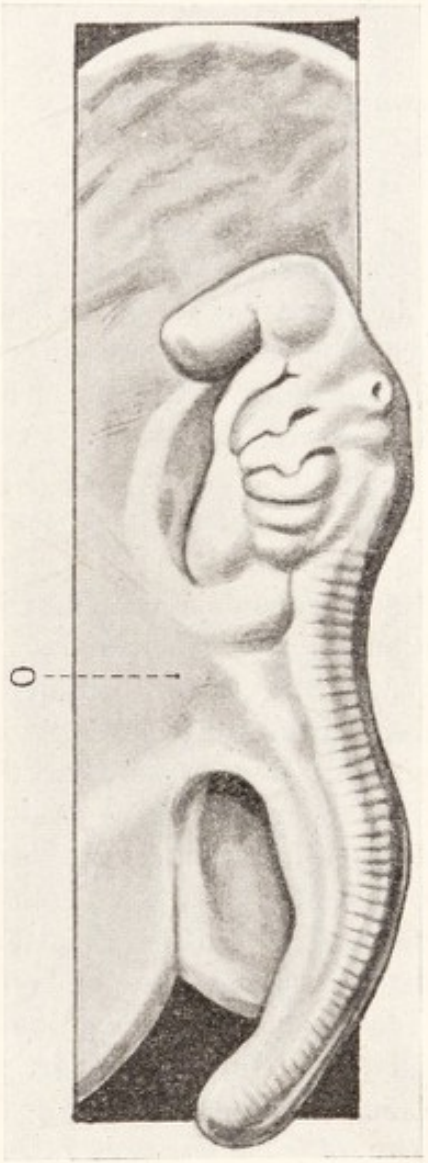


Figure 262 — Embryon de Torpedo (d'après Ziegler). *O*, pédicule ombilical.

Tout le jaune de l'œuf se trouve donc appendu, comme une énorme hernie, à la face ventrale du jeune Sélacien ; il finira par être lentement résorbé.

Chez les Téléostéens, les choses se passent assez différemment. Il n'y a pas, chez eux, d'hypoblaste extraembryonnaire. Le feuillet interne n'est qu'une lame épithéliale étroite, étalée à la surface du syncytium et dont les bords latéraux ne dépassent pas les limites du corps de l'embryon. Le tube digestif ne peut donc pas se fermer par le même processus que chez les Sélaciens ; il le fait, d'ailleurs, de façon assez simple. Dans la tête antérieure, la lame hypoblastique, glissant d'avant en arrière, se reploie sur elle-même de façon à former à la portion pharyngienne du tube digestif une paroi ventrale, séparée de la paroi dorsale par une simple fente virtuelle. Le point initial de ce reploiement forme une sorte de plicature qui

n'est autre que le fond de l'intestin préoral. Dans le reste de la tête et dans le tronc (fig. 252), l'hypoblaste se tasse, se concentre dans le plan médian en une masse qui, d'abord compacte, se creuse ensuite d'une cavité centrale (fig. 486) ; le tube digestif ainsi formé ne tardera pas à être entouré de toutes parts par du mésoblaste.

Entre temps, la tête et la queue, en s'accroissant, se sont soulevées au-dessus du vitellus et le surplombent en avant et en arrière. Le tronc s'épaissit et s'accroît dans le sens dorso-ventral ; il acquiert ainsi des faces latérales, mais continue, par toute sa face ventrale, à reposer sur la sphère deutoplasmique ; du mésoblaste et des vaisseaux se sont répandus à la surface de cette dernière et assurent à l'embryon l'apport des matériaux nutritifs. Il n'y a donc pas de cordon ombilical chez les Téléostéens ; le sac vitellin fait corps avec le tronc de la larve jusqu'à sa résorption totale et l'épiblaste qui le revêt finit par tapisser la paroi ventrale du corps de l'alevin.

Chez les Amniotes enfin, le développement des annexes fœtales, et celui du placenta chez les Mammifères, compliquent beaucoup l'établissement des relations entre l'embryon et le milieu où il puisera sa nourriture. Ils sont assez caractéristiques et assez importants pour mériter d'être traités dans un chapitre spécial (Voir Livre V). Dans l'exposé sommaire et très général que nous faisons ici, nous les passerons sous silence pour ne parler que de l'embryon lui-même.

Nous avons déjà vu comment, dans la région acrogénétique, une invagination de l'épiblaste, dirigée d'avant en arrière et refoulant devant elle l'hypoblaste vitellin, mettait en place les matériaux destinés à former la paroi ventrale de l'extrémité antérieure du pharynx, la membrane pharyngienne et l'hypophyse. Latéralement, une invagination semblable, se faisant de dehors en dedans, se produit dans toute l'étendue du corps : un pli limitant latéral, qui en est la conséquence, refoule le mésoblaste et l'hypoblaste sous-jacent et donne à l'embryon des parois latérales dans la composition desquelles entrent les trois feuillets. En arrière la queue se soulève ; l'épiblaste s'invagine sous elle, la membrane cloacale pivote et une paroi ventrale se constitue aussi, qui continuera à s'étendre d'arrière en avant. Puis les plis limitants latéraux, antérieur, postérieur, convergent et se réunissent progressivement ; le tube digestif se ferme, l'embryon acquiert une paroi ventrale revêtue d'épiblaste et ce processus de resserrement ne s'arrête que dans la partie moyenne de l'abdomen ; comme chez les Sélaciens, il en part un long cordon ombilical grâce auquel l'embryon reste uni à ses annexes et, chez les Mammifères, au placenta. Il livre passage à de gros vaisseaux et est composé de façon plus complexe que chez les Sélaciens. Nous y reviendrons dans un autre chapitre.

Nous ne dirons rien du modelage des formes extérieures ; cela prendrait de nombreuses pages sans profit réel pour le lecteur, car leur étude est d'un médiocre intérêt. On les trouvera longuement décrites chez une série de Vertébrés dans les Normentafeln publiées par Keibel et ses collaborateurs. Dans la seconde partie de ce livre, à propos du développement des organes,

et spécialement de la tête, nous en dirons ce qui est strictement nécessaire pour l'intelligence des faits.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Voir les travaux antérieurement cités de Balfour (monographie), Bonnet, Brauer, Goette, Henneguy, Huber, Kerr, Rex, Swaen et Brachet, M. de Selys Longchamps. En outre : Bœke, *Petrus Camper*, II, 1904. — Brachet, *Arch. Biol.*, XIX, 4, 1903. — Corning, *Morph. Jahrb.*, XXVII, 1899. — De Lange jr., *Anat. Anz.*, XLIII, 1903. — Dohrn, *Mitt. Zool. Stat.*, Neapel, XVII, 1904. — Froriep, *Ergebn. Anat. u. Entw.*, III, 1894. — Hatta, *Proc. roy. Soc.*, London B, LXXXVIII, 1915. — Huber, *Anat. Rec.*, VI, 1912. — Koltzoff, *Bull. Soc. imp natural.*, Moscou, 1901. — Keibel, *O. Hertwig's Lehrb. d. vergl. u. exp. Entw.* ; et la série des *Normentafeln*. — Marcus, *Morph. Jahrb.*, XL, 1910. — Nicolas et Weber, *Bibliogr. anat.*, 1901. — J.-B. Platt, *Journ. Morph.*, V, 1891. — A. Prenant, *Journ. Anat. et Physiol.*, 1891. — Rand, *Anat. Rec.*, XIII, 1917. — Salvi, *Anat. Hefte*, XXXI, 1906. — Saint-Rémy, *Arch. Biol.*, XIV, 1895. — Van Wijhe, *Verhdl. Konink. Akad. Wetensch.*, Amsterdam, 1882. — Wœrdeman, *Anat. Anz.*, XLIII, 1913. — Fr. Ziegler, *Anat. Anz.*, VII, 1892.

Voir aussi les traités généraux.

LIVRE V

MÉSOBLASTE ET MÉSENCHYME. THÉORIE DES FEUILLETS. DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL VASCULAIRE. FORMATION DES ANNEXES FŒTALES ET DU PLACENTA

CHAPITRE PREMIER

DÉRIVÉS DU MÉSOBLASTE COMMUNS A LA TÊTE ET AU TRONC. THÉORIE DES FEUILLETS

Généralités. — Nous avons suivi le développement de l'embryon jusqu'à la constitution de toutes les grandes régions de son corps : l'acromérite ou tête antérieure ; la tête proprement dite, allant jusqu'à l'extrémité postérieure de la crête ganglionnaire du vague ; le tronc qui s'étend de là jusqu'à la membrane cloacale, et enfin la queue. Nous avons reconnu l'origine de ces grandes zones morphogénétiques, établi en quoi elles diffèrent embryologiquement et de quoi elles sont essentiellement composées ; nous avons vu les feuillets et la chorde s'y édifier suivant des modalités particulières, suffisantes pour caractériser chacune d'entre elles.

Mais nous nous en sommes tenu à la formation et à la mise en bonne place des ébauches ; le moment est maintenant venu d'aborder l'étude de leur évolution ultérieure.

En effet, pendant que le tronc se forme, que le bourgeon caudal s'allonge, que l'embryon tout entier s'accroît et que ses formes extérieures se modèlent, les feuillets, préalablement isolés, ne restent pas inactifs : l'ontogénèse suit une marche ininterrompue et est un déroulement continu de différenciations.

De l'acromérite à la queue, le corps de l'embryon renferme les mêmes composants initiaux : un système nerveux et une chorde dorsale ; en dessous d'elle un hypoblaste enroulé de façon à délimiter un tube digestif ; de chaque

côté d'eux, à droite et à gauche, deux lames mésoblastiques presque partout étendues jusqu'à la ligne médio-ventrale (fig. 263). Mais au fur et à mesure que le développement progresse, la croissance crée de nouveaux besoins et des différenciations se produisent pour les satisfaire.

Il en est, parmi elles, qui ont leur siège dans le mésoblaste aux stades mêmes où se forment le tube médullaire en haut, et le tube digestif en bas ; elles comportent sa segmentation en somites ou protovertèbres ou encore segments primordiaux et la production de mésenchyme. Concurremment, l'appareil vasculaire sanguin prend naissance et assurera jusqu'à la fin la nutrition convenable de l'embryon.

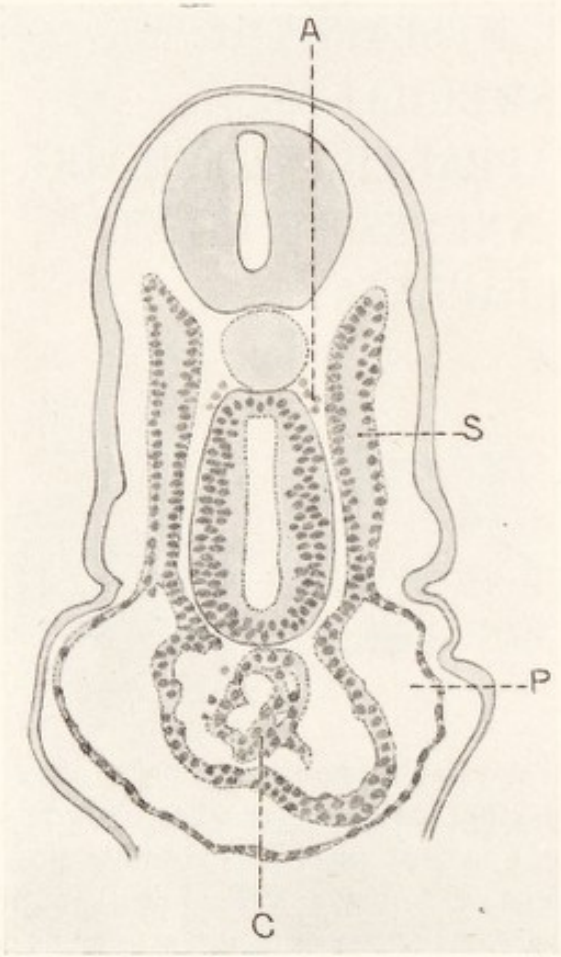


Figure 263. — Embryon de Pristiurus. Coupe transversale dans la région cardiaque (d'après Mollier). *A*, aortes ; *C*, cœur ; *P*, cavité péricardique ; *S*, somites mésoblastiques.

Ces trois manifestations primitives et précoces de la vie de l'embryon, doivent être examinées en tout premier lieu pour deux raisons : d'abord parce qu'elles sont le point de départ d'une longue série de processus organogénétiques ; ensuite, parce qu'elles se passent dans toutes les régions du corps et y jouent un rôle analogue. En nous exprimant ainsi, nous voulons dire que partout le mésoblaste se segmente, mais cela n'implique pas qu'il le fasse de la même façon, ni que les somites formés aient la même destinée dans la tête et dans le tronc ; que partout aussi du mésenchyme prend naissance, mais cela ne signifie pas qu'il naisse aux mêmes points et en abondance égale dans tous les segments ; que partout enfin apparaissent des vaisseaux et du sang, sans que pour cela leur répartition soit forcément uniforme.

Cette ubiquité contraste avec la spécificité topographique d'autres différenciations : l'hypoblaste délimite partout la cavité digestive et doit par conséquent être considéré comme un feuillet univoque, mais ce n'est que dans la tête qu'il s'évaginera en des poches branchiales et donnera du thymus et des glandes thyroïdiennes ; ce n'est que dans la tête non plus que l'épiblaste interviendra pour constituer les grands organes des sens : œil, oreille, fosse olfactive, et les larges placodes ganglionnaires ou branchiales ; ce n'est que dans le tronc, en revanche, qu'aux dépens du mésoblaste s'édifie-

ront les organes génitaux et les trois appareils excréteurs qui se succèdent et se remplacent chez les Vertébrés supérieurs.

Pour cet ensemble de raisons, la description de la segmentation du mésoblaste, de la formation du mésenchyme et du sang doit être préalable à toute autre et est le terme naturel de la partie générale de l'embryologie.

SEGMENTATION DU MÉSOBLASTE EN SOMITES PRIMORDIAUX

On se rappelle que chez l'Amphioxus, le mésoblaste est segmenté tout entier dès son apparition, mais qu'il ne le reste définitivement que dans sa partie dorsale, qui longe le système nerveux et la chorde, tandis que les lames latérales se confondent et que le splanchnocèle devient continu.

Chez tous les Vertébrés, par contre, le mésoblaste embryonnaire n'est pas segmenté à son origine ; son ébauche ne prend jamais l'apparence de diverticules creux du tube digestif primordial et la cavité cœlomique y est une production secondaire.

Le mésoblaste prémandibulaire lui-même est, au début, une masse cellulaire pleine, en parfaite continuité avec le reste et il n'y a pas lieu, même chez les Cyclostomes, de considérer comme spécialement archaïque (Kupffer et d'autres) les processus de son développement (de Selys Longchamps).

Son lieu d'origine principal est à la voûte de l'intestin primordial ou dans la ligne primitive, de chaque côté de l'ébauche chordale. Il n'y en a même probablement pas d'autre chez les Sélaciens et les Amniotes, où les lames latérales tout entières procèdent, comme chez l'Amphioxus, de la croissance propre du mésoblaste dorsal ; mais chez les Amphibiens, notamment, dans le tronc tout entier et dans une bonne partie de la tête, les lames latérales se forment sur place, au dépens des couches superficielles de l'entoblaste et sont complètes d'emblée. On se rappelle qu'il en est de même chez les Téléostéens et que les Cyclostomes occupent, à ce point de vue, une position intermédiaire. Toutefois, dans la zone acrogénétique, chez tous les Vertébrés, les ébauches mésoblastiques sont exclusivement localisées à la voûte du tube digestif : le mésoblaste prémandibulaire, comme nous le verrons plus tard, est toujours dépourvu de lames latérales.

Au début, le mésoblaste forme une masse de cellules polyédriques, compacte et épaisse sur les côtés de la chorde, plus lâche et plus mince latéralement. La segmentation en somites ne s'y fait qu'après son isolement complet ; elle est donc relativement tardive, et de plus, elle se localise strictement à la portion dorsale du feuillet, à celle qui longe les côtés de la chorde et du système nerveux (fig. 263) (épimérite et mésomérite de Van Wijhe).

Cette segmentation découpe le mésoblaste en somites, suivant des plans verticaux, parallèles entre eux ; elle est due au fait que les cellules, soumises à des tactismes nouveaux, s'allongent en épithélium et s'orientent de façon à délimiter des cavités, virtuelles ou réelles, ou encore remplies de petites cellules qui n'ont pas encore été incorporées à l'épithélium (fig. 235,265,267).

Les somites de tous les Vertébrés sont donc des blocs épithéliaux cubiques,

régulièrement disposés les uns derrière les autres en deux séries linéaires droite et gauche et étroitement accolés entre eux le long de leurs surfaces de contact (fig. 235) ; la chorde et le système nerveux s'étendent comme une cloison médiane entre les deux séries (fig. 240).

Leur forme pourtant ne tarde pas à se modifier ; quand l'embryon cesse d'être étalé en lame, quand ses parties latérales se concentrent dans le plan médian pour soulever la face dorsale et donner au corps des flancs droit et

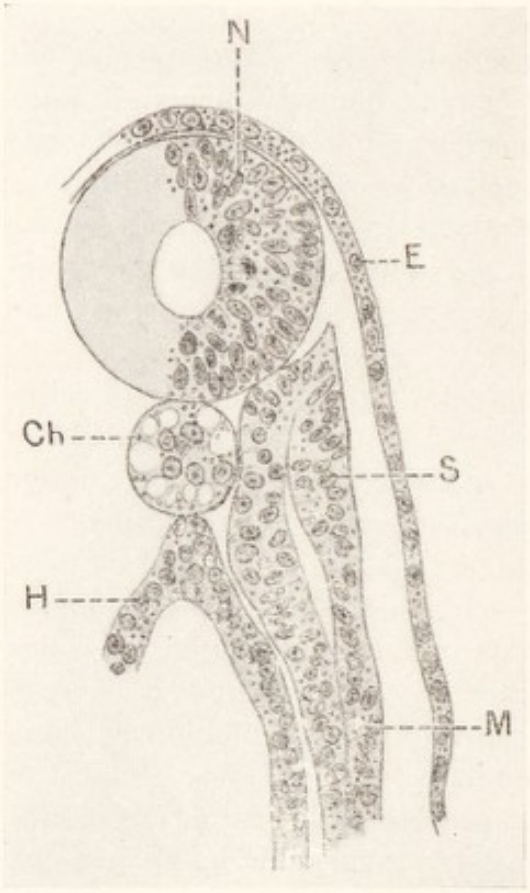


Figure 264. – Embryon de Pristiurus. Coupe transversale dans la région du tronc (d'après Mollier). *E*, *Ch*, *H*, *M*, *N*, avec leur signification habituelle ; *S*, portion segmentée.

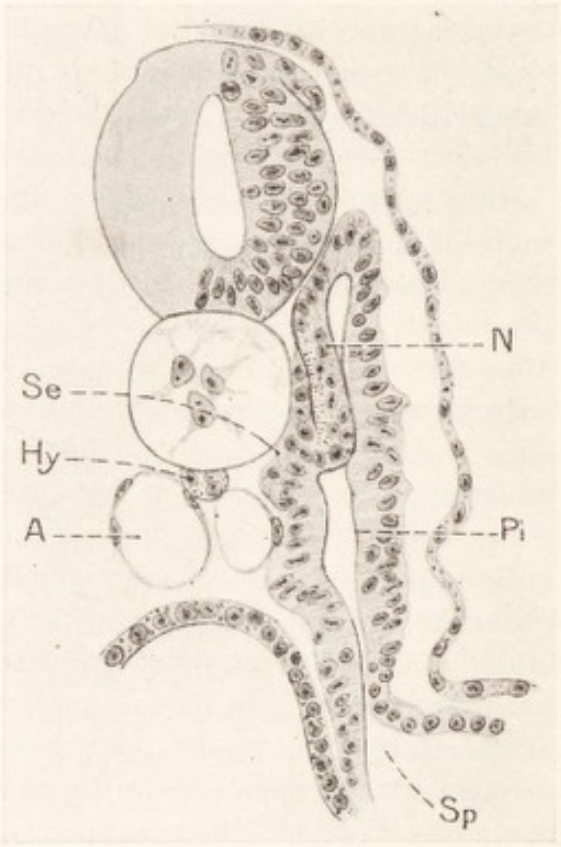


Figure 265. — Embryon de Pristiurus. Coupe transversale du tronc (d'après C. Rabl). *A*, aortes ; *Hy*, hypochorde ; *M*, plaque myotomiale ; *Pi*, pièce intermédiaire ; *Sc*, sclérotome ; *Sp*, splanchnocèle.

gauche, les somites, comprimés, s'allongent dans le sens dorso-ventral (fig. 263 et suiv.) et s'aplatissent un peu de dehors en dedans. Ils présentent dès lors une face interne et une face externe, longues toutes deux et délimitées par un épithélium cylindrique régulier. Dorsalement, elles se continuent l'une dans l'autre suivant un bord plus ou moins épais selon les groupes ; la cavité du somite, étroite et généralement parsemée de cellules non encore orientées vers l'une des parois, s'allonge évidemment dans le même sens. L'épithélium qui forme la face interne est le feuillet splanchnique ou viscéral, celui de la face externe est le feuillet somatique ou cutané.

Ventralement, chaque somite se continue dans la lame latérale, qui est et restera insegmentée, sauf dans la région branchiale. Cette continuité s'établit par une portion moyenne appelée pièce intermédiaire ou pédicule du somite (fig. 265).

Celle-ci est généralement segmentée, totalement (mésomère de Van Wijhe) ou partiellement ; mais sa segmentation peut être tardive et même ne jamais se produire (Téléostéens : Swaen et Brachet). Les feuillets somatique et splanchnique y sont, au début, accolés l'un à l'autre et la fente cœlomique est purement virtuelle ; plus tard, elle se dilate au contraire. Vers le bas enfin, la lame latérale se clive tôt en ses feuillets splanchnique et somatique, délimitant un espace cœlomique ou splanchnocèle, toujours net et précoce (fig. 240, 263, 265).

Telle est la constitution d'un somite primordial typique (Van Wijhe, C. Rabl, etc.). A la vérité, ce n'est que dans le tronc et dans la partie postérieure de la tête qu'elle se rencontre dans toute sa pureté et surtout qu'elle atteint son complet achèvement.

L'ordonnance épithéliale et l'orientation en somites des cellules du feuillet moyen, commencent dans la région de la nuque future, c'est-à-dire à l'union des zones céphalogénétique et notogénétique, pour se propager à partir de là dans la tête et dans le tronc (Balfour, Van Wijhe, Götte, Hoffmann, Koltzoff, et d'autres encore). Elle se fait donc dans le même sens que la mésoblastogénèse elle-même, mais en avant, le nombre des segments est très limité et son maximum est probablement de neuf ; en arrière il est au moins égal à celui des vertèbres de l'animal adulte et varie, par conséquent, dans de larges limites selon les groupes et même les espèces.

Envisagée dans ses causes, la segmentation mésoblastique est, sans aucun doute, liée à la croissance et à l'allongement de l'embryon. Chaque somite a la valeur d'un centre de prolifération, dont les éléments réunis par un tactisme particulier, s'enroulent en épithélium et affirment leur autonomie (Filatoff).

Le découpage du feuillet moyen en somites est une étape importante dans l'ontogénèse des Vertébrés. Elle domine toute la différenciation des organes qui en dérivent : muscles striés, organes excréteurs, ébauches des membres et du squelette axial, appareil vasculaire sanguin. La métamérie des nerfs périphériques, qui n'est elle-même qu'une manifestation extérieure de celle du système nerveux central, en dépend aussi étroitement.

Ontogénétiquement, la segmentation du corps est donc la conséquence de sa croissance ; il en est probablement de même au point de vue phylogénétique, ainsi que le pensent d'ailleurs la plupart des zoologistes.

Notion du mésenchyme. — Elle a été formulée de diverses façons par les auteurs. Certains en ont donné une définition morphologique (O. et R. Hertwig), ont voulu l'opposer au mésoblaste et en faire un feuillet spécial. Nous ne pouvons songer à rappeler ici les discussions et les controverses auxquelles cette manière de voir à donné lieu ; elles sont liées à la question de l'entérocœlie et de la schizocœlie qui, sans être précisément désuètes, ne sont plus guère d'actualité.

En réalité, le mésenchyme est un des aspects histologiques que peut prendre le mésoblaste chez les Métazoaires ; dans le cas particulier des Vertébrés, il est une forme de transition que revêt le mésoblaste dans certaines de ses parties, forme préalable à l'histogénèse de certains organes et de certains tissus, spécialement des tissus de la substance conjonctive dans l'acception la plus large du terme. Nous lui donnons donc un sens histologique bien plus que morphologique et nous dirions même volontiers qu'il est un état fonctionnel du mésoblaste.

Sa structure est, en effet, très caractéristique ; il est composé de cellules fusiformes ou étoilées, anastomosées, laissant entre elles des mailles tantôt larges, tantôt plus serrées (fig. 268, 269). Elles sont aussi douées de mouvements propres, grâce auxquels elles émigrent, s'insinuent dans tous les espaces laissés libres. Chez l'embryon, le mésenchyme est un tissu de remplissage, qui finit par entourer tous les organes. Il est à noter que l'apparition, à un moment donné, d'un semblable tissu, est l'indication anatomique d'un changement survenu dans la physiologie de l'embryon. Jusqu'alors les feuillets étaient compacts, accolés les uns aux autres ; la seule cavité était la cavité digestive. Puis l'embryon semble s'imbiber de liquide ; il devient turgescent ; des espaces libres se forment et le mésenchyme apparaît qui vient les occuper. C'est au même moment, — il est intéressant de le noter — que l'appareil vasculaire se développe et que du sang avec son plasma se met à circuler. Il n'est pas douteux que ces diverses manifestations ne soient associées entre elles et ne relèvent de causes communes.

Au fur et à mesure que le développement progresse, le mésenchyme devient plus abondant ; non pas parce que ses sources initiales continuent d'agir, mais plutôt par la prolifération des cellules qui le composent. En certains points il reste lâche, en d'autres il se condense, mais partout il finit par se différencier en des tissus définitifs de l'animal adulte : tissus collagènes divers, cartilages, os, musculature lisse des viscères et des vaisseaux, musculature striée du cœur, leucocytes des diverses variétés.

Tel est son rôle essentiel, mais ce n'est pas le seul. La forme mésenchymateuse peut être une étape intermédiaire entre deux stades épithéliaux : ainsi les tubes métanéphritiques des Mammifères ou mésonéphritiques de beaucoup de Vertébrés, se constituent aux dépens d'un mésenchyme issu de l'épithélium de la pièce intermédiaire de certains somites du tronc ; la surrénale corticale, de structure épithélioïde, procède de cordons mésenchymateux nés d'une prolifération de l'épithélium cœlomique.

Tous ces tissus, tous ces organes que nous venons de passer rapidement en revue, sont indirectement d'origine mésoblastique, puisque le mésenchyme qui leur donne naissance provient de ce feuillet. Faut-il en conclure que la totalité du mésenchyme de l'embryon soit un produit du mésoblaste ? Non, si l'on n'envisage que les caractères histologiques ; oui, si l'on y associe aussi la destinée du tissu, et c'est ainsi qu'à notre sens, il faut répondre à la question posée. En effet, les endothéliums vasculaires, par exemple, sont aussi, au début, des cellules fusiformes ou étoilées qui se déplacent par mouvements amiboïdes, mais ces cellules, une fois formées, ont leur destinée fixée immua-

blement. Les cellules des crêtes ganglionnaires de la tête et du tronc ont aussi, à un moment donné, une vraie structure mésenchymateuse, mais il est à peu près certain qu'elles deviendront des cellules ganglionnaires ou des gaines de Schwann et rien d'autre.

Nous aurons à revenir, dans de prochains chapitres, sur les connexions qui existent ou qui s'établissent entre le mésenchyme vrai, les endothéliums vasculaires et les cellules des crêtes ganglionnaires ; elles sont à la vérité très complexes, mais c'est, à notre avis, une raison de plus pour réserver le nom de mésenchyme au tissu de remplissage issu du mésoblaste et dont nous avons tracé plus haut l'évolution générale. La notion prend ainsi un sens clair, précis et qui ne prête pas à confusion.

Dans le mésenchyme, ou dans les tissus qui en proviennent, peuvent se creuser des cavités closes : cavités articulaires, bourses muqueuses, gaines synoviales des tendons. Une couche de cellules aplaties les limite. On a proposé (Ch. S. Minot) de désigner cette couche sous le nom de mésothélium, par opposition aux endothéliums qui sont le revêtement des grandes séreuses et dérivent du cœlome primitif : cavité viscérale générale, cavités péricardique, pleurales et péritonéale des Amniotes. Cette distinction est plutôt superflue ; histologiquement elle ne se justifie guère. Elle est mieux fondée embryologiquement, mais si on l'admettait, on devrait considérer comme mésothélium, l'épithélium des tubes urinaires du rein des Amniotes, ce qui est inadmissible.

Origine et mode de formation du Mésenchyme ; Sclérotome et Myotome. — Le mésenchyme dérive du mésoblaste, ainsi que nous l'avons dit, mais il s'en détache en des points multiples et variables selon les régions. Ils ont été bien étudiés dans les divers groupes de Vertébrés par Van Wijhe, Ziegler, C. Rabl, Maurer, Swaen et Brachet, L. Williams, etc.

La première source du mésenchyme, la plus précoce et aussi la plus caractéristique est dans la région segmentée du mésoblaste, à la partie inférieure du feuillet viscéral du somite, juste au-dessus de la pièce intermédiaire. En raison de sa métamérie, on a donné à cette petite région le nom de sclérotome. Son étendue n'est pas uniforme dans tous les groupes : grande chez les Amniotes (fig. 268), où le mésenchyme est très abondant et précoce, elle est bien plus réduite chez les Vertébrés inférieurs.

L'étude de l'évolution des sclérotomes est aisée chez les Sélaciens (fig. 264, 265, 266), parce que les limites de la pièce intermédiaire sont assez nettement tranchées. Le sclérotome, au moment où il s'ébauche, est un léger soulèvement du feuillet interne du somite, se projetant vers la chorde et dans lequel s'engage souvent un petit diverticule du cœlome (sclérocèle). Au-dessus de lui, le reste de la couche splanchnique du segment se montre sous la forme d'une plaque de hautes cellules cylindriques, dans lesquelles apparaissent rapidement les premiers rudiments des myofibrilles. C'est la plaque musculaire et la portion du somite qu'elle occupe est le myotome.

Les cellules sclérotomiales se multiplient, puis elles s'étirent, deviennent fusiformes, perdent eur ordonnance épithéliale et s'assemblent bientôt en une traînée, qui s'insinue le long de la chorde et du système nerveux, entourant

progressivement ces organes d'un manchon continu (fig. 265, 266) ; mais à un moment donné les connexions originelles avec le somite se rompent et le mésenchyme devient une masse indépendante, qui poursuivra son développement propre. Ainsi se constitue le mésenchyme axial, aux dépens duquel se formeront les enveloppes du système nerveux et de la chorde, y compris le squelette cartilagineux ou osseux.

Dans beaucoup d'autres formes : Amphibiens (Maurer), Téléostéens (Swaen et Brachet), Cyclostomes (Wheeler), le sclérotome ne se forme qu'à un moment où le somite s'est déjà séparé complètement de la pièce intermédiaire (fig. 267). On le trouve alors au point où, inférieurement, les couches interne et externe du myotome se mettent en continuité. Sa structure épithéliale est très manifeste au début et généralement une petite cavité en occupe le centre. Il en est ainsi, par exemple, chez les Téléostéens, fait assez inattendu étant donnée l'allure massive de tout leur développement. Son évolution ultérieure est la même que chez les Sélaciens.

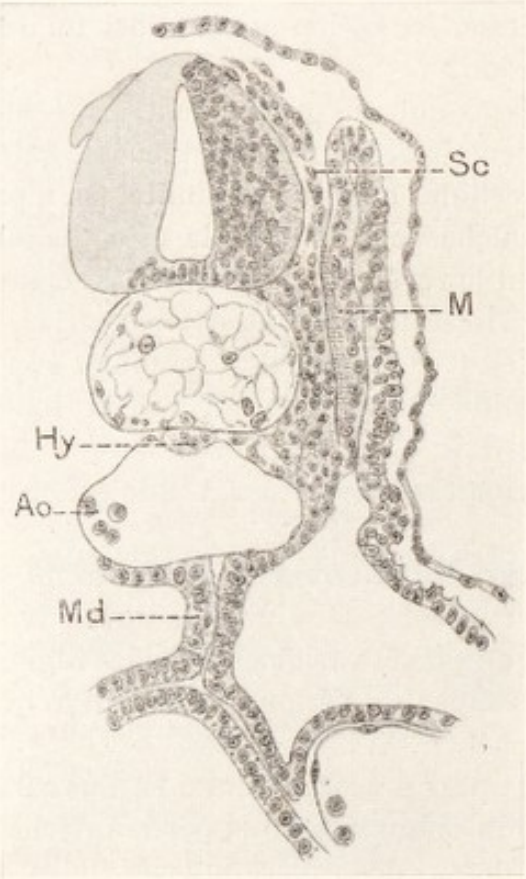


Figure 266. — Embryon de Pristiurus. Coupe transversale du tronc (d'après C. Rabl). Même légende que pour la figure précédente. *Md*, mésentère dorsal.

Chez les Amniotes (fig. 268) le mésenchyme axial s'ébauche tantôt avant, tantôt après que le somite et la pièce intermédiaire se sont séparés, selon les espèces et selon les régions du corps, mais ici l'aspect est assez différent (C. Rabl, Williams, Duesberg). Jamais il n'y a de sclérocèle ; la plus grande partie de la couche splanchnique du somite entre en prolifération, les cellules se disloquent et la plaque myotomiale n'apparaît plus que comme une petite bande épithéliale, localisée au voisinage immédiat du bord supérieur du somite. Elle s'accroît dans la suite, de haut en bas, libérant la masse du sclérotome, et vient s'unir au feuillet cutané en reconstituant un bord inférieur au myotome. Pendant ce temps, le mésenchyme axial est devenu très abondant et a pris son aspect habituel (fig. 269). On voit donc, qu'en somme, la différence entre les Amniotes et les Anamniotes est simplement d'ordre quantitatif.

Un dernier fait est à mentionner : chaque sclérotome, dans le tronc tout entier est, à son origine, découpé par une incisure transversale (Balfour, Van Wijhe, etc.) en une moitié craniale et une moitié caudale ; le tissu de chacune de celles-ci se confond dans la suite avec les moitiés correspondantes des sclérotomes contigus, antérieurs et postérieurs, en une masse commune,

future ébauche d'un corps vertébral. Chacun de ceux-ci résulte donc de la

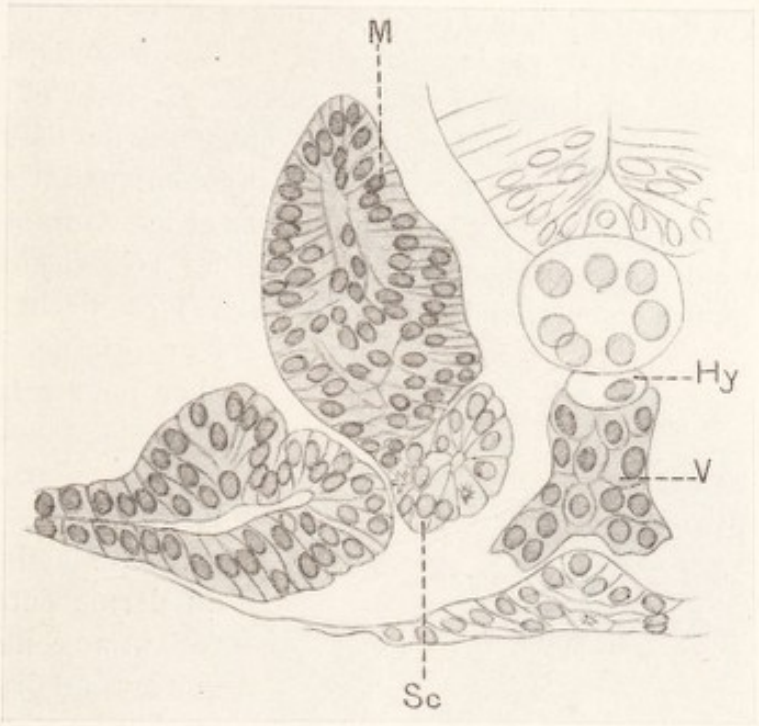


Figure 267. — Embryon de truite. Coupe transversale dans la partie antérieure du tronc (d'après Swaen et Brachet). *Hy*, hypochorde ; *M*, plaque myotomiale ; *Sc*, sclérotome ; *V*, cellules vasculaires des lames intermédiaires.

collaboration de deux sclérotomes voisins ; la conclusion qui s'en dégage est

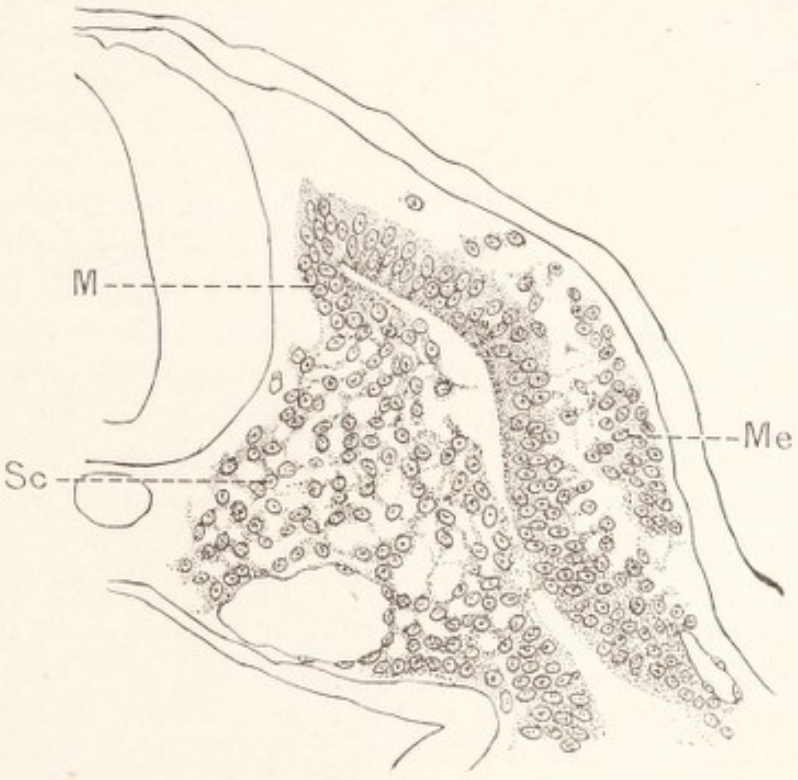


Figure 268. — Embryon de Poulet. Région du tronc (d'après L. W. Williams). *M*, plaque myotomiale ; *Mé*, mésenchyme somatopleural ; *Sc*, mésenchyme sclérotomial.

que la segmentation vertébrale ne concorde pas avec la métamérie musculaire ; celle-ci est primitive, celle-là secondaire et intersomitique.

Dans le tronc, la queue et la région occipitale de la tête, le mésenchyme a encore une autre origine que le sclérotome : le feuillet somatique ou cutané du somite intervient également. Certains auteurs (C. Rabl et d'autres) prétendent qu'il se transforme tout entier en ébauches de tissus conjonctifs sans participer à la formation des muscles myotomiaux ; il en est probablement ainsi chez les Sélaciens, les Amphibiens et les Amniotes, mais rien n'autorise toutefois à généraliser le fait. Chez les Téléostéens notamment (Sunier), les muscles superficiels (muscles rouges) en tirent certainement leur origine, sans l'empêcher pour cela d'intervenir dans la sclérogénèse. Des cellules s'en détachent et forment un mésenchyme sous-épiblastique, ébauche du derme cutané ; d'autres restent au contact de la plaque musculaire et lui constitueront un revêtement aponévrotique.

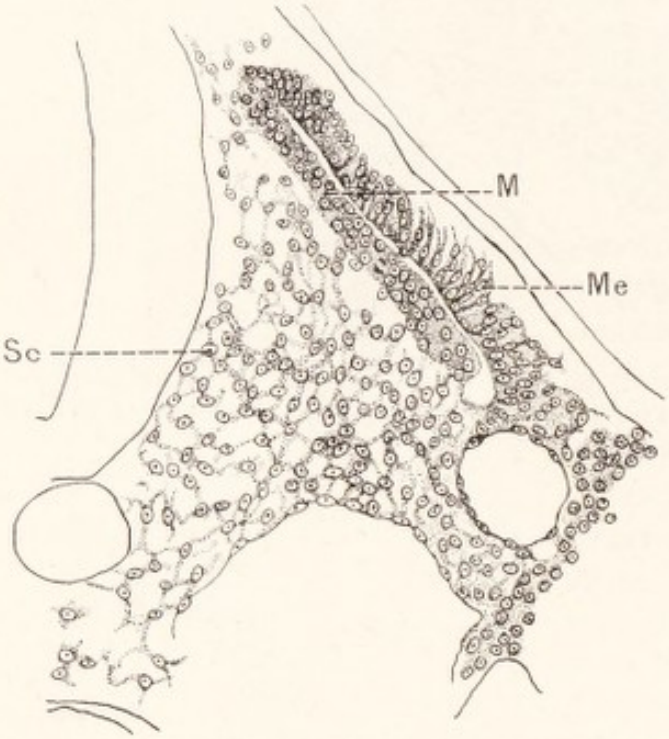


Figure 269. — Embryon de Poulet. Région du tronc (d'après L. W. Williams). Même légende que figure précédente.

Nous aurons à revenir avec quelque détail sur ces différents points quand nous traiterons du développement du système musculaire strié.

Passons maintenant à la pièce intermédiaire du somite. Dans la partie du corps où siègeront les organes génito-urinaires, elle est utilisée par eux ; d'où le nom de néphrotome ou même de gononéphrotome (Van Wijhe etc.) qu'on lui a donné. Mais elle ne l'est parfois que partiellement, et elle ne l'est même pas du tout en dehors de cette région déterminée dont nous étudierons l'évolution dans un chapitre spécial (2e partie, livre II). Dans ce cas, elle se résoud en mésenchyme ; ses cellules se disloquent, se multiplient et se répandent dans le voisinage en se confondant avec les éléments semblables venus d'autres sources. Partout, elle finit donc par disparaître comme telle, et dès lors le myotome d'une part, le bord dorsal de la lame latérale et du splanchnocèle de l'autre, se libèrent et acquièrent un contour régulier. Cette portion dorsale de la lame latérale, soit après son isolement, soit même avant (fig. 266), envoie son feuillet splanchnique vers la ligne médiane, entre la chorde et l'aorte dorsale d'une part, l'hypoblaste du tube digestif de l'autre ; ces feuillets droit et gauche s'accolent dans le plan médian et constituent ensemble le mésentère dorsal.

Enfin, les lames latérales dans le tronc, et les arcs branchiaux qui les représentent dans la tête, constituent une dernière source de mésenchyme. Du feuillet splanchnique comme du feuillet somatique, se détachent de nombreuses cellules qui, après s'être multipliées abondamment, s'étaleront sous l'hypoblaste d'une part, sous l'épiblaste de l'autre, et seront les origines des tissus conjonctifs et musculaires lisses que l'on y trouvera plus tard. Autour de tous les vaisseaux et du cœur, elles édifieront les gaines musculaires et adventices.

Dans la queue, où les lames latérales sont rudimentaires (fig. 270) et où elles ne se creusent pas d'un splanchnocèle, elles se résolvent tout entières, en

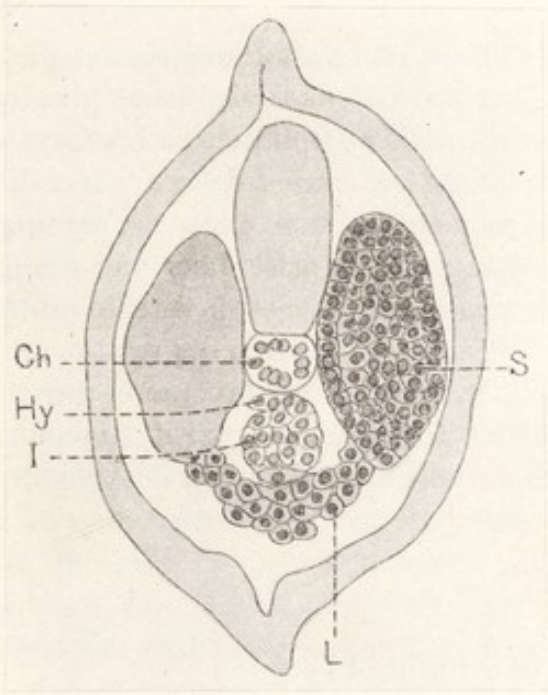


Figure 270. — Embryon de truite. Coupe transversale de la queue (d'après Swaen et Brachet). *Ch*, chorde ; *Hy*, hypochorde ; *I*, intestin post-anal ; *L*, lame latérale ; *S*, somite.

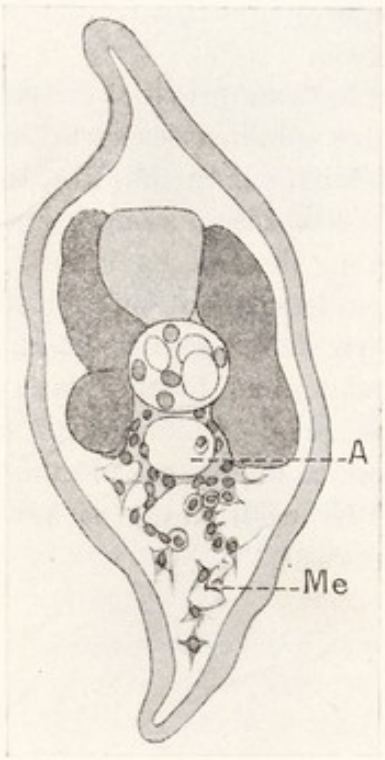


Figure 271. — Embryon de truite. Coupe transversale de la queue (d'après Swaen et Brachet). *A*, aorte ; *Mé*, mésenchyme ventral.

même temps que les pièces intermédiaires, en un mésenchyme sous-chordal et sous-aortique (fig. 271) qui s'engagera plus tard dans l'axe de la nageoire caudale.

Dans la tête, l'évolution des somites mésoblastiques est profondément modifiée. Ils ne se forment en nombre complet que chez les Cyclostomes et les Sélaciens. Partout ailleurs la segmentation reste rudimentaire et incomplète, ou même ne se produit pas du tout. Un certain nombre de somites de la région post-auditive se transforment tout entiers en mésenchyme, sans donner de muscles ou en n'en donnant que des ébauches éphémères ; chez les Vertébrés supérieurs, cette transformation est plus précoce encore et porte sur le mésoblaste lui-même avant qu'il ne se soit métamérisé : il ne reste,

dans cette région, qu'une masse continue de cellules étoilées et anastomosées, plus ou moins serrées les unes contre les autres.

En avant de l'oreille, trois somites se délimitent, régulièrement dans les formes inférieures, plus vaguement chez les Téléostéens, les Amphibiens et les Amniotes ; on leur donne le nom de prémandibulaire, mandibulaire et hyoïdien. Ils sont très volumineux, surtout les deux premiers, et résultent peut-être de la confluence d'un nombre plus grand de segments primitifs (Dohrn). Habituellement, ils se creusent en leur centre d'une vaste cavité dont la signification est tout à fait obscure. Une partie de leur paroi qui, topographiquement, n'est nullement identique à la plaque myotomiale des somites du tronc ou de l'occiput, différencie des fibres striées, destinées aux muscles moteurs du globe oculaire. Tout le reste subit la fonte mésenchymateuse.

Le tableau qui vient d'être brossé de l'évolution du mésoblaste dans la tête montre combien ses caractères sont aberrants. Nous reviendrons plus tard, en détails, sur ce chapitre, très important mais compliqué, de l'embryologie des Vertébrés et nous rechercherons alors les causes de ces aberrations. Nous ne devons en retenir pour le moment qu'une chose : c'est que la notion de segment mésoblastique ne doit pas être prise dans une acception trop rigide. Un somite est un centre de prolifération, c'est-à-dire un centre de croissance bien localisé, mais dont la destinée variera selon ses relations topographiques. Chacun d'eux est capable de fournir un myotome, un sclérotome, un néphrotome ; mais il ne mettra totalement à profit son pouvoir de différenciation que si ses relations de voisinage suscitent des conditions adéquates.

LA THÉORIE DES FEUILLETS

L'embryon de Vertébré, à un stade donné de son développement, se trouve constitué de quatre catégories de groupements cellulaires ou, pour employer l'expression courante, de quatre feuillets (épiblaste, hypoblaste, mésoblaste, mésenchyme) qui dérivent les uns des autres par une série de différenciations ; chacune de celles-ci n'est, en dernière analyse, que la mise en place d'un matériel destiné à être utilisé pour la formation d'un groupe d'organes.

Cette façon de s'exprimer implique déjà, jusqu'à un certain point, une spécificité dans les potentialités évolutives de chacun des feuillets, ce qui revient à dire que chacun a sa destinée propre. Cette notion, étendue à l'ensemble des Métazoaires, est connue sous le nom de *théorie des feuillets*. Dans son application particulière au groupe des Vertébrés, elle signifie que l'épiblaste deviendra le revêtement épidermique du corps avec ses organes des sens, ses glandes, ses phanères, etc., et que le système nerveux central et périphérique affecte, avec lui, des connexions génétiques étroites ; qu'aux dépens de l'hypoblaste s'édifiera l'épithélium du tube digestif tout entier, avec les

glandes, petites et grandes, qui y sont annexées (foie, pancréas) et rien d'autre ; que les organes génito-urinaires, la musculature volontaire, les endothéliums cœlomiques, seront d'origine exclusivement mésoblastique ; et qu'enfin le mésenchyme donnera naissance aux multiples variétés des tissus de la substance conjonctive, au squelette, aux fibres musculaires viscérales et vasculaires, à la rate, aux ganglions lymphatiques et aux diverses formes de leucocytes.

Ainsi formulée, la théorie des feuillets n'est qu'une synthèse de faits qui ressortent de façon incontestable des recherches embryologiques modernes et, dans son expression générale, elle est applicable à l'ensemble des Métazoaires (Cf. Korschelt et Heider, Mac Bride) ; aussi ne donne-t-elle prise qu'à des critiques de détail, justifiées seulement par l'état encore incomplet de nos connaissances.

Mais on a voulu aller plus loin ; on a cherché à perfectionner la théorie, à lui donner une portée infiniment plus stricte et plus précise, à l'appliquer à l'histogénèse de tous les tissus. On a dit, par exemple, que le mésoblaste était seul capable de faire des fibres musculaires striées, et le mésenchyme des fibres lisses.

Or, il est bien démontré maintenant que le muscle sphincter iridien, strié chez les Oiseaux, lisse ailleurs, ne dérive ni du mésoblaste, ni du mésenchyme, mais bien de la portion iridienne de la rétine, c'est-à-dire de l'ectoblaste embryonnaire (Nussbaum, Grynfeltt, Leplat et d'autres). Pareillement, la couche basale, musculaire lisse, de l'épithélium des glandes sudoripares (Köl-liker) ou des canaux galactophores de la glande mammaire (Brouha), sont incontestablement d'origine épiblastique. De même en ce qui concerne l'origine du mésenchyme, nous avons vu qu'on doit la considérer comme mésoblastique, et pourtant, chez les Reptiles, la crête hypochordale, quand elle s'atrophie, disparaît parce que ses cellules se mêlent au mésenchyme ambiant (Prenant) ; quand certaines parties des poches viscérales ou de leurs dérivés « dégénèrent » comme disent les embryologistes, c'est aussi parce que leurs cellules se disloquent, se ramifient, s'anastomosent et prennent tous les caractères du tissu conjonctif embryonnaire. Ce ne sont évidemment là que des exceptions, mais elles sont significatives et leur existence impose quelques correctifs à la théorie des feuillets. La vérité est qu'il est inexact de dire qu'un feuillet, quand il réalise ce qu'il doit, épuise de ce fait toutes ses potentialités évolutives ; en d'autres termes, de ce que, dans une ontogénèse normale un groupement cellulaire évolue dans un sens déterminé, il ne faut pas en conclure qu'il soit totalement incapable de s'orienter dans un autre sens. Pareille spécificité est contredite par de nombreux cas de régénération (Nusbaum et Oxner) et est en opposition avec la notion bien établie des différenciations provoquées et des corrélations fonctionnelles dont le jeu assure l'achèvement de tout développement.

En réalité, les feuillets, comme les blastomères, ont une potentialité réelle et une potentialité totale : la première c'est ce qu'ils deviennent normalement ; la seconde, c'est ce qu'ils sont capables, en outre, de devenir sous des influences diverses, naturelles ou provoquées par l'expérimentation.

Ainsi libérée du dogmatisme étroit où les morphologistes, surtout en Allemagne, l'avaient enserrée, la théorie des feuillets reste très précieuse, très vraie et peut être fructueusement utilisée en biologie générale comme en anatomie pathologique.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Duesberg, *Arch. Zellforsch*, IV, 1910. — O. et R. Hertwig, *Die Cœlomtheorie*, Iéna, 1881. — O Hertwig, *Lehrbuch. d. Eukwick.* — Korschelt et Heider. *Lehrb. d. vergl. Entwick. d. wirbellosen Tieren*. III, Iéna, 1910. — Maurer, *Morph. Jahrb.*, XVIII, 1892 et *O. Hertwig's Handbuch d. vergl. u. exp. Entw.*, 1906. — C. Rabl, *Morph. Jahrb.*, XIX, 1892, *Arch mikr. Anat.*, LXXXVIII, 1915. — Swaen et Brachet, *Arch. Biol.*, XVI, 1899. — Van Wijhe, *Arch. mikr. Anat.*, XXXIII, 1889. — L. Williams, *Amer. Journ. Anat.*, XI, 1911. — H. E. Ziegler. *Arch. mikr. Anat.*, XXXII, 1888.

CHAPITRE II

DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL VASCULAIRE

Généralités. — Le développement de l'appareil vasculaire, et tout particulièrement de l'appareil sanguin, est loin d'être éclairci. On ne sait pas encore avec certitude si les endothéliums des vaisseaux et les futures cellules rouges procèdent de l'hypoblaste, du mésoblaste ou du mésenchyme et pourtant de très nombreux travaux ont été consacrés à cette question et ont porté sur tous les groupes.

Cette incertitude tient à deux causes principales : d'abord la difficulté très réelle de l'observation. Les premières cellules vasculaires et sanguines apparaissent entre l'hypoblaste et le mésoblaste et il n'est pas toujours possible de les distinguer du mésenchyme qui prend aussi naissance en ce point. La seconde cause est d'un tout autre ordre : beaucoup d'observateurs sont partis d'idées préconçues, et notamment de celle, qu'il fut très difficile de déraciner, que chez tous les Vertébrés le mésoblaste se forme exclusivement sur les côtés de la chorde, comme chez l'Amphioxus, et que le reste de l'entoblaste est totalement dépourvu d'aptitude mésoblastogène. Pour eux, la possibilité d'une origine des vaisseaux et du sang, mésoblastique chez certaines espèces, hypoblastique chez d'autres, était exclue *a priori* en vertu du dogme de la spécificité des feuillets.

Or, nous avons vu que chez les Amphibiens anoures surtout, mais aussi chez les Urodèles, les Cyclostomes, les Téléostéens, la mésoblastogénèse est loin d'être limitée à la voûte du tube digestif, qu'elle peut se faire sur toute la surface de l'entoblaste, jusqu'à la ligne médio-ventrale ; chez les Mammifères eux-mêmes (Bonnet, Hubrecht), on a prétendu, mais sans en donner la preuve formelle, que l'hypoblaste vitellin intervient dans l'achèvement du feuillet moyen.

En réalité, un fait est absolument incontestable, c'est que sang et vaisseaux sont des produits de l'entoblaste ; et comme le mésoblaste et l'hypoblaste résultent d'un dédoublement de ce feuillet, on pourrait très bien admettre que les ébauches vasculaires se trouvent incorporées à l'un ou à l'autre ou même se répartissent entre les deux. Ainsi s'expliqueraient, très simplement, la plupart des contradictions entre les auteurs ; peut-être cette explication trop simple est-elle dangereuse en satisfaisant l'esprit par des observations

incomplètes ; il ne faut y voir qu'une hypothèse de travail qui devra être soumise à une minutieuse vérification.

Si l'origine primaire de l'appareil vasculaire est encore obscure, son développement est beaucoup mieux établi et autorise quelques conclusions intéressantes, s'appliquant à l'ensemble des Vertébrés. Nous les passerons rapidement en revue.

Tout d'abord, les vaisseaux et le sang ne se forment pas en un point quelconque, leurs ébauches sont localisées dans le germe et dès qu'elles se sont délimitées, elles poursuivent leur accroissement propre, de façon autonome (C. Rabl, Swaen et Brachet).

Un second fait, très significatif, est que les cellules vasculaires (c'est-à-dire les cellules endothéliales futures) sont, jusqu'à un certain point, indépendantes, ontogénétiquement, des érythrocytes ou futures cellules rouges ; en termes plus précis, disons qu'il ne se forme pas du sang partout où il s'ébauche des vaisseaux. En bien des endroits, comme nous le verrons, et notamment dans le corps de l'embryon tout entier, les cellules endothéliales s'ordonnent pour former le revêtement de cavités, qui ne renferment qu'un liquide plasmatique dépourvu de tout élément figuré.

Enfin, dernier fait très général, les cavités vasculaires primaires, c'est-à-dire celles qui apparaissent en tout premier lieu dans l'ontogénèse, sont des lacunes sans délimitations cellulaires, des sortes de canaux ou d'espaces qui se creusent entre l'hypoblaste et le mésoblaste et ne sont revêtues d'endothélium que secondairement. C'est à la surface de l'hypoblaste vitellin que c'est surtout manifeste et à un moment où l'embryon commence à avoir besoin de matériaux nutritifs abondants. Il semble donc bien que l'initiation au développement de l'appareil vasculaire sanguin soit une accumulation de liquide plasmatique, se produisant au contact et aux dépens des réserves alimentaires de l'œuf. Cela indique qu'à ce stade, une modification est intervenue dans la physiologie de l'œuf ; une étape nouvelle commence dont l'origine phylogénétique est aisée à se figurer mais dont la signification biologique, pleine d'obscurités, présente un puissant intérêt.

Nous n'avons parlé jusqu'ici que de l'appareil vasculaire sanguin ; les vaisseaux lymphatiques sont plus tardifs et leur développement est d'une étude difficile. Pourtant, grâce aux recherches récentes des embryologistes américains, on sait actuellement que, selon toute probabilité, leur endothélium n'est qu'une expansion de celui des veines et que, par conséquent, le système lymphatique est une vaste annexe de la circulation veineuse. Quant aux cellules de la lymphe, elles dérivent du mésenchyme.

Telles sont les données, d'ordre très général, qu'il était nécessaire d'introduire au seuil de ce chapitre. En raison de l'importance de certaines d'entre elles, il ne sera pas inutile d'ajouter quelques précisions.

Il y a, avons-nous dit, une certaine indépendance entre le germe des érythrocytes (futures cellules rouges) et celui des endothéliums. Ils siègent tous deux entre l'hypoblaste et le feuillet splanchnique du mésoblaste, mais n'ont pas la même répartition topographique. Dans le corps de l'embryon prennent naissance, sur place, l'endothélium cardiaque, celui des gros vaisseaux qui

en partent ou y aboutissent, peut-être aussi celui de l'aorte dorsale ; de cette ébauche naît par prolifération le reste du système. Or, tous les vaisseaux embryonnaires ne contiennent au début que du plasma et aucun érythrocyte. Ceux-ci apparaissent sous forme d'amas ou d'îlots sanguins (îlots de Wolff des Amniotes), exclusivement à la surface de l'hypoblaste vitellin : région ventrale de l'hypoblaste chez les Anamniotes à segmentation totale, globe deutoplasmique ou sac vitellin des Sélaciens, vésicule vitelline ou ombilicale des Amniotes. La production des éléments figurés du sang est donc étroitement liée, topographiquement, à la présence de réserves deutoplasmiques et elle se localise par conséquent dans une zone bien déterminée que l'on appelle, depuis longtemps, l'aire vasculaire.

Dans cette aire, il ne se forme pas, d'ailleurs, que du sang, mais aussi des cellules endothéliales qui transformeront les îlots en de véritables vaisseaux ; plus tard, par accroissement propre, ils s'uniront au système qui s'est édifié dans le corps même de l'embryon et lui apporteront les éléments du sang qui leur manque.

Ce qui vient d'être exposé s'applique à tous les Vertébrés, avec des variantes faciles à expliquer, sauf chez les Téléostéens. Ceux-ci occupent une place tout à fait à part au point de vue de l'hématogénèse et il est même nécessaire de les diviser en deux groupes. Dans l'un rentrent les espèces dont les œufs volumineux et lourds se développent au fond de l'eau, sur des pierres, accrochés à des plantes, ou dans des nids (Salmonides, Belone, Exocœtes volitans, etc., etc.). Dans tous ces cas, sang et vaisseaux se forment dans le corps de l'embryon et ce n'est que secondairement, par émigration, qu'ils se répandent à la surface du sac vitellin pour former un réseau extra-embryonnaire. C'est donc l'inverse de ce qui se passe ailleurs. Le second groupe renferme les espèces dont les œufs, petits et légers, flottent entre deux eaux dans les couches superficielles de la mer et se trouvent dans le Plankton (Solea, Caranx, Trachinus, Callyonimus, etc.). Les faits sont ici plus curieux et plus aberrants encore. Avant l'éclosion, le cœur et les vaisseaux extra-embryonnaires s'édifient, puis envahissent le globe deutoplasmique, mais ils ne contiennent que du plasma à l'exclusion de toute cellule rouge (Swaen et Brachet). C'est en cet état que le jeune alevin éclot et pendant les premiers temps de sa vie libre il est totalement dépourvu de sang ; il prend sans doute à l'eau ambiante l'oxygène nécessaire. Il est d'ailleurs très petit, transparent comme du verre et nage dans une eau richement aérée. Plus tard les vaisseaux se remplissent de cellules rouges, comme partout, mais on en ignore encore la provenance. Cette question, très intéressante, reste tout entière à résoudre.

Les Téléostéens constituent donc un groupe remarquable et qu'il est extrêmement difficile de rattacher aux autres Vertébrés. Le fait de l'hématogénèse exclusivement embryonnaire est évidemment en connexion avec l'origine, exclusivement embryonnaire aussi, du mésoblaste et de l'hypoblaste. On se rappelle que le bord d'enveloppement ne laisse à la surface du globe deutoplasmique qu'une pellicule de syncytium et pas d'hypoblaste

ni de mésoblaste. Encore une fois c'est la physiologie de l'embryon qui, quand elle sera connue, nous donnera la clef de ces aberrations.

On remarquera que dans l'exposé que nous venons de faire, nous n'avons pas mentionné les anciennes théories du parablaste, des poreutes et autres analogues (His, Kollmann, etc.). C'est qu'elles n'ont plus qu'un intérêt historique depuis que l'observation descriptive et l'analyse expérimentale (Hahn, Reagan) ont définitivement montré que les vaisseaux intraembryonnaires se forment sur place.

Nous n'avons non plus parlé que des sources premières du sang, négligeant les organes hématopoïétiques qui entreront en activité dans des phases beaucoup plus avancées du développement: foie, rate, moelle osseuse, et qui sont producteurs d'abondants globules rouges (Vander Stricht, Saxer, Kuborn, Mollier et beaucoup d'autres) : c'est parce que l'étude de l'hématopoïèse dans ces organes est d'ordre histologique bien plus qu'embryologique. Le but de l'embryologie est de connaître et d'interpréter les premières ébauches des systèmes et des appareils, tandis que leur achèvement soulève des problèmes d'un autre ordre. Nous croyons en outre que, très probablement, le foie, la rate et la moelle osseuse ne sont pas à proprement parler des centres de formation, mais bien plutôt des centres de prolifération des érythrocytes, et ainsi toute la question de l'origine du sang se ramène à celle des îlots sanguins primaires. Les recherches très soigneuses d'O. Vander Stricht nous confirment dans cette manière de voir.

DÉVELOPPEMENT DU SANG ET DES VAISSEAUX DANS LES DIVERS GROUPES DE VERTÉBRÉS

Après ces préliminaires, nous pouvons entrer dans l'étude détaillée de la formation de l'appareil vasculaire sanguin et nous réunirons dans une description commune tous les œufs à segmentation totale qui ont été jusqu'ici l'objet de recherches suffisamment approfondies.

CYCLOSTOMES (AMMOCÈTE), AMPHIBIENS URODÈLES ET ANOURES, DIPNEUSTES

Dans toutes ces formes, la première ébauche vasculaire qui soit reconnaissable, est celle du cœur puis des vaisseaux qui le prolongent en avant et en arrière. Elle est très précoce, apparaît chez les Amphibiens quand l'embryon ne possède encore que quelques somites (Mollier), voire (Rana fusca) avant que la segmentation du mésoblaste n'ait commencé. C'est dire, et ceci est important, qu'elle est antérieure aux sclérotomes et au mésenchyme viscéral.

Un peu plus tard, à un moment où à l'extrémité craniale du cœur l'aorte ventrale a apparu et commence à fournir les bourgeons des artères bran-

chiales, tandis que son extrémité caudale se continue déjà dans de courtes veines vitellines, on aperçoit la première trace de l'îlot sanguin dans le plan ventral du corps, localisée entre l'ébauche hépatique future et l'anus.

Enfin, plus tard encore, alors qu'il y a déjà un peu de mésenchyme sclérotomial, les premiers vaisseaux dorsaux se montrent sous forme d'une ébauche cardino-aortique (Houssay) que des branches transversales, plus ou moins exactement segmentaires, anastomosent avec le système des vaisseaux ventraux. Ces branches, équivalentes aux vaisseaux de P. Mayer des Sélaciens, sont surtout bien développées dans la tête, où elles parcourent les arcs viscéraux (vaisseaux branchiaux), et dans la région pronéphritique ; plus loin en arrière elles sont fort irrégulières.

L'ébauche cardiaque, dans tous les œufs holoblastiques, occupe un point limité de la région médio-ventrale du corps, entre la membrane pharyngienne en avant et, en arrière, la masse des grosses cellules vitellines dans

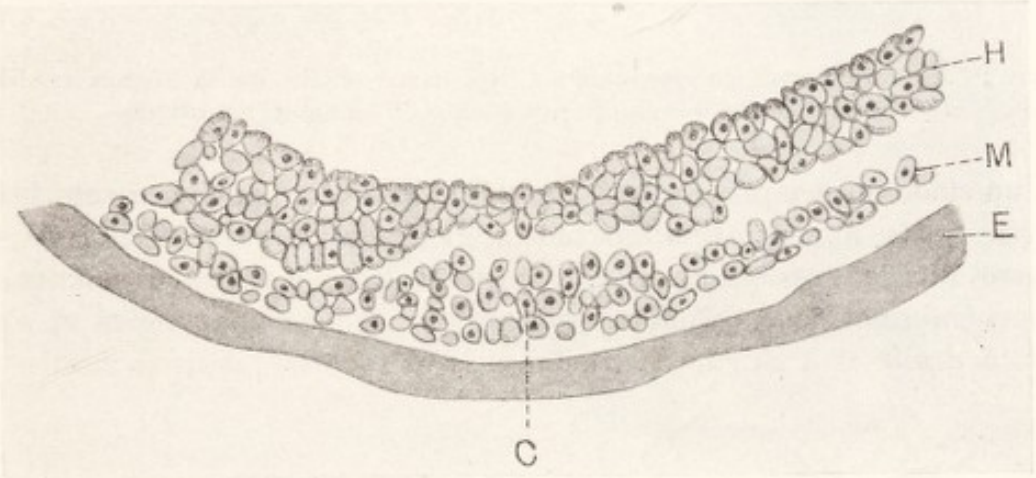


Figure 272. — Embryon de grenouille rousse. Coupe transversale de la région cardiaque ; *E*, épiblaste ; *C*, masse cardiaque ; *H*, hypoblaste ; *M*, mésoblaste.

laquelle s'enfonce le diverticule hépatique du tube digestif (fig. 248). Elle est donc très craniale, puisqu'elle siège au plancher du pharynx. Au dessus d'elle, à droite et à gauche, l'hypoblaste ne tarde pas à envoyer vers l'épiblaste ses poches viscérales et les arcs qui les séparent viennent se terminer sur les côtés du cœur.

Mais chez Rana fusca, qui va servir de base à notre description, l'endothélium cardiaque préexiste à l'appareil branchial et sa formation coïncide avec celle du mésoblaste de la région. Là, dès le début de la période notogénétique, le clivage grâce auquel le mésoblaste s'est isolé le long des parois latérales de l'entoblaste deutentérique (Voir page 191), se poursuit jusqu'à la ligne médio-ventrale, décollant ainsi un manchon continu de feuillet moyen appliqué sur l'hypoblaste et qui n'est interrompu que par la chorde dorsale. Plus en arrière, dans la région hépatique future, le clivage ne se produit que le long des flancs de l'embryon (fig. 277), pour redevenir total au delà du foie (fig. 278). Le clivage mésoblastique, au niveau de l'ébauche du cœur, isole donc de l'entoblaste ventral une plaque médiane, qu'il laisse en place (fig. 272).

Cette plaque ou amas cardiaque se distingue aisément des parties latérales du mésoblaste ; elle est lenticulaire et déprime un peu l'hypoblaste sus-jacent. En avant, elle se perd contre la membrane pharyngienne ; en arrière, elle se termine rapidement aussi en se coupant en deux moitiés qui disparaissent bientôt, après avoir épaissi le bord libre des lames latérales.

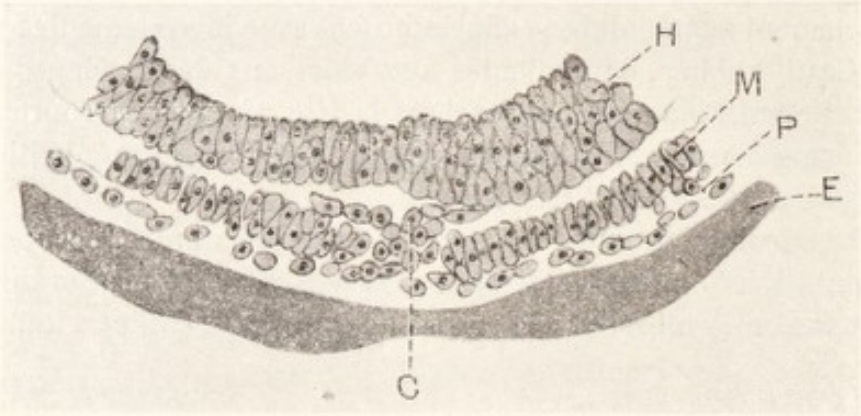


Figure 273. — Embryon de grenouille. Coupe transversale de la région cardiaque. Même légende que figure précédente. *P*, fente péricardique.

A un stade un peu plus avancé (fig. 273) l'amas cardiaque présente, le long de ses bords, une démarcation plus accusée vis-à-vis du mésoblaste proprement dit ; puis ses cellules se disloquent et, grâce à des mouvements amiboïdes, émigrent pour s'appliquer contre l'hypoblaste pharyngien et s'insinuer, à droite et à gauche, entre lui et le mésoblaste ; dans ce dernier une

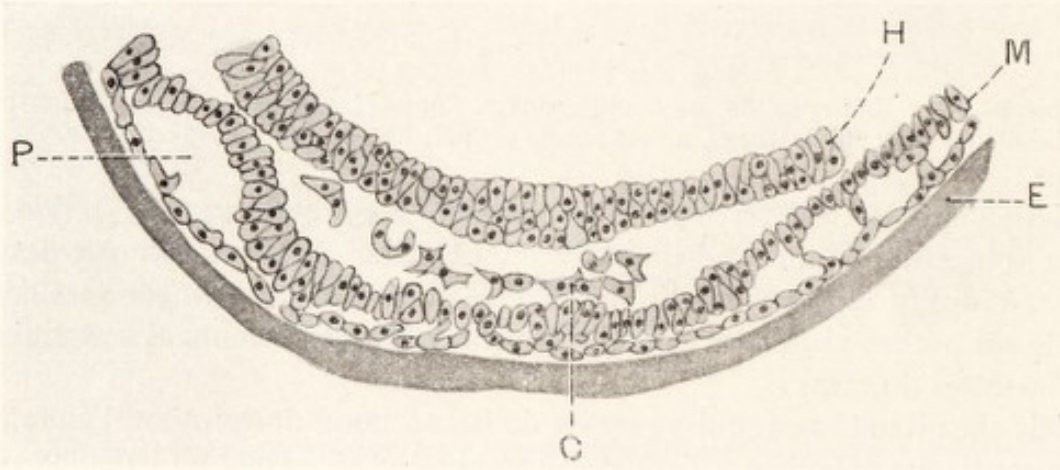


Figure 274. — Embryon de grenouille. Région cardiaque. Même légende que figure précédente.

fente cœlomique, ébauche de la cavité péricardique, commence à se montrer (fig. 274) ; elle dédouble le feuillet moyen en une couche splanchnique ou viscérale et une autre, somatique ou pariétale, appliquée contre l'épiblaste. La cavité péricardique est donc paire à son début, tandis que le cœur ne l'est pas ; quand ses deux moitiés se rapprochent en passant sous l'ébauche cardiaque, elles s'accolent en un court mésocarde ventral, rapidement

résorbé (fig. 274 et 275). En même temps, le feuillet viscéral du mésoblaste se détache de l'hypoblaste, un large espace apparaît entre eux, rempli d'un liquide plasmatique dans lequel baignent les cellules cardiaques disposées en un vrai mésenchyme. Puis ces cellules s'orientent en un tube irrégulier

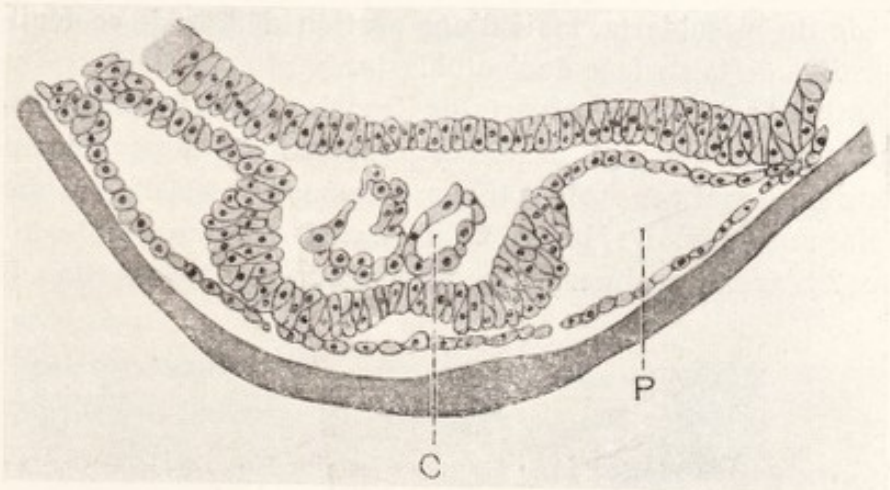


Figure 275. — Embryon de grenouille. Région cardiaque. *C*, endothélium cardiaque ; *P*, cavités péricardiques.

d'abord (fig. 275), régulier ensuite. Plus tard enfin, le mésoblaste viscéral passe au-dessus de ce tube et le sépare de la paroi inférieure du pharynx, constituant là un mésocarde dorsal (fig. 276). A son extrémité antérieure, le

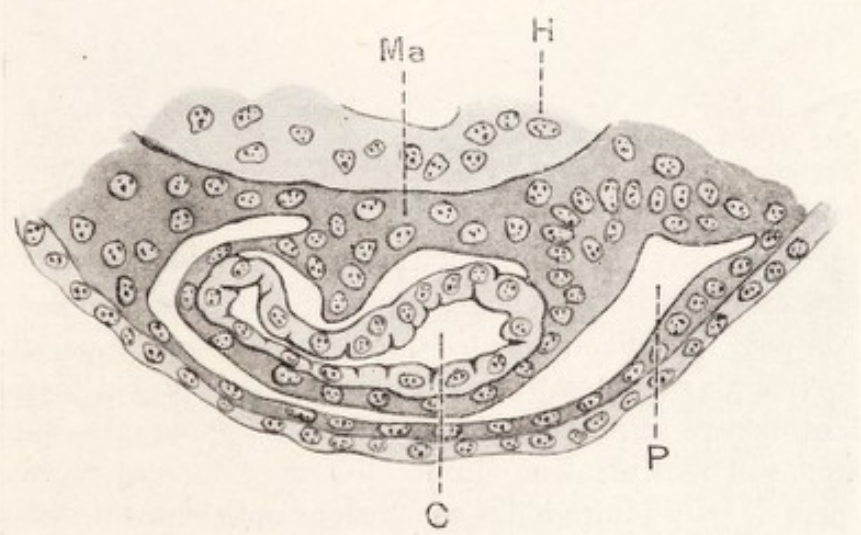


Figure 276. — Embryon de triton. Région cardiaque. Même légende que figure précédente. *Ma*, mésocarde dorsal.

tube cardiaque se bifurqne et les cellules qui le composent, reprenant la forme mésenchymateuse, s'engagent par traînées effilées le long de l'hypoblaste vers la plaque buccale et dans les arcs viscéraux : c'est le début de l'accroissement propre de l'appareil vasculaire. A son extrémité postérieure, la cavité péricardique se dédouble d'abord, puis s'efface, et les lames laté-

rales du mésoblaste se terminent par un bord libre, à droite et à gauche du plan médio-ventral. Là le cœur se continue aussi en deux traînées de cellules irrégulières, droite et gauche, aux dépens desquelles s'ébaucheront plus tard les veines vitellines (fig. 277). Il résulte de cette description que le cœur est, à ses débuts, un tube impair et médian, bifurqué à ses deux extrémités ; qu'il procède du mésoblaste, mais d'une portion définie de ce feuillet, détachée la dernière de la surface de l'entoblaste.

Chez d'autres Anoures et chez certains Urodèles (Siredon, Megalobatrachus) on a donné, assez récemment, des descriptions du développement de l'endothélium cardiaque qui concordent très exactement avec celle qui vient d'être exposée (Marcinowsky, De Rooy, Mollier). Est-elle applicable à tous les Amphibiens? L'avenir seul permettra de répondre à cette question. Bon nombre d'auteurs (Houssay, Schwink, Johnston et d'autres) ont cru pouvoir assigner au cœur une origine hypoblastique (1). Sans préjuger des faits d'observation, on peut très bien admettre que l'ébauche cardiaque, chez certaines formes, reste plus longtemps en continuité avec l'entoblaste que le mésoblaste qui se trouve sur ses côtés, et qu'ainsi l'apparence d'une origine hypoblastique soit réalisée. Une simple différence dans la chronologie des processus peut donc conduire à des conclusions radicalement différentes.

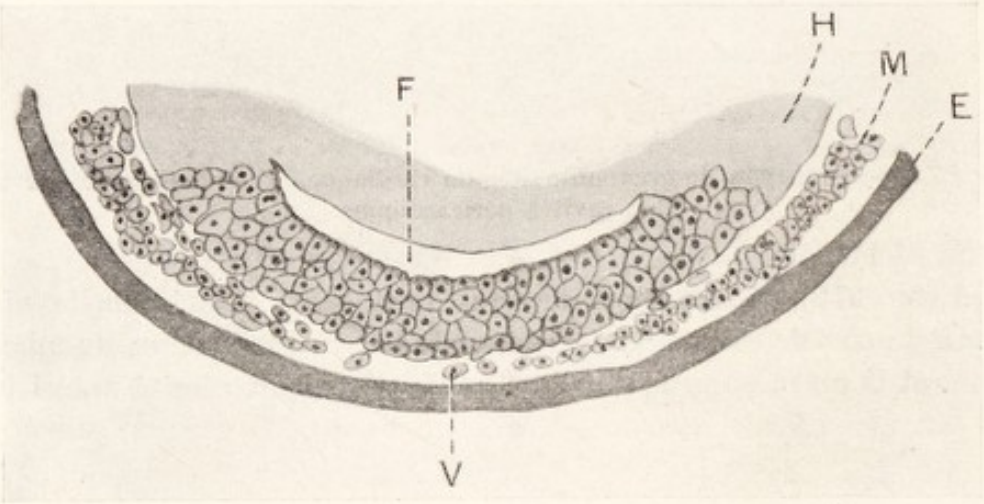


Figure 277. — Embryon de grenouille. Coupe transversale de la région hépatique. *E*, épiblaste ; *H*, hypoblaste ; *F*, diverticule hépatique ; *M*, lames latérales du mésoblaste ; *V*, cellules vasculaires.

Chez les Dipneustes (Kellicott, Kerr, Greil) le cœur s'ébauche également suivant les processus que nous avons décrits chez Rana fusca, et même les images qu'offrent les coupes microscopiques sont tellement identiques à ce qu'on voit chez Siredon, par exemple, que la confusion serait possible pour un observateur non prévenu. Nous avons déjà eu l'occasion de signaler dans

(1) Je l'ai moi-même admise en 1898, à la suite de recherches faites sur le Triton, mais il est probable, comme certains auteurs l'ont fait remarquer (Muthmann, Marcinowski), que j'ai confondu, à de jeunes stades, l'ébauche du cœur avec celle de la thyroïde qui lui est adjacente. Je fais aujourd'hui toutes réserves sur les conclusions que je tirais alors.

d'autres chapitres combien le développement des Dipneustes se rapproche de celui des Urodèles et combien, de ce chef, doivent être étroites les relations phylogénétiques qui existent entre les deux groupes.

Chez l'embryon d'ammocète, les recherches récentes (Hatta, Mollier, Keiser) n'ont pas confirmé l'origine hypoblastique du cœur qui était presque devenue classique (Götte). Toutefois, il ne s'édifie pas complètement suivant le type Amphibien. Il n'y a pas de plaque cardiaque, le clivage qui isole le mésoblaste s'arrête loin de la ligne médio-ventrale, dans la région cardiaque comme ailleurs (Voir chap. II, livre IV) et il semble que les cellules vasculaires se détachent de ses bords libres droit et gauche, pour se rassembler au point voulu et suivre ensuite l'évolution que nous connaissons. Il n'est pas certain, pourtant, que le dernier mot soit dit sur cette question ; l'ammocète, à ces stades, est d'une étude très difficile et les conclusions qu'on en tire sont peu sûres.

Formation du sang. — Au moment où l'ébauche cardiaque s'enroule en un tube endothélial, le développement du sang commence.

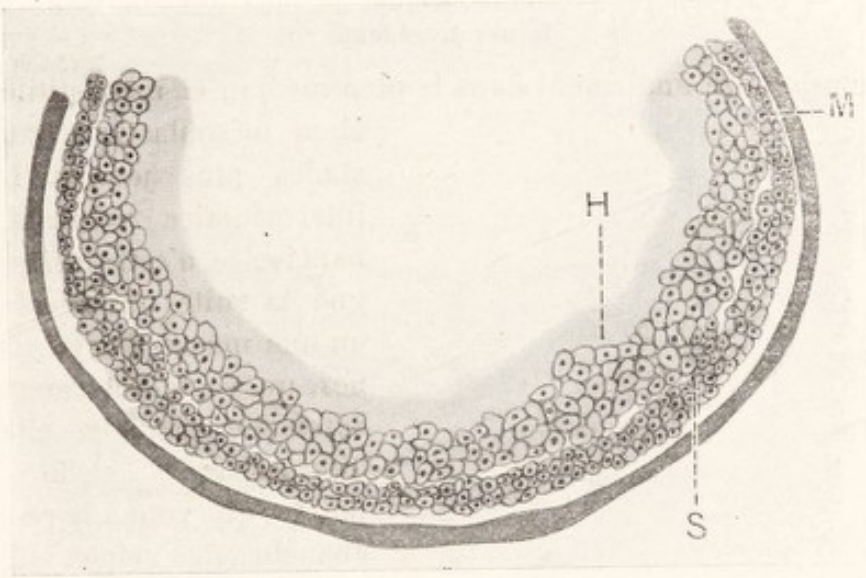


Figure 278. — Embryon de grenouille. Région de l'îlot sanguin ; *H*, hypoblaste vitellin ; *M*, lames latérales ; *S*, îlot sanguin.

Nous prendrons encore comme type, pour notre description, Rana fusca, où les dispositions sont claires et simples.

Topographiquement, le sang se forme en arrière de l'ébauche hépatique, dans la région où l'hypoblaste est composé de grosses cellules chargées de réserves deutoplasmiques (fig. 257), et sur une longue étendue jusque près de l'anus. On se souvient qu'en cet endroit le clivage mésoblastique est total et qu'après son achèvement, le feuillet moyen entoure l'hypoblaste d'une couche continue, à trois ou quatre rangs de cellules dans sa partie ventrale, dont les caractères ne diffèrent guère de ceux de l'hypoblaste sus-jacent (fig. 278), et qui sont le siège d'une active prolifération.

Bientôt toute cette portion ventrale se détache des parties latérales du mésoblaste dans lesquelles elle se prolongeait ; celles-ci poursuivant leur crois-

sance, s'insinuent alors progressivement entre elle et l'épiblaste (fig. 279),

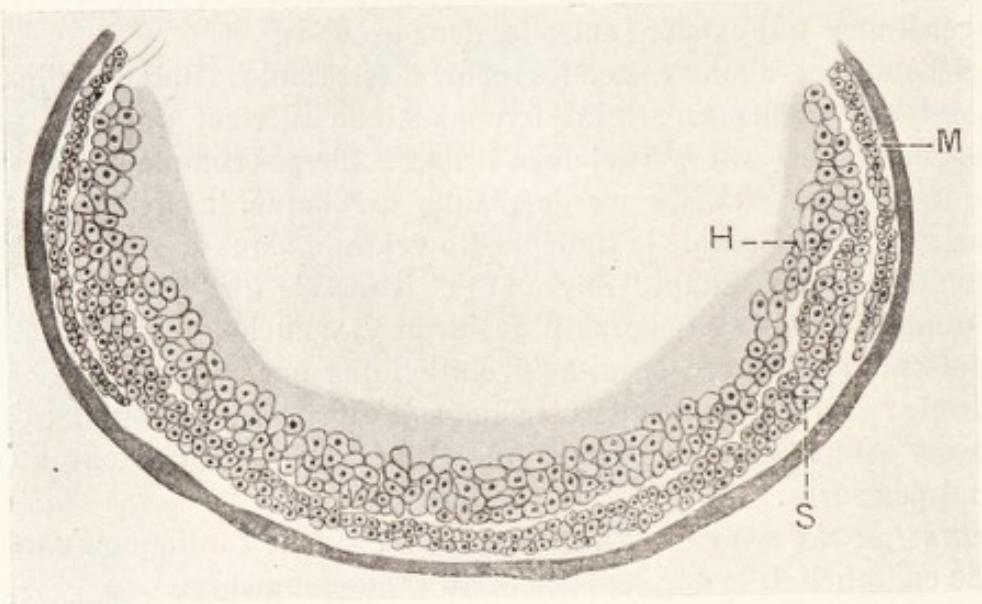


Figure 279. — Embryon de grenouille. Région de l'îlot sanguin. Même légende que figure précédente.

jusqu'à se rejoindre finalement dans le plan médian et reconstituer le manchon mésoblastique continu des stades plus jeunes. La plaque intermédiaire ventrale, maintenant isolée, n'est, ainsi qu'en témoigne la suite du développement, qu'une masse d'érythrocytes jeunes, un vaste îlot sanguin. A son extrémité craniale, elle diminue d'épaisseur et s'effile en deux pointes qui vont à la rencontre des ébauches des veines vitellines.

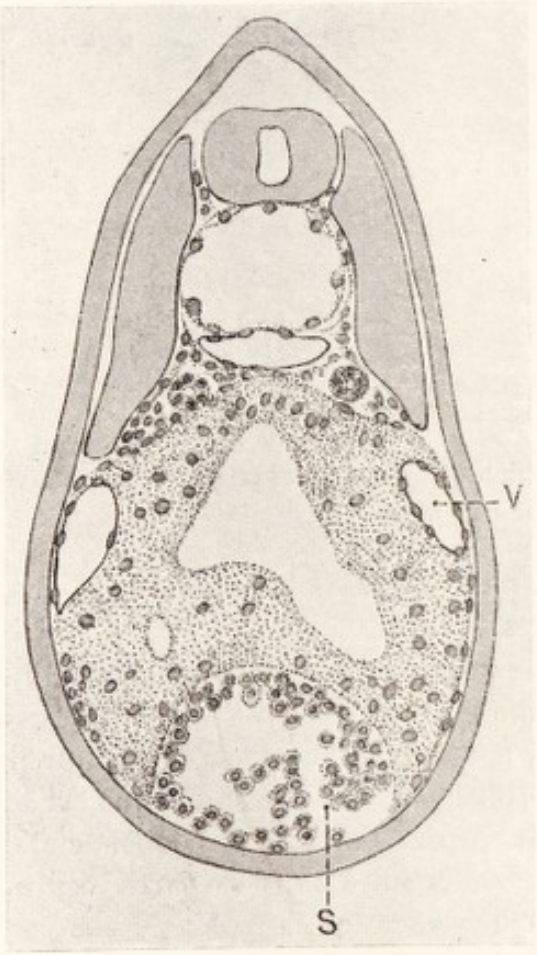


Figure 280. — Embryon d'ammocète. Coupe transversale de la région de l'îlot sanguin (d'après Mollier). *S*, lacune sanguine; *V*, vaisseaux.

Dans toute l'étendue de l'îlot, au fur et à mesure que le développement progresse, les cellules prolifèrent ; des bosselures en soulèvent la face profonde et déprime l'hypoblaste en s'y creusant des logettes anfractueuses. Les coupes microscopiques, à ces stades, sont très difficiles à analyser ; l'interpénétration de l'hypoblaste et de l'îlot est intime et il est fort possible que tous deux participent à l'hématopoïèse (Mollier).

Quoi qu'il en soit, cet aspect est passager : un liquide plasmatique de plus en plus abondant s'infiltre

entre les érythroblastes, les dissocie, et ils finissent par baigner dans de vastes cavités creusées dans la paroi ventrale du tube digestif. L'origine hypoblastique du plasma n'est pas douteuse au simple examen des figures (la figure 280 représente la cavité unique de l'ammocète).

Jusqu'alors, les lacunes sanguines qui ont remplacé l'îlot primitif n'ont pas de revêtement endothélial. La plupart d'entre elles deviendront pourtant des veines dont l'une, plus volumineuse que les autres et occupant le plan médian, la veine sous-intestinale, débouchera dans le cœur par l'intermédiaire des veines vitellines, tandis que les autres seront incorporées au réseau périintestinal et au système des vaisseaux de P. Mayer.

Les cellules endothéliales proviennent très probablement de l'îlot lui-même, dont les cellules les plus superficielles s'aplatissent et se réunissent en une couche continue. Dès ce moment, le sang est formé ainsi que les vaisseaux qui le contiennent, et lorsque ceux-ci se seront mis en continuité avec les veines vitellines, le sang passera dans tout l'appareil circulatoire. Il n'est encore composé que d'érythrocytes chargés de plaquettes deutoplasmiques et sans hémoglobine apparente. Leur transformation en cellules rouges définitives se fera plus tard et son étude sort du cadre que nous nous sommes tracé.

Telle qu'elle vient d'être décrite ou avec de légères variantes, l'hématogénèse se retrouve chez tous les Anoures (Schwink, Marcinowski, Mietens, Mollier), chez les Urodèles (Schwink, Houssay, Mollier, Marcinowski, De Rooy), les Dipneustes (Mollier), et les Cyclostomes (Hatta, Mollier, Keiser). La seule différence, chez ces derniers, est que la plupart des lacunes sanguines creusées dans l'hypoblaste ne possèdent pas de revêtement endothélial et se vident dans les veines voisines où les aspirent les premières contractions cardiaques.

Croissance et extension de l'appareil vasculaire sanguin primaire. — Dans les premières phases de son développement, l'étude de l'appareil vasculaire sanguin est déjà malaisée ; elle l'est bien plus encore dans la suite, quand un mésenchyme plus ou moins abondant comble tous les interstices dans lesquels s'engagent les cellules vasculaires.

Il est très difficile, même sur les objets les plus favorables, de déterminer d'où viennent l'aorte dorsale, les veines cardinales et leurs branches collatérales ; tous les auteurs, dans ce chapitre de l'embryologie, ont émis des opinions plutôt que formulé des conclusions certaines.

Il semble cependant, quand on étudie soigneusement l'extension de l'appareil vasculaire chez les Amphibiens, que cette extension se fasse de proche en proche, à partir du cœur, des veines vitellines et des veines sous-intestinales. Leurs endothéliums prolifèrent, bourgeonnent et envoient des traînées de cellules amiboïdes qui se répandent dans des espaces souvent creusés d'avance, pour ébaucher la charpente des troncs vasculaires définitifs. Les cellules nées de l'extrémité antérieure du cœur notamment, forment d'abord une aorte ventrale, d'où bourgeonnent des artères branchiales ; celles-ci traversent les arcs viscéraux et se rassemblent sous la chorde pour

de ce dernier feuillet (C. K. Hoffmann) n'a plus guère de défenseurs aujourd'hui.

Quant aux autres vaisseaux du corps de l'embryon : aortes, vaisseaux branchiaux, veines cardinales, veines du pronephros et vaisseaux de Paul Mayer, ils sont représentés, dès leur apparition, par des traînées de cellules vasculaires, cheminant dans des espaces creusés entre l'hypoblaste et le feuillet moyen (fig. 282). Les mêmes controverses que chez les Amphibiens existent au sujet de leur origine ; nous ne les répéterons pas.

Développement du sang et des vaisseaux extraembryonnaires. — Abondamment étudié déjà par de nombreux auteurs (Rückert, Swaen, H. E. Ziegler, C. K. Hoffmann, His, O. Vander Stricht, Emmert, etc.), ce développement est très précoce et se manifeste dès le début de la segmentation du corps de l'embryon. Topographiquement, ses premiers vestiges siègent non loin du bord d'enveloppement et tout d'abord dans la partie antiembryonnaire de ce bord, pour s'étendre bientôt, de là, jusqu'à l'origine des lobes caudaux (fig. 283). Les îlots sanguins se reconnaissent, à l'examen extérieur, comme des taches plus sombres, discrètes d'abord, confluentes ensuite, de dimensions assez variables et irrégulièrement disposées.

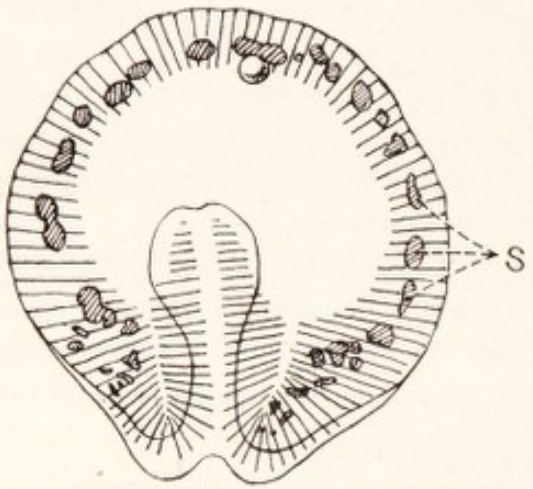


Figure 283. — Disque germinatif de Torpedo (d'après Rückert). Répartition des îlots sanguins *S*.

On sait qu'une des conséquences de l'enveloppement, chez les Sélaciens, est d'appliquer sur toute la surface du deutoplasme, une couche d'entoblaste qui se clive ensuite en mésoblaste et en hypoblaste. Or, la toute première ébauche des îlots sanguins s'observe avant même que ce clivage ne se soit produit ; on trouve, à ces stades très jeunes, dans les couches moyennes de l'entoblaste, des amas de cellules plus serrées les unes contre les autres (Rückert) ; ces amas, quand le mésoblaste et l'hypoblaste se séparent, sont tous et tout entiers incorporés dans le feuillet moyen (fig. 284), où ils poursuivront le cours de leur évolution.

Dans ces conditions, la question de leur origine est en somme une affaire de mots ; ceux qui, comme Ruffini par exemple, considèrent que le mésoblaste existe déjà réellement dans l'entoblaste, en qualité de feuillet, diront que les premiers îlots sont mésoblastiques ; ceux qui n'admettent pas une détermination aussi précoce des feuillets en feront un dérivé entoblastique, au même titre que le feuillet moyen.

En tout cas, quand, après ce stade précoce, de nouveaux îlots se constituent, c'est dans le mésoblaste qu'ils le font (O. Vander Stricht et d'autres) ; toutefois, à certains stades on observe, à leur contact, des proliférations

localisées de l'hypoblaste dont les éléments s'ajouteraient à eux pour les compléter (Rückert) (fig. 284).

Dans la suite du développement, les îlots augmentent de volume, soulèvent à la fois le mésoblaste et l'hypoblaste sous-jacent, dans lequel des logettes se creusent ; elles sont dues problablement à l'exsudation d'un liquide plasmatique plus abondant (fig. 285), dans lequel finissent par

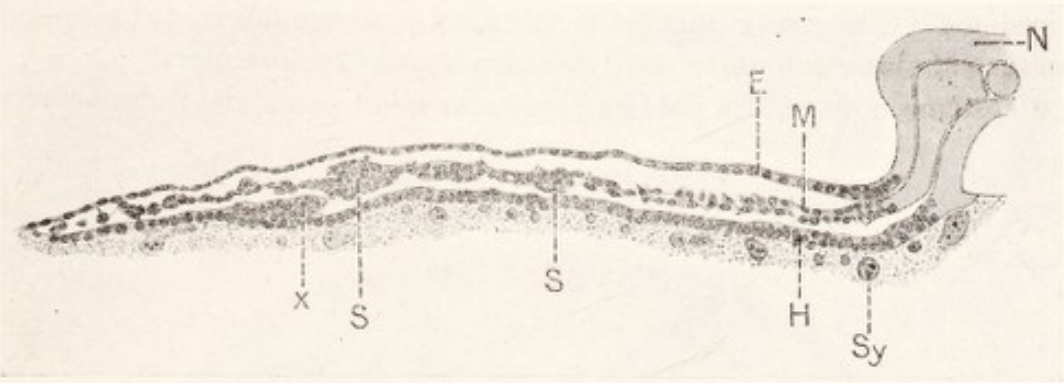


Figure 284. — Coupe transversale d'embryon de Torpedo au stade de la fig. 283 (d'après Rückert). *E*, épiblaste ; *H*, hypoblaste ; *M*, mésoblaste ; *N*, tube médullaire ; *S*, îlots sanguins ; *Sy*, syncytium ; *x*, bourgeon hypoblastique sanguin.

baigner les cellules sanguines futures. Dès lors, elles prennent vraiment l'aspect d'érythrocytes : elles s'arrondissent et bientôt la présence d'hémoglobine leur donne une teinte jaune ; leur prolifération par mitose est très active. Enfin un revêtement endothélial entoure la lacune dans laquelle elles sont contenues et l'îlot devient un véritable vaisseau sanguin.

Là ne se borne pas la vasculogénèse dans l'aire vasculaire des Sélaciens.

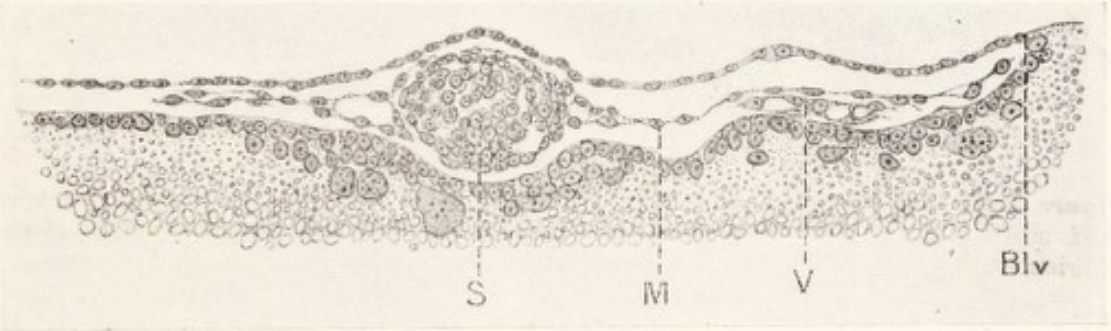


Figure 285. — Coupe d'aire vasculaire de Torpille (d'après Rückert). *Blv*, bord d'enveloppement ; *M*, mésoblaste ; *S*, îlot sanguin ; *V*, vaisseau.

Outre des îlots sanguins et des érythrocytes, il s'y forme aussi de nombreuses cellules endothéliales qui s'ordonneront autour de lacunes uniquement remplies de plasma. Elles apparaissent dans le mésoblaste, par groupes isolés, au voisinage plus ou moins proche des îlots dont elles se distinguent par leur taille beaucoup plus réduite (fig. 285), mais elles ne forment jamais que des vaisseaux vides d'érythrocytes.

Ces divers processus se poursuivent tant que dure l'enveloppement de la

masse deutoplasmique ; la quantité de sang et de vaisseaux ainsi formée est donc considérable. En même temps, îlots et vaisseaux plasmatiques confluent et se confondent en un réseau que délimite partout un endothélium et dans lequel plasma et érythrocytes sont intimement mélangés. Ce réseau vasculaire extraembryonnaire, une fois constitué, est disposé de la façon suivante (fig. 286) : à la périphérie de l'aire, c'est-à-dire le long du bord d'enveloppement, court un large vaisseau ou sinus marginal ; il en part, vers le dedans, un système de vaisseaux plus petits, ramifiés et anastomosés, qui aboutissent à un second sinus annulaire, interne et inscrit dans le premier.

Ce système, grâce à des pointes d'accroissement peu à peu transformées en

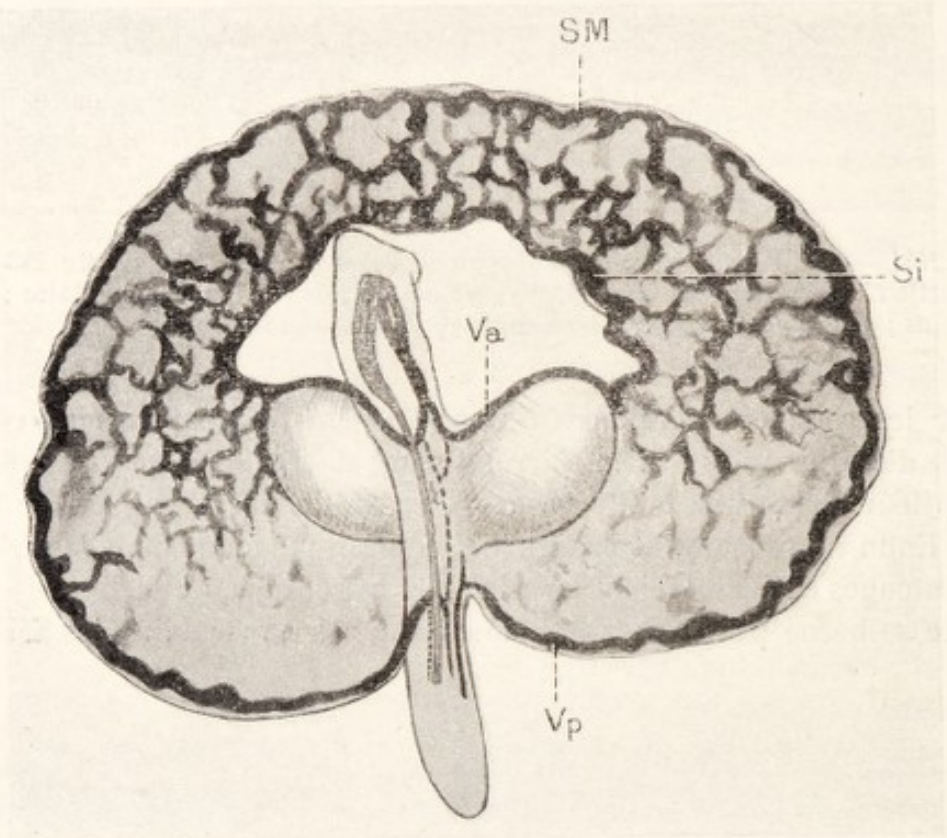


Figure 286. — Embryon de Torpedo. Circulation extraembryonnaire (d'après Rückert). *Si*, sinus interne ; *Sm*, sinus marginal ; *Va*, *Vp*, veines vitellines antérieures et postérieures.

larges vaisseaux, s'unit en deux points à l'appareil vasculaire intraembryonnaire : *a*) au pourtour postérieur du pédicule ombilical, où le sinus marginal s'ouvre dans la veine sous-intestinale et aboutit, par elle, à l'extrémité veineuse du cœur ; *b*) à son pourtour antérieur où le sinus interne, par l'intermédiaire de deux veines vitellines antérieures, s'unit lui aussi au tronc commun de la veine sous-intestinale et des veines vitellines postérieures. A ce moment, les vaisseaux extraembryonnaires sont donc tous veineux et le réseau intermédiaire est un vrai système porte (Rückert), mais plus tard il n'en est plus ainsi ; des branches de l'aorte, nées au niveau du pronéphros (artères segmentaires du pronéphros) confluent dans la racine du mésentère en une grosse artère vitelline ou omphalo-mésentérique qui, passant dans le

pédicule ombilical, à droite du plan médian, vient s'anastomoser à plein canal avec la veine vitelline antérieure, droite d'abord, gauche ensuite ; le segment anastomotique entre ces veines et la portion veineuse du cœur s'atrophie et elles deviennent ainsi, physiologiquement, des artères. Dès lors, dans le réseau extraembryonnaire définitivement établi, le sinus interne est artériel, tandis que le sinus marginal reste veineux. Les complications qu'il subira dans la suite ont un intérêt trop spécial pour que nous nous y arrêtions.

TÉLÉOSTÉENS

La vasculogénèse et l'hématogénèse y ont aussi fait l'objet d'un nombre important de travaux et les détails les plus caractéristiques sont connus

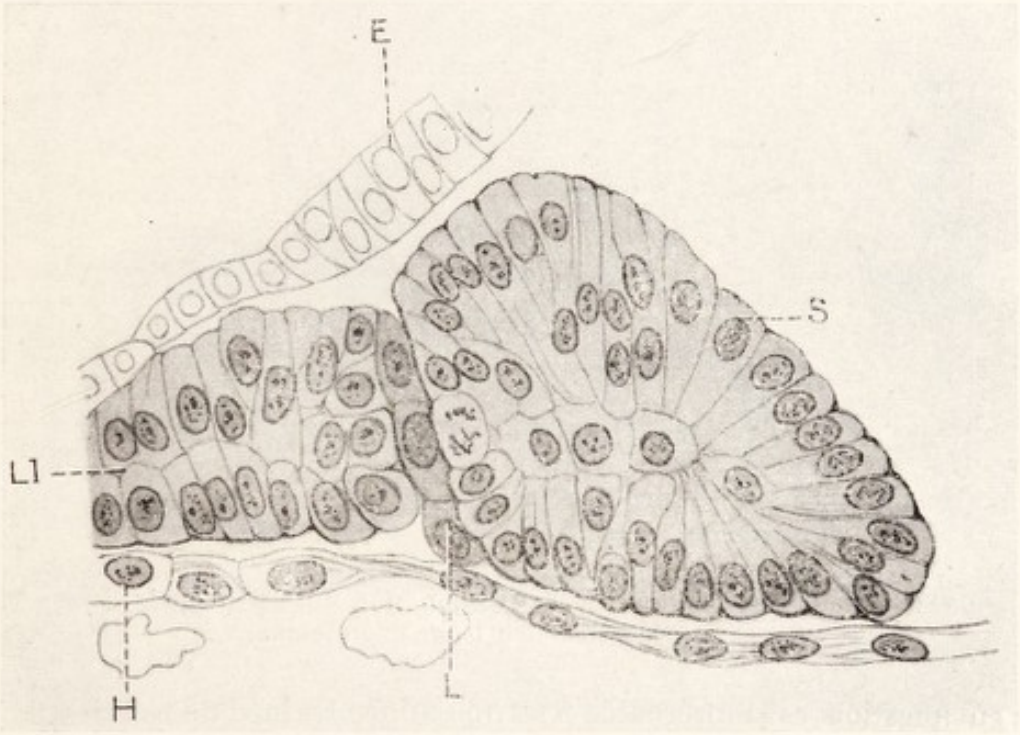


Figure 287. — Embryon de Truite. Coupe transversale dans la région des premiers somites (d'après Swaen et Brachet). *E*, épiblaste ; *H*, hypoblaste ; *L*, lame vasculaire ; *Ll*, larve latérale ; *S*, somite.

depuis longtemps (Oellacher, His, Henneguy, Wenkebach, Ziegler, Felix, Swaen et Brachet, Sobotta, Marcus, Gregory, Stockard, Reagan). Ainsi que nous l'avons déjà signalé dans la partie générale de ce chapitre, les Téléostéens diffèrent de tous les autres Vertébrés par la localisation, dans la région dorsale du corps de l'embryon, de ce qui représente chez eux les îlots sanguins.

Développement du cœur et des vaisseaux dans la région céphalique de l'embryon. — Ce développement se fait très exactement de la même façon chez tous les Téléostéens examinés ; il commence chez la truite sur des embryons possédant cinq à sept somites et s'étend, topographiquement, de

l'acromérite jusqu'aux environs du deuxième ou du troisième somite ; de l'accord unanime des auteurs qui les ont le mieux étudiées, toutes les cellules vasculaires qui naissent en cette région sont exclusivement et indiscutablement d'origine mésoblastique. Mais le feuillet moyen n'est susceptible de les produire que dans une portion bien déterminée, dans une *zone vasculaire*, que nous retrouverons dans le tronc où elle est d'ailleurs beaucoup plus étendue.

La zone vasculaire, mince et étroite, est comprise entre le scléro-myotome en dedans et la plaque latérale en dehors (fig. 287) ; elle occupe donc, partiellement tout au moins, la place de la portion la plus interne de la pièce intermédiaire qui, chez tous les Téléostéens, n'est segmentée à aucun stade.

Au niveau des premiers somites, qui siègeront plus tard dans la nuque, la

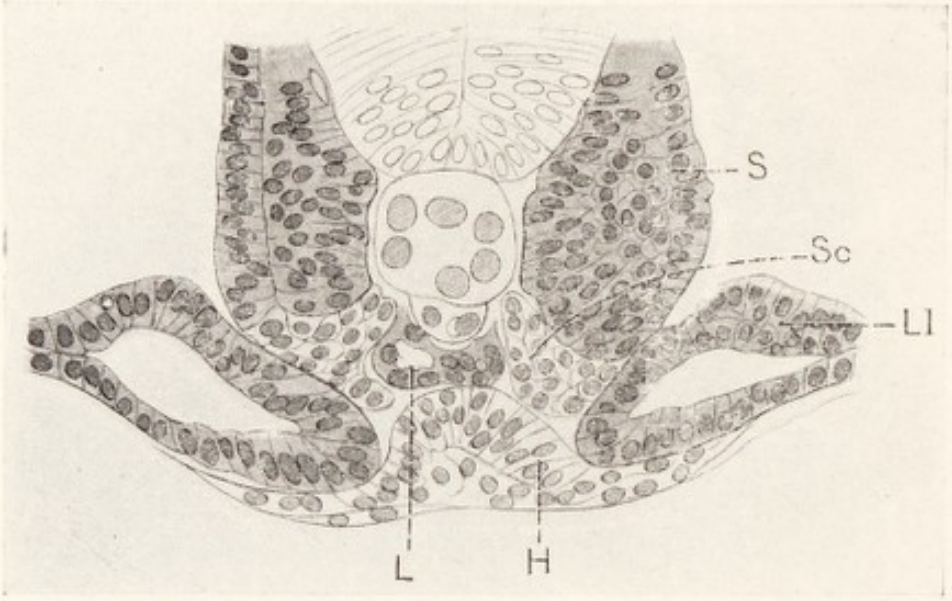


Figure 288. — Embryon de truite. Même région que fig. 287 (d'après Swaen et Brachet). Même légende ; *Sc*, sclérotome.

zone en question est représentée par une mince traînée de cellules, la lame vasculaire (fig. 287) (Swaen et Brachet), qui s'isole peu à peu, puis se déplace en glissant sous le scléro-myotome et gagne ainsi la ligne médiane, où les lames droite et gauche s'unissent et se confondent entre la chorde et l'hypochorde en haut, l'hypoblaste du tube digestif en bas (fig. 288). Le mésenchyme sclérotomial longe ses faces latérales. Dans la suite, cet amas médian se creusera de cavités irrégulières qui confluеront en un vaisseau unique, l'aorte dorsale, délimité par une rangée régulière de cellules plates, mais qui ne contient que du plasma.

Plus en avant, dans la tête proprement dite, où le mésoblaste ne se segmente pas ou ne le fait que de façon rudimentaire et éphémère, la portion somitique de ce feuillet, c'est-à-dire la partie dorsale, en rapport avec le système nerveux et la chorde, continue à s'unir aux lames latérales (futurs arcs branchiaux) par l'intermédiaire de lames vasculaires (fig. 289). Mais là l'hypoblaste, largement étalé et tôt reployé en une couche dorsale et une ventrale

(fig. 290) s'évagine en haut et en dehors pour s'accoler à l'épiblaste et for-

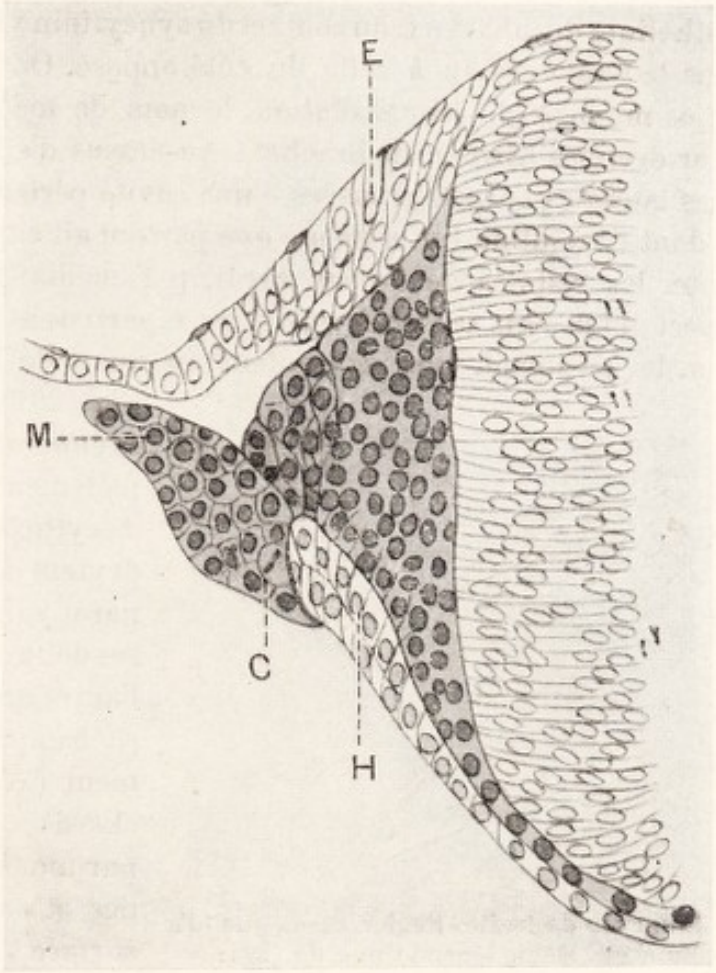


Figure 289. — Embryon de truite. Région cardiaque (d'après Swaen et Brachet). *E*, *H*, *M*, comme précédemment ; *C*, ébauche cardiaque.

mer la première poche viscérale hypoblastique. Cette invagination s'insinue

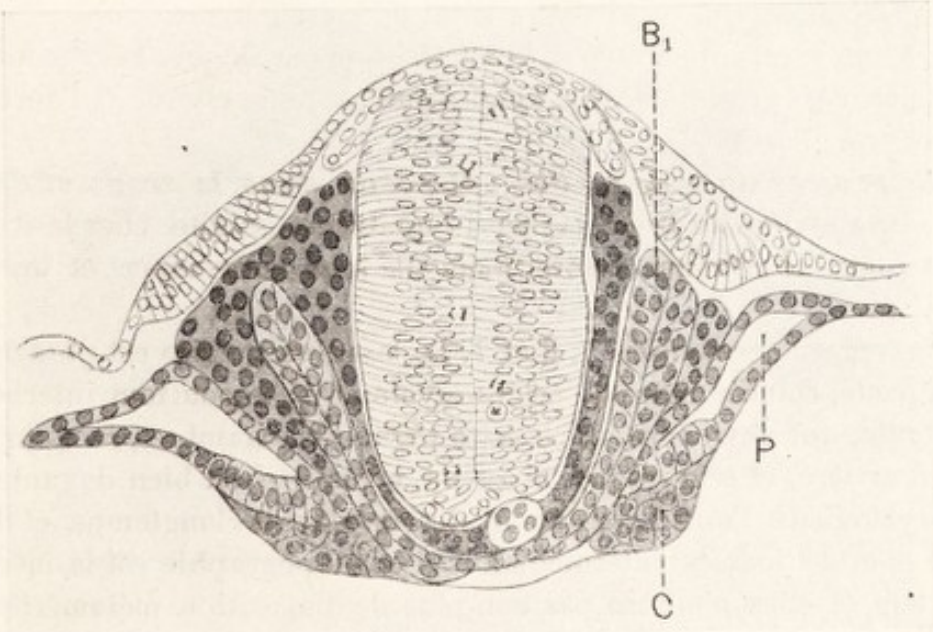


Figure 290. — Embryon de truite. Région cardiaque (d'après Swaen et Brachet). B_1 poche hyomandibulaire ; *C*, ébauche cardiaque ; *P*, cavité péricardique.

entre la masse somitique et la lame vasculaire ; celle-ci perdant alors sa continuité avec le reste du feuillet moyen, s'engage, avec la lame latérale qui la suit, sous l'épithélium du pharynx, au contact du syncytium vitellin (fig. 290), puis s'unit dans le plan médian à celle du côté opposé. On a donné à ces lames unies, à ce moment de leur évolution, le nom de masses cardiaques, qui indique leur destinée (Swaen et Brachet). Au-dessus d'elles et sur leurs côtés, les lames latérales se sont creusées d'une cavité péricardique de plus en plus vaste, dont l'évolution est la même que partout ailleurs.

Dans la suite, les cellules de l'amas cardiaque médian se disloquent, prennent l'aspect d'un vrai mésenchyme et se répartissent en deux groupes : dans l'un, le principal, elles s'orientent en un endothelium continu (fig. 291) délimitant une cavité endocardique complètement dépourvue d'érythrocytes ; le cœur devient ainsi un tube à paroi mince, bifurqué à ses deux extrémités ; dans l'autre groupe les cellules se comportent différemment (Wenkebach, Stockard) ; elles émigrent par mouvements amiboïdes et se dispersent à la surface du syncytium vitellin pour y constituer les ébauches primaires des endotheliums vasculaires extraembryonnaires. Ceux-ci restent en continuité avec le cœur à son extrémité caudale. Pourtant, toutes ces cellules migratrices ne sont pas vasculaires ; il en est de simplement pigmentées qui persistent à l'état de mésenchyme.

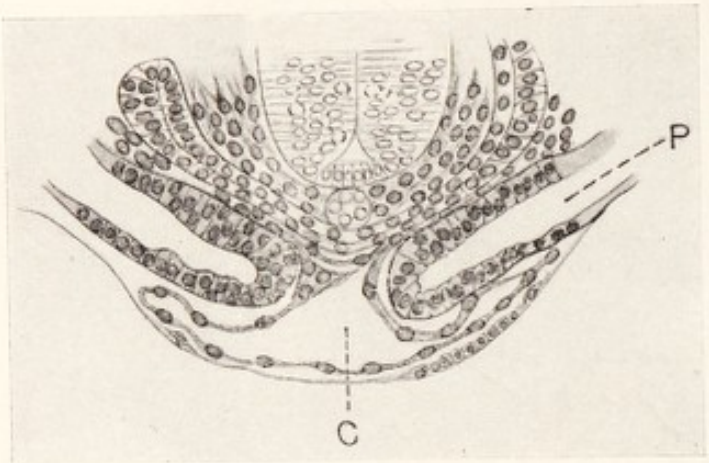


Figure 291. — Embryon de truite. Région cardiaque (d'après Swaen et Brachet). Même légende que fig. 290.

Enfin, à son extrémité craniale, l'endothélium cardiaque, bourgeonnant le long des premiers arcs viscéraux, vient s'unir, sous la chorde, à l'aorte issue des lames vasculaires.

Développement du sang et des vaisseaux dans le tronc et dans la queue. — En arrière du troisième ou du quatrième somite, chez la truite, la lame vasculaire se retrouve encore, mais elle a un autre aspect et une autre destinée.

Déjà en regard des somites 5, 6 et 7, la lame vasculaire est plus épaisse, plus compacte, coincée entre le scléro-myotome et le pourtour interne de la lame latérale, qui deviendra, dans cette région, la chambre pronéphritique.

Plus en arrière, et cela jusqu'à la queue, elle s'épaissit bien davantage ; là les embryologistes l'ont reconnue et décrite depuis longtemps et lui ont donné le nom de masses intermédiaires. Leur topographie est la même que dans la tête et elles n'offrent pas non plus de disposition métamérique. En coupe transversale, (fig. 292), chacune d'elles est une masse triangulaire de cellules serrées les unes contre les autres, fréquemment en mitose, dont la

base repose sur le syncytium vitellin. Ainsi composées, elles s'étendent sans discontinuité dans le tronc tout entier, jusqu'à la racine de la queue.

Leur évolution ultérieure est calquée sur celle des lames vasculaires de la

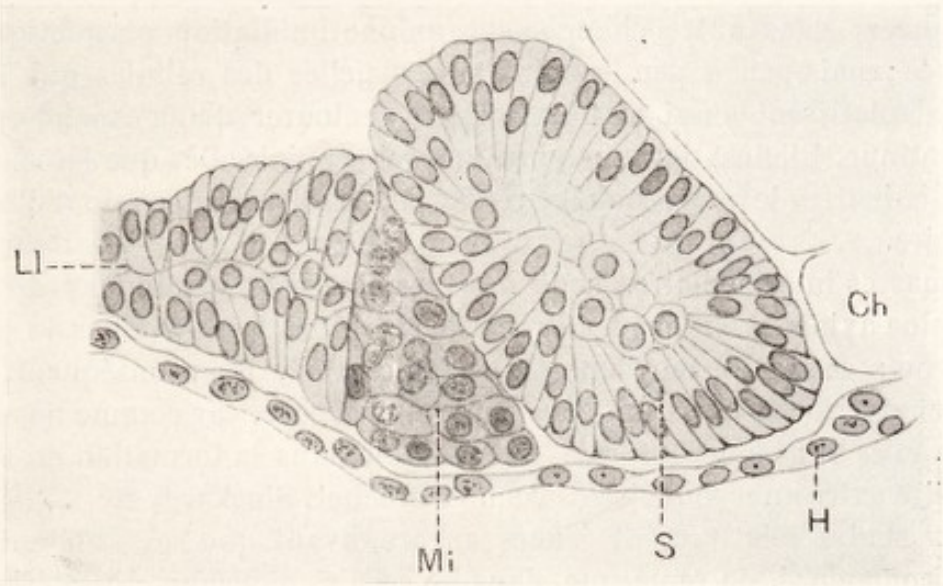


Figure 292. — Embryon de truite. Région du tronc (d'après Swaen et Brachet). *Ch*, chorde ; *H*, hypoblaste ; *Ll*, lame latérale ; *Mi*, masse intermédiaire ; *S*, somite.

tête ; successivement, dans le sens cranio-caudal, elles se déplacent, glissent de dehors en dedans (fig. 293) et celles de droite et de gauche se fusionnent dans le plan médian en un cordon cylindrique axial, épais et compact (Voir

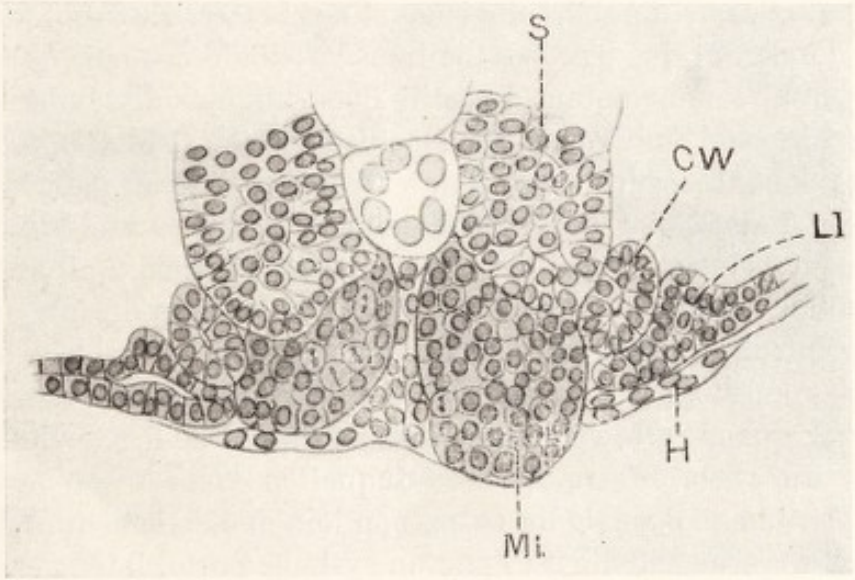


Figure 293. — Embryon de truite. Région du tronc (d'après Swaen et Brachet). Même légende que figure 292 ; *CW*, canal de Wolff.

fig. 484). Les sclérotomes, à ce stade, n'ont encore guère formé de mésenchyme.

Dans le cordon axial, des différenciations ne tardent pas à se produire. Un peu de liquide plasmatique en dissocie les cellules, qui s'arrondissent et

prennent les caractères d'érythrocytes primaires ; avant cela déjà, on a vu les plus dorsales d'entre elles se ranger en un endothélium circonscrivant une cavité libre ou contenant quelques rares érythrocytes ; le vaisseau ainsi formé est l'aorte troncale (voir fig. 486). Sous elle, la masse axiale persiste quelque temps encore, sans autre changement qu'une imbibition plasmatique plus accentuée ; mais peu à peu les plus superficielles des cellules qui la composent s'aplatissent aussi et finissent par l'entourer d'une couche endothéliale continue. Elle est devenue ainsi une veine axiale. Dès que le cœur commence à battre, le sang qu'elle renferme se répand dans tout l'appareil vasculaire.

Les masses intermédiaires sont donc les ébauches communes de l'aorte, de la veine axiale et de tous les érythrocytes qui se forment dans le corps de l'embryon ; sa partie moyenne et ventrale n'est, par conséquent, qu'un long îlot sanguin. En réalité, elles sont plus encore, car comme nous allons le voir, elles vont jouer un rôle considérable dans la formation du système vasculaire extraembryonnaire (Swaen et Brachet, Stockard, etc.).

A des stades relativement jeunes encore, avant que ses différenciations n'aient commencé, on remarque, dans les parties moyenne et postérieure du tronc, que des cellules des masses intermédiaires, isolées ou groupées, émigrent et sortent du corps de l'embryon, quelquefois en perforant la lame hypoblastique sur laquelle elles reposent (fig. 293). Elles se répandent, en proliférant activement, à la surface du syncytium sur toute l'étendue du sac vitellin et rencontrent là les cellules vasculaires venues de l'ébauche cardiaque. Ensemble elles s'accumulent, de préférence dans un système de lacunes qui déprime la surface syncytiale et sont dues à une exsudation de liquide hors du deutoplasme. Là, elles deviennent des centres de prolifération dont les uns ne donneront que des endotheliums vasculaires, tandis que les autres se comporteront comme autant de petits îlots sanguins disséminés.

Les dispositions définitives du système vasculaire extra-embryonnaire des Téléostéens sont très variables selon les espèces et leur description serait fastidieuse. Le seul point digne d'être signalé est que tout ce système est exclusivement veineux. La veine caudale sous-aortique, qui procède sans doute, comme l'aorte elle-même, des lames vasculaires de la queue, après avoir formé un anneau périanal se prolonge en une veine sous-intestinale, unie par des anastomoses transversales à la veine axiale (veine cardinale postérieure) ; quand cette veine sous-intestinale aborde le sac vitellin elle s'y répand en un vaste réseau, au-delà duquel la veine se reconstitue pour aboutir à l'extrémité caudale du cœur, non loin de l'embouchure des canaux de Cuvier. Le réseau vitellin est donc un système porte, intercalé sur le trajet de la veine sous-intestinale ; il reste à titre définitif ce qu'il n'est que de façon primaire et transitoire chez les Sélaciens.

Dans l'introduction de ce chapitre, nous avons déjà noté que chez les Poissons dont les œufs sont planktoniques, il ne se forme pas d'éléments figurés du sang avant l'éclosion, bien que l'appareil vasculaire soit complètement édifié et que le cœur batte régulièrement. Dans toutes celles de ces formes qui ont

été étudiées, le développement est exactement le même que chez les Salmonides, sauf que les masses intermédiaires, infiniment plus petites, ne sont en réalité que des lames vasculaires dépourvues d'érythrocytes (Swaen et Brachet). On ignore encore où se fait l'hématopoïèse dans ces formes ; peut-être est-ce aux dépens des endotheliums veineux, mais ce n'est là qu'une conjecture.

On a souvent tenté d'expliquer les particularités uniques du développement de l'appareil vasculaire sanguin des Téléostéens. Aucune de ces tentatives n'a donné de résultats satisfaisants et nous ne nous y arrêterons pas ; dans l'impuissance où la morphologie se trouve à ce point de vue, on doit laisser la parole à la physiologie.

AMNIOTES

Ils possèdent aussi un appareil vasculaire extraembryonnaire, qui se met en continuité avec le cœur et les vaisseaux formés dans l'embryon. Comme



Figure 294. — Embryon de chien. Coupe transversale (d'après Bonnet). *E, H, M,* épiblaste, hypoblaste, mésoblaste ; *V,* cellules vasculaires.

chez les Sélaciens, les futures cellules rouges prennent naissance dans les îlots sanguins de l'aire vasculaire et ne passent que secondairement dans la circulation générale, quand les connexions nécessaires se sont établies et que le cœur a commencé à battre.

Ce serait allonger inutilement ce chapitre que de décrire séparément la vasculogénèse dans les trois groupes d'Amniotes ; les faits importants sont identiques partout et eux seuls nous occuperont ici.

C'est sur des embryons possédant de deux à cinq somites, que les premières cellules vasculaires deviennent reconnaissables dans le corps de l'embryon. A ce stade, celui-ci est encore étalé en lame ; les plis limitants s'indiquent à peine (Reptiles) ou même n'existent pas encore (Oiseaux, Mammifères). On les trouve dans la zone céphalique, en avant du premier somite formé ; plus tard leur différenciation se poursuit d'avant en arrière.

Les cellules vasculaires apparaissent dans des fentes résultant de l'écartement du feuillet splanchnique du mésoblaste et de l'hypoblaste sur lequel il était appliqué. Presque tous les auteurs récents (A. Weber, Mollier, H. von W. Schulte, Parker, Sabin) leur assignent une origine mésoblastique exclusive. Le feuillet splanchnique est constitué de cellules cylindriques et il sem-

ble que certaines d'entre elles se détachent pour venir s'étaler sur l'hypoblaste (fig. 294). Evidemment, il est difficile, dans ces conditions, d'affirmer formellement la non-participation de ce dernier feuillet, mais elle est peu probable.

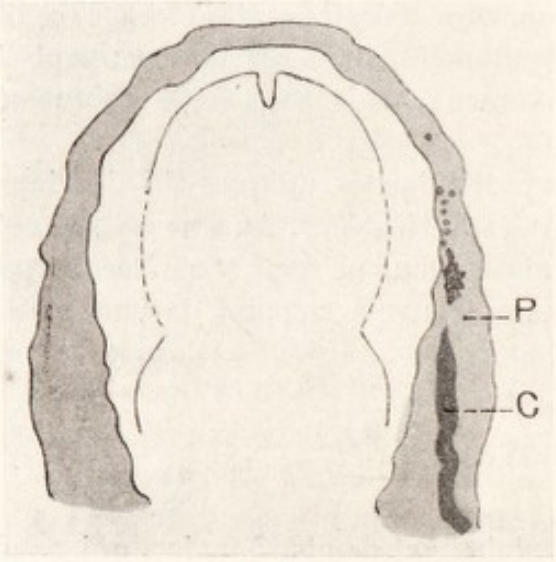


Figure 295. — Ebauche du cœur (*C*) et du péricarde (*P*) chez un embryon de Dasyurus viverrinus (d'après K. Parker).

Ainsi prennent naissance dans la région de la tête, deux traînées, droite et gauche, de cellules endothéliales discontinues et qui courent parallèlement l'une à l'autre (fig. 295) jusque près du pourtour antérieur de l'embryon. Leur nombre est faible en avant et en arrière, plus grand dans la partie moyenne, qui deviendra le cœur.

L'ébauche cardiaque prend bientôt des caractères propres ; le cœlome se creuse d'une vaste cavité péricardique ; le feuillet splanchnique du mésoblaste et l'hypoblaste se décollent largement, laissant entre eux un espace de plus en plus vaste (fig. 296), dans lequel s'accumulent les cellules vasculaires, fusiformes et étoilées d'abord, rangées en endothelium ensuite. Sur les côtés, dans chaque cavité péricardique, le tube cardiaque, refoulant devant lui le mésoblaste qui le revêt, fait une volumineuse saillie (fig. 297). Tous ces détails, y compris la parité primaire du cœur, sont connus depuis longtemps et ne sont plus en discussion (Kölliker, His, C. Rabl, Bonnet, etc.).

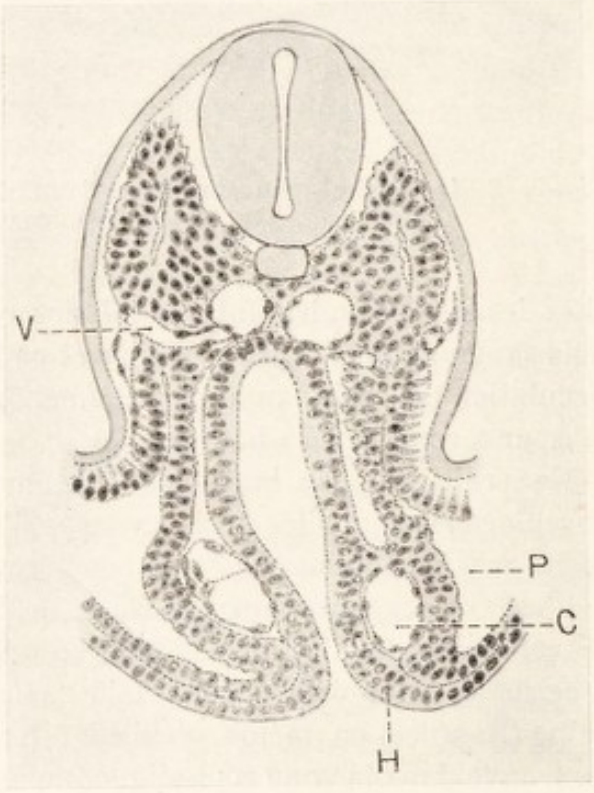


Figure 296. — Embryon d'Anguis. Coupe transversale de la région cardiaque (d'après Mollier). *C*, cœur ; *H*, hypoblaste ; *P*, cavités péricardiques ; *V*, vaisseaux cardinoaortiques.

Toutefois la cavité que nous venons d'appeler péricardique mérite d'être décrite plus longuement, afin que soit compréhensible son développement ultérieur. En réalité, elle contiendra, chez les Amniotes, à la fois les poumons et le cœur : elle est donc pleuro-péricardique. Aux jeunes stades qui nous occupent, on lui donne plus

généralement le nom de cavité pariétale (His). Dans son ensemble, elle a l'aspect d'un fer à cheval dont les branches, dirigées en arrière, se rejoignent

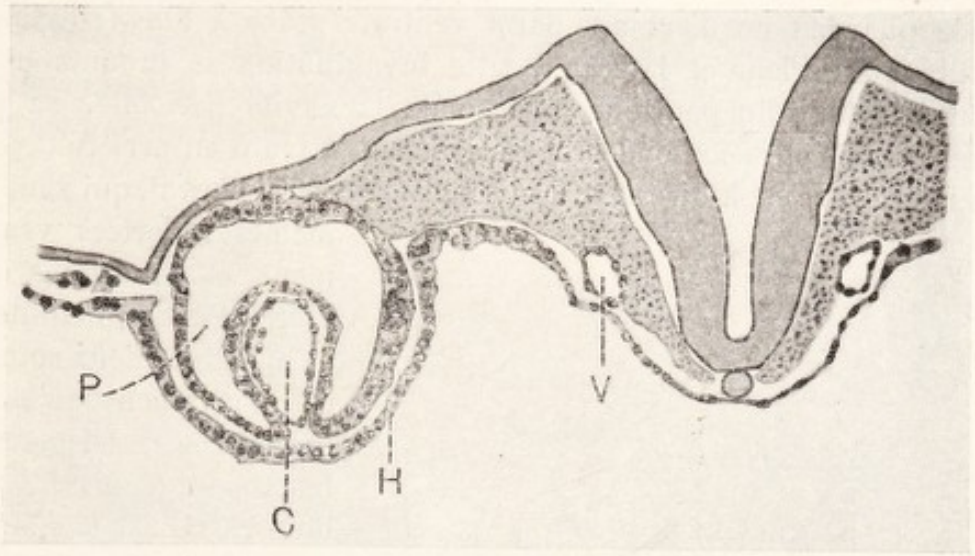


Figure 297. — Embryon de Perameles nasuta (d'après K. Parker). *C*, cœur ; *H*, hypoblaste ; *P*, péricarde ; *V*, vaisseaux cardino-aortiques.

vers l'avant en contournant l'extrémité antérieure de l'embryon (fig. 295). Elle est fermée en dehors par l'union des deux feuillets qui la délimitent et

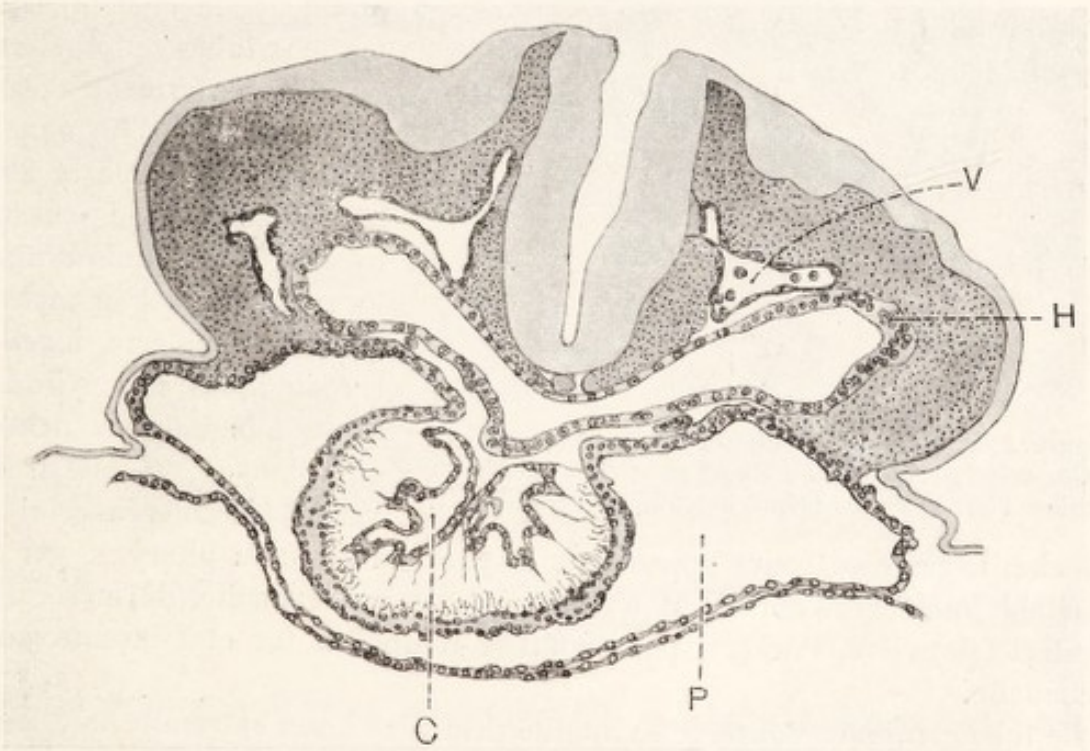


Figure 298. — Embryon de Perameles nasuta (d'après K. Parker). Même légende que fig. 297.

est parfaitement séparée du cœlome extraembryonnaire (His, Ravn, et parmi les auteurs plus récents, Rouvière, Parker, Schulte). C'est le long des bran-

ches du fer à cheval que se répandent les cellules vasculaires et que se soulèvent les saillies cardiaques.

Quand l'extrémité antérieure de l'embryon prend sa forme définitive et quand le pharynx acquiert une paroi ventrale grâce à l'invagination des plis limitant antérieur et latéraux, cette invagination se produit précisément tout le long du pourtour externe de la cavité pariétale. Sa partie antérieure recule et se confond progressivement d'avant en arrière avec les parties latérales, c'est-à-dire avec les branches du fer à cheval, qui sont elles-mêmes reportées ventralement et en-dedans (Rouvière, Parker, Schulte). On ne pourrait mieux comparer ce mouvement qu'à celui qui amène la fermeture du blastopore chez les Amphibiens. Grâce à lui, la paroi ventrale du tube digestif se constitue ; sous elle les deux saillies cardiaques se confondent en une seule, proéminant dans une cavité péricardique devenue elle-même unique, en même temps que les deux tubes endothéliaux qu'elles renferment s'accolent, puis se fusionnent (Comparer fig. 296 et 299, 297 et 298). Au-dessus du tube cardiaque unique ainsi formé, le feuillet splanchnique du mésoblaste, à cellules cubiques ou cylindriques, s'insinue de dehors en dedans et, celui de droite venant s'accoler à celui de gauche, le cœur se trouve appendu à la paroi ventrale du pharynx par un véritable mésocarde dorsal. Il n'existe jamais, en revanche, de mésocarde ventral (Rouvière, Parker), parce qu'il se rompt au fur et à mesure qu'il s'ébauche.

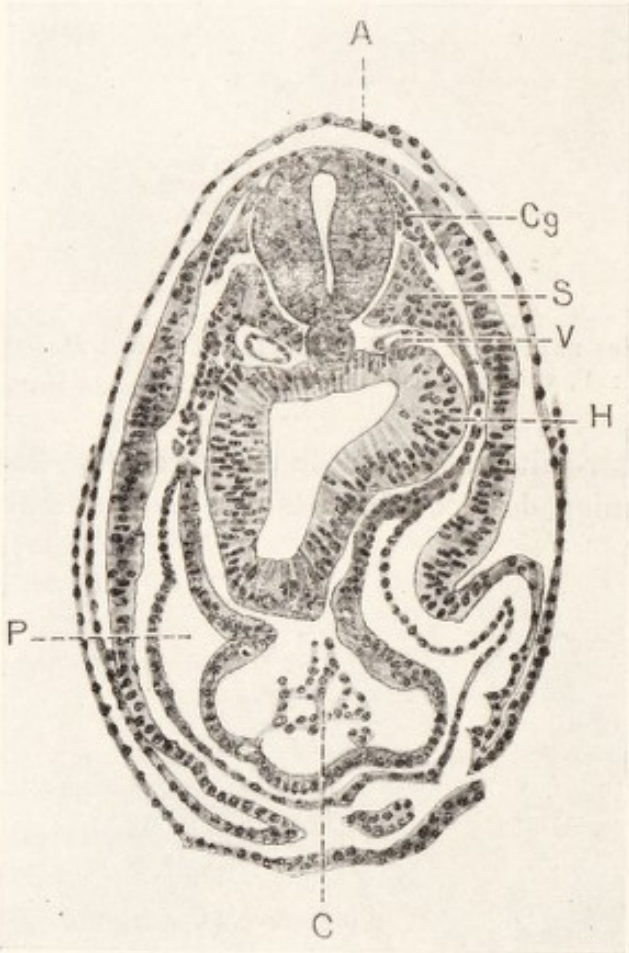


Figure 299. — Embryon de Chrysemys. *A*, amnios ; *Cg*, crête ganglionnaire du vague ; *S*, premier somite. Pour le reste, même légende que fig. 297.

Le tube cardiaque conserve sa dualité primitive à son extrémité antérieure et deviendra là les aortes ventrales, d'où partiront les arcs aortiques. A son extrémité caudale il se bifurque aussi et se continue dans des traînées vasculaires, qui se poursuivent jusqu'au niveau de l'ombilic et serviront à établir l'union du cœur veineux avec la circulation extraembryonnaire.

Les cellules vasculaires que nous venons de décrire sont peut-être les seules qui se créent sur place dans le corps de l'embryon. Il est probable que

les vaisseaux branchiaux, les aortes dorsales, les veines cardinales et leurs collatérales, les vaisseaux intestinaux, ont pour origine la multiplication des cellules primaires et leur émigration vers d'autres territoires. Pareille interprétation semble bien justifiée par la figure 299, où les aortes dorsales existent avant tout mésenchyme. Nous nous hâtons d'ajouter qu'elle n'est pas unanimement admise et certains auteurs récents estiment que si la région cardiaque est une source importante des cellules endothéliales, elle n'est pas la

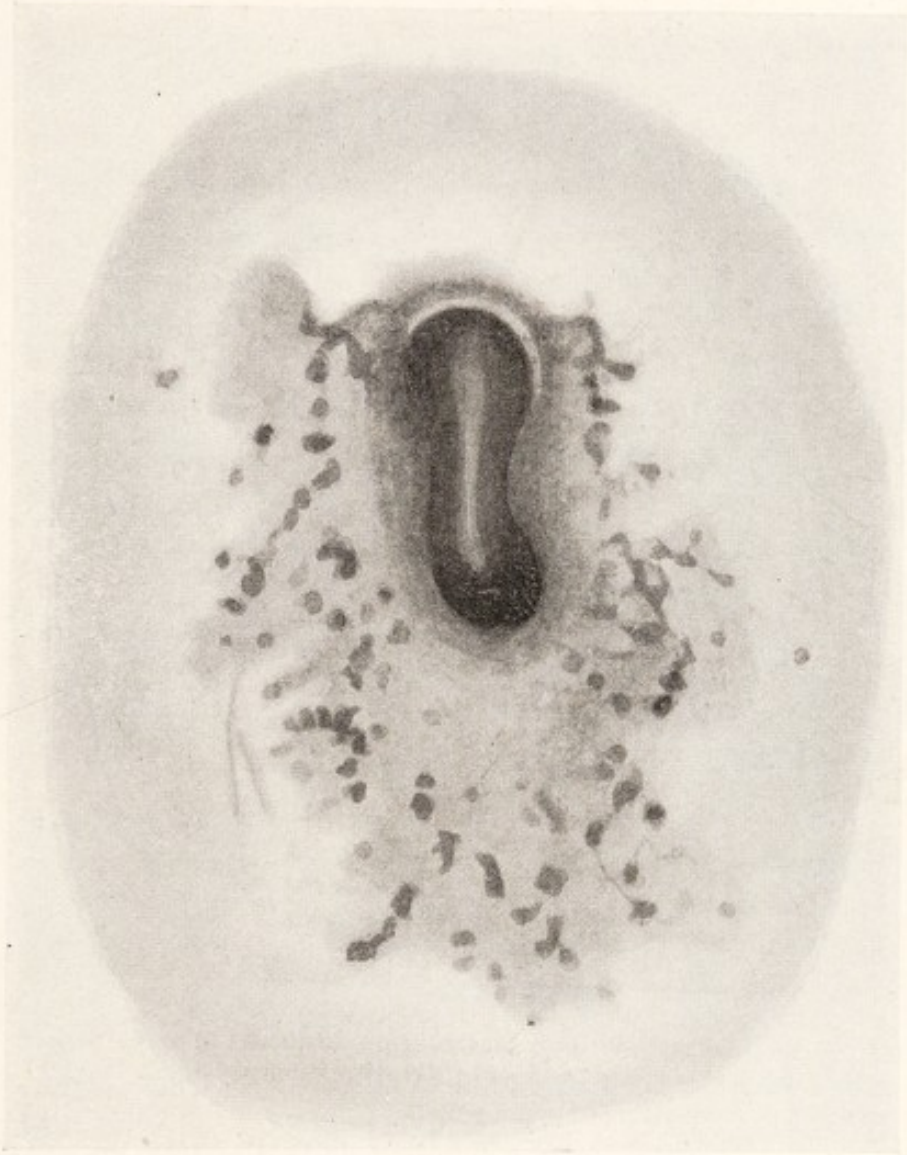


Figure 300. — Blastoderme de Platydactylus, montrant la répartition des îlots sanguins (d'après Rückert).

seule et que le mésenchyme sclérotomial et splanchnopleural est capable, partout, de participer au développement des vaisseaux (von W. Schulte, Huntington, Mac Clure, Miss Sabin, etc.). L'incertitude, comme on voit, porte sur les mêmes points, à travers toute la série des Vertébrés et l'observation sur le vivant, telle que Miss Sabin l'a pratiquée, quoique fort utile par l'examen des détails histologiques de la formation des vaisseaux, ne résoud pas en toute certitude le problème embryologique.

Développement du sang et des vaisseaux extraembryonnaires. — Il existe une aire vasculaire chez les Amniotes comme chez les Sélaciens ; il s'y forme à la fois du sang et des vaisseaux ne contenant que du plasma ; ceux-ci ne se mettent que secondairement en continuité avec le système circulatoire de l'embryon lui-même.

Dans les trois groupes, les îlots sanguins (îlots de Wolff) revêtent, au début, l'aspect de taches foncées, irrégulières, d'abord isolées, puis anastomosées en un réseau (fig. 300). Les premiers apparaissent derrière l'extrémité postérieure de la ligne primitive, puis s'étendent de là d'arrière en avant comme les deux branches d'un croissant qui se rejoignent finalement au-devant du proamnios (Voir chapitre suivant) et complètent le cercle (fig. 301). Remarquons tout de suite que ce mode d'extension est exactement aussi celui du mésoblaste qui procède de la ligne primitive (Ed. Van Beneden et C. Julin) et qui s'étendra progressivement sur toute la surface de l'hypoblaste extra-embryonnaire.

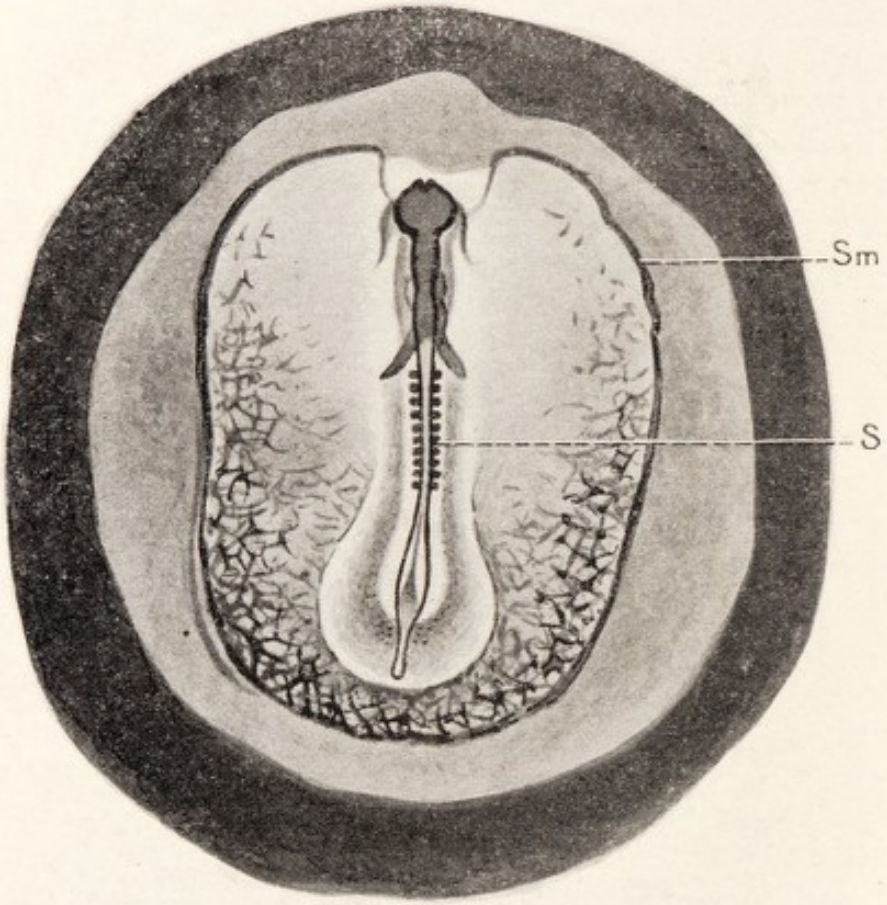


Figure 301. — Vue d'ensemble d'un blastoderme de Poulet (d'après Bonnet). *S*, somites mésoblastiques ; *Sm*, sinus marginal.

En ce qui concerne les détails histologiques de leur formation et de leur évolution, les îlots sanguins et les vaisseaux plasmatiques de l'aire vasculaire des Amniotes se comportent comme ceux des Sélaciens et nous renvoyons le lecteur à la description que nous en avons donnée alors. Ici

encore les mêmes incertitudes et le même désaccord règnent entre les auteurs ; les uns (Vialleton, M. Duval) font provenir sang et vaisseaux de l'hypoblaste ; les autres — ils sont majorité — mettent en cause le mésoblaste seul et cette manière de voir est adoptée par les chercheurs les plus récents (O. Vander Stricht, Maximow, Mme Dantchakoff, Miss Sabin, etc.) ; plus rares sont ceux qui croient à l'intervention des deux feuillets (Rückert). L'origine purement mésoblastique est, semble-t-il, la plus plausible. Enfin, signalons

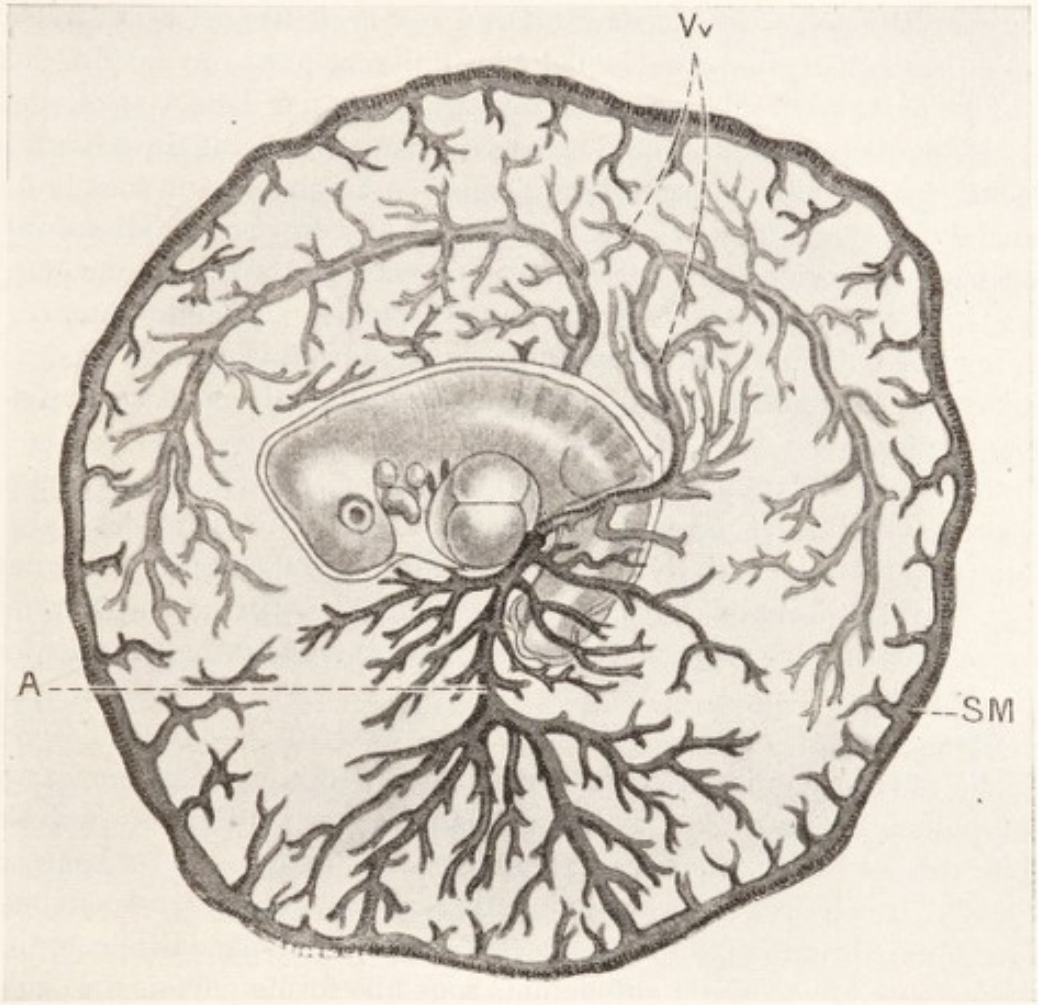


Figure 302. — Embryon de lapin. Circulation extraembryonnaire (d'après Ed. Van Beneden et C. Julin). *A*, artère vitelline ; *SM*, sinus marginal ; *Vv*, veines vitellines.

encore, que chez les Amniotes comme dans bien d'autres cas, le liquide plasmatique qui remplit les lumières vasculaires est excrété par l'hypoblaste vitellin et que son accumulation précède la formation de l'endothélium délimitant (O. Vander Stricht).

Chez les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères, on voit les îlots sanguins et les vaisseaux les plus périphériques, au moment où s'achève leur histogénèse, confluer en un sinus annulaire marginal qui circonscrit l'aire vasculaire (fig. 301). De ce sinus part un riche réseau de vaisseaux plus petits. De nombreuses branches issues des aortes dorsales, cheminant entre le feuillet splanchnique du mésoblaste et l'hypoblaste, viennent s'unir aux mailles les

plus internes de ce réseau. Elles n'existent, nombreuses, que dans les jeunes stades, sauf chez les Reptiles où elles persistent longtemps (Rückert). Plus tard, au fur et à mesure que la paroi ventrale du corps de l'embryon se constitue et que l'ombilic se resserre, ces branches s'atrophient par un processus compliqué que nous ne pouvons songer à décrire en détails. L'aorte ne fournit plus alors qu'une seule artère vitelline ou omphalo-mésentérique ; elle pénètre dans la racine du mésentère et, au niveau de l'ombilic, se divise en deux branches qui se perdent dans les moitiés droite et gauche du réseau extraembryonnaire. Chez les Mammifères, ces branches peuvent être suivies jusqu'au sinus marginal dans lequel elles finissent par s'ouvrir (fig. 302).

D'autre part, la circulation veineuse est assurée par deux veines vitellines ou omphalo-mésentériques qui, longeant en avant les bords du proamnios, se dirigent vers l'ombilic, entrent dans l'embryon en cheminant sous le feuillet splanchnique et aboutissent à l'extrémité veineuse du cœur où elles s'unissent aux canaux de Cuvier en un vaste sinus veineux. Plus tard, la veine omphalo-mésentérique droite s'atrophie dans toute sa partie extraembryonnaire, mais alors le cœur bat déjà depuis longtemps et cette atrophie n'est qu'un des nombreux exemples de la disparition d'une voie collatérale et de sa suppléance par une autre.

Enfin quand l'allantoïde se forme, elle entraîne avec elle des branches des vaisseaux vitellins et un nouvel appareil circulatoire, celui des vaisseaux ombilicaux, entre en activité. Chez les Mammifères, il ne tarde pas à devenir prépondérant et à remplacer presque totalement le système omphalo-mésentérique : nous en dirons un mot dans le chapitre traitant des annexes fœtales et du placenta.

Achèvement de l'appareil vasculaire sanguin. — Dans l'étude qui vient d'être faite, l'appareil vasculaire sanguin a été considéré comme un système anatomique autonome, ayant ses ébauches particulières et s'accroissant ensuite par lui-même. Chez les Téléostéens notamment, où les lames et les masses intermédiaires se forment au contact des sclérotomes, nous avons considéré comme prouvée (contre Felix et d'autres) l'indépendance complète de ces deux formations. Cette autonomie, sous une forme parfois un peu différente, est admise par de nombreux auteurs (C. Rabl, Swaen et Brachet, Stockard, etc.), et nous avons invoqué en sa faveur des arguments qui, sans être tout à fait décisifs, ont cependant une incontestable valeur. Exprimée sous une forme concise, elle signifie que les cellules vasculaires nées dans la région cardiaque et son voisinage immédiat, puis dans l'aire vasculaire, ne se multiplient pas par adjonction d'éléments voisins, mais bien par prolifération ; elle signifie aussi que, douées de mouvements amiboïdes, ces cellules s'insinuent entre les feuillets et les organes et dessinent, avant de s'orienter en endothélium, le système vasculaire complet de l'embryon. Nous admettons en somme, que même à des stades très reculés, l'extension des vaisseaux sanguins se fait par le processus bien connu des pointes d'accroissement.

Mais au point de vue de l'embryologie causale, on doit se demander quels sont les facteurs qui guident et dirigent les traînées de cellules vasculaires et les engagent dans la voie qui les mettra en bonne place pour édifier les vais-

seaux définitifs. A ce point de vue, il est très intéressant de rappeler que dans de nombreux cas, on a observé que le trajet des vaisseaux futurs est indiqué tout d'abord par des lacunes remplies d'un liquide plasmatique; ces lacunes dessinent un réseau vasculaire primordial et ne seront que secondairement délimitées par un endothélium. Dans leur expansion, les cellules vasculaires sont donc attirées par un tactisme spécial qui a son origine dans une plasmogénèse préalable et localisée. Il est probable que ces constatations ont une portée tout à fait générale et que l'appareil vasculaire primitif des Vertébrés est originairement, comme celui de beaucoup d'Invertébrés, un simple système de lacunes interstitielles.

Mais si suggestifs qu'ils soient, ces faits reculent la question sans la solutionner : ils font rentrer la formation des endothéliums vasculaires dans le cadre des différenciations provoquées (Voir page 115), mais ils nous laissent ignorer, en ce qui concerne les lacunes primordiales, s'il s'agit d'une différenciation spontanée ou provoquée et, dans cette seconde alternative, sous quelle influence elles apparaissent. Des recherches nouvelles, histochimiques et expérimentales, nous éclaireront sans doute un jour sur ce point; elles feront partie de ce grand ensemble d'études, à peine entamé, et qui vise à découvrir les causes immédiates des processus que l'on n'a pu jusqu'ici que décrire et interpréter phylogénétiquement.

Quoi que réserve l'avenir, l'appareil vasculaire, au stade suivi jusqu'ici, est encore rudimentaire, les plus gros vaisseaux ne sont que des capillaires ou des réseaux de capillaires, le cœur n'est qu'un tube endothélial auquel on peut seulement distinguer une extrémité veineuse et une autre artérielle, et les artères et les veines n'ont que partiellement la répartition et la topographie qu'ils auront chez l'adulte.

Son achèvement est en grande partie lié à l'établissement de la circulation. Le cœur, par suite de la différenciation précoce de fibrilles musculaires dans le feuillet péricardique qui le revêt, bat très tôt chez l'embryon et dès lors une nouvelle période commence dans le développement de l'appareil vasculaire. La circulation active du sang remanie en bien des points les dispositions primitives : certains vaisseaux s'hypertrophient, d'autres se réduisent; les artères et les veines prennent leur structure caractéristique; le mésenchyme leur fournit des gaînes musculaires, élastiques et adventices. Le cœur se recourbe en S allongée, ses portions veineuses et artérielles subissent peu à peu les transformations qui en feront les régions auriculaire et ventriculaire. Tous ces changements sont provoqués par les conditions nouvelles que créent les nécessités de l'organogénèse et de l'histogénèse. Leur mécanisme a fait l'objet de nombreux et intéressants travaux, descriptifs et expérimentaux (Roux, Thoma, Mall, Clark, Chapman etc.). Nous ne pouvons malheureusement en donner ici qu'un bref aperçu et en formuler les conclusions. L'afflux sanguin, et spécialement la vitesse du courant, règlent l'accroissement du calibre d'un vaisseau donné; la croissance propre du tissu ou de l'organe dans lequel ce vaisseau est contenu en provoque l'allongement, et la pression exercée sur l'endothélium est le facteur grâce auquel le mésenchyme ambiant s'organise autour de lui en tuniques musculaires, élastiques ou conjonctives;

enfin, l'afflux sanguin dans un organe en exagère le métabolisme et, par conséquent, enrichit son système circulatoire.

Nous pouvons nous borner à cet exposé général ; les remaniements de l'appareil vasculaire embryonnaire ne portent en somme que sur des détails, au point de vue embryologique. Leurs conséquences morphologiques sont longuement exposées dans tous les traités de zoologie et d'anatomie et nous aurons l'occasion, dans la seconde partie de cet ouvrage, de parler des plus importantes d'entre elles. Il en est de même de l'organogénèse du cœur, vieille question élucidée depuis longtemps et que le lecteur trouvera, illustrée de bonnes figures, notamment dans le traité d'anatomie humaine de Poirier, Charpy et Nicolas.

Appareil vasculaire lymphatique. — Alors que l'on peut traiter en même temps le développement de l'appareil vasculaire sanguin et celui des érythrocytes qui y circuleront, en raison de leurs connexions génétiques, il n'en est pas de même pour les vaisseaux lymphatiques et les corpuscules blancs, qui n'ont la même origine ni topographiquement ni chronologiquement.

Les lymphatiques sont tardifs et n'apparaissent que sur des embryons avancés, où la circulation sanguine est établie et fonctionne depuis un certain temps déjà. Ils appartiennent à la période des remaniements dont il a été question plus haut. Au contraire, les diverses variétés de leucocytes sont plus précoces ; ils apparaissent en grand nombre dans les lieux de prolifération des érythrocytes et même dans le voisinage des îlots sanguins. On en trouve en voie de différenciation dans la vésicule ombilicale, l'allantoïde et, d'une façon générale, dans tous les organes hématopoiétiques ; leur période de formation est donc de longue durée et tandis qu'il ne se forme probablement d'érythrocytes que dans les îlots sanguins, il se crée des leucocytes un peu partout.

De l'avis à peu près unanime des embryologistes et des histologistes (O. Vander Stricht, Saxer, Denys, Bizzozero, Jolly, Dantschakoff, Maximow, Stockard) ils sont d'origine mésoblastique, ou plutôt mésenchymateuse ; on pourrait donc les considérer comme un des dérivés du mésenchyme. Leur développement est simple : une cellule ou un groupe de cellules étoilées ou fusiformes rentrent leurs prolongements, s'arrondissent, prolifèrent et prennent les caractères de l'une ou l'autre variété de leucocytes; c'est également ainsi que se forment, mais plus tardivement encore, les Mastzellen et les cellules rhagiocrines de Renaut. Les caractères histologiques et les relations réciproques de toutes ces formes cellulaires sortent de notre cadre et rentrent dans celui de l'histologie et de l'histogénèse.

On a soutenu (Stockard) que les leucocytes ne tirent pas leur origine de cellules quelconques du mésenchyme, mais bien d'éléments prédestinés de ce feuillet. Cette idée est intéressante et si elle se généralisait, elle aboutirait à considérer le mésenchyme, que l'on qualifie souvent de banal, comme un complexe d'éléments à potentialités spécifiques ; car s'il s'y trouve des « proleucocytes », il doit s'y trouver aussi des « profibroblastes », des « proostéoblastes », etc... Mais les faits invoqués à l'appui de cette hypothèse sont

encore insuffisants et l'on a bien plutôt l'impression que les multiples différenciations du mésenchyme sont toutes provoquées et nullement spontanées. Encore une fois, c'est l'expérimentation seule qui décidera de l'avenir de cette interprétation.

D'autres auteurs, et tout récemment Mme Dantschakoff et Maximow, défendent, avec une grande ardeur, une théorie uniciste, d'après laquelle érythroblastes et leucoblastes seraient des éléments de même origine, provenant d'une souche cellulaire commune. Ces cellules-mères, selon qu'un revêtement endothélial les incorpore dans un vaisseau ou qu'elles restent libres dans les mailles du tissu conjonctif, deviennent des érythroblastes ou des leucoblastes. Les preuves invoquées en faveur de cette manière de voir ne sont pas décisives ; d'ailleurs l'érythropoïèse répond à d'autres besoins de l'organisme que la leucopoïèse ; la première se fait au contact des réserves nutritives, la seconde n'importe où.

Quant aux vaisseaux lymphatiques, leur développement a été très étudié, dans ces dernières années, par les embryologistes américains (Miss Sabin, Lewis, Huntington, Kampmeier, Mac Clure), etc.). Tous sont unanimes à reconnaître que les gros troncs lymphatiques principaux procèdent de l'endothélium des veines cardinales ou jugulaires. En ce qui concerne les lymphatiques périphériques, l'accord n'est pas établi : les uns (Huntington, Mac Clure) les font naître d'espaces creusés dans le mésenchyme, auxquels les cellules qui les limitent formeraient un endothélium et qui, secondairement seulement, s'uniraient aux troncs principaux ; les autres (Miss Sabin, Lewis, etc.), confirment, en les étendant, les recherches déjà anciennes de Ranvier et admettent que tout le système lymphatique procède, par bourgeonnement et accroissement de proche en proche, des gros vaisseaux primaires développés aux dépens des veines. Cette dernière manière de voir est probablement la bonne.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

A. Brachet. *Arch. Anat. micr.*, II, 1898; *Arch. Biol.*, XIX, 1903. — Brenner. *Amer. Journ. Anat.*, XVI, 1914. — Chapman. *Amer. Journ. Anat.*, XXIII, 1918. — Clark *Amer. Journ. Anat.*, XXIII, 1918. — Vera Dantschakoff. *Anat. Hefte*, XXXVII, 1908; *Arch. mikr. Anat.*, LXXXVII, 1916 ; *Amer. Journ. Anat.*, XX, 1916 ; XXIV, 1918. — De Rooy, *Jen. Zeitsch. Naturwiss.*, XLII, 1907. — M. Duval, *Journ. Anat. et Physiol.*, 1897. — Félix. *Anat. Hefte*, VIII, 1897. — Götte. *Entwick. d. Unke*, Leipzig, 1875 ; *Entwick. des Flussneunauges*, Hamburg et Leipzig, 1890. — A. Greil. *Verhdl. anat. Gesell.*, 1908. — Gregory. *Anat. Hefte*, XX. 1902. — Hahn. *Arch. Entw.-Mech.*, XXVII, 1909. — Hatta. *Journ. Coll. Sc. Imper. Univ.*, Tokyo, V, 1891. — Henneguy. *Journ. Anat. et Phys.*, XXIV, 1888. — His. *Abhdl. Math.-Naturh. Kl. Akad.*, Leipzig, XXVI, 1900. — Houssay. *Arch. zool. exp. et gén.*, 3, I, 1893. — Huntington. *Mem. Wistar Inst. of Anat. and Biol.*, I, 1911. — Huntington et Mac Clure. *Amer. Journ. Anat.*, X, 1910. — Keiser. *Jen. Zeitsch. Naturwiss.*, LI, 1914. — Kellicott *Mem. New-York Acad. Sc*, II, 1905. — Kerr. *Text book of Embryology*, Londres, 1919. — Lewis. *Amer. Journ. Anat.*, V, 1906 ; IX, 1909. — Mac Clure. *Mem. Wistar Inst. Anat. and Biol.*, IV, 1915. — K. Marcinowski. *Jen. Zeitsch. Naturwiss.*, XLI, 1906. — Maximow. *Arch. mikr. Anat*, LXXIII, 1909. — Mietens. *Jen. Zeitsch. Naturw.*, LV. 1909. — Mollier. *O. Hertwig's Hdbuch. vergl. u. exper. Entwickl.*, 1906, — Nœldeke. *Zeitsch. wiss. Zool.*, LXV, 1899. — K. Parker *Proc. roy. Soc.*, London, 1915. — C. Rabl. *Morph. Jahrb.*, XII, 1887. — Reagan. *Amer. Journ. Anat.*, XXI, 1917. — Robertson. *Quart. Journ. micr. Sc.*, LIX, 1914. — Rückert.

O. Hertwigs Hdbuch vergl. u. exper. Entw , 1906. — Rouvière. *Journ. Anat. et Phys.*, XL, 1904. — Sabin *Ergebn. Anat. u. Entw.*, XXI, 1914 ; *Carnegie Inst. Memorial P. Mall.* 1920. — Schwink. *Morph. Jahrb.*, XVII, 1891. — Swaen. *Bull. Acad. Sc. Belgique*, 1885. — Swaen et Brachet. *Arch. Biol.*, XVI, 1899 ; XVIII, 1902. — Von W. Schulte. *Mem. Wistar Inst. Anat. and Biol.*, 1914 ; *Amer. Journ. Anat.*, XX, 1916. — Stockard. *Amer. Journ. Anat.*, XVIII, 1915. — O. Vander Stricht. *Arch. Biol.*. XII, 1892 ; *C. R. Soc. Biol.*, 1895-1896 ; *Bull Acad. Médecine Belgique*, 1899. — Vialleton. *Anat Anz.*, VII, 1892 ; *Journ. Anat. et Phys.*, XXVIII, 1892. — A Weber. *C. R. Assoc. Anat.*, Lille, 1907. — J. Wenig. *Morph. Jahrb.*, XLVIII, 1914. — Wenkebach. *Arch. mikr. Anat.*, XXVIII, 1886. — H. E. Ziegler. *Arch. mikr. Anat.*, XXX, 1887.

CHAPITRE III

DÉVELOPPEMENT DES ANNEXES FŒTALES ET DU PLACENTA

Chez les Anamniotes, quel que soit le volume de l'œuf, il n'y a pas d'autre appareil accessoire, paraembryonnaire, que le syncytium vitellin et la circulation extraembryonnaire. Chez les Amniotes, au contraire, il se forme sous la coque ou sous la zone pellucide de l'œuf, des annexes spéciales, dont la fonction est d'assurer plus complètement la nutrition, la respiration et l'excrétion de l'embryon. Sans doute, leur existence est le résultat d'une adaptation de l'œuf aux conditions de son développement, mais on ne voit pas bien, ni du point de vue phylogénétique, ni du point de vue causal, l'origine et les facteurs de ces organes adaptatifs compliqués. On conçoit bien que l'œuf d'un Sélacien, qui vit dans l'eau, ait de plus grandes commodités d'échanges avec son milieu que l'œuf d'un Reptile ou d'un Oiseau et que pour ceux-ci, il y ait à faire face à des nécessités physiologiques nouvelles. Mais la similitude parfaite de ces annexes chez les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères n'en soulève pas moins un problème phylogénétique important et difficile à résoudre. Les Mammifères, outre leurs annexes, édifient encore un placenta, organe de nutrition spécial et compliqué, grâce auquel l'embryon puise dans l'organisme maternel les matériaux nécessaires à sa subsistance. Or, les annexes fœtales s'interprètent assez bien dans leurs rapports avec le placenta ; elles sont une conséquence de l'isolement de l'œuf dans la cavité utérine et de l'absence de tout rapport entre lui et le monde extérieur. On peut dès lors légitimement se demander si les Sauropsidiens, comme les Monotrèmes, ne dérivent pas d'ancêtres, non seulement vivipares, mais placentaires. Embryologiquement, cette supposition est parfaitement fondée, mais elle heurte d'importantes données de l'anatomie comparée et nous ne nous aventurerons pas dans la discussion détaillée de ce point de l'histoire des Vertébrés.

Les annexes fœtales de tous les Amniotes sont l'amnios, la vésicule ombilicale et l'allantoïde. A la vérité, la vésicule ombilicale est un élément que nous connaissions déjà. Elle est représentée chez les Reptiles et les Oiseaux par la masse du jaune de l'œuf, revêtue de l'hypoblaste et du mésoblaste, avec les vaisseaux sanguins correspondants ; chez les seuls Mammifères elle

mérite vraiment le nom de vésicule et n'est autre que ce que l'on désigne sous le nom de lécithocèle (Voir page 167), c'est-à-dire qu'elle est la cavité que circonscrit l'hypoblaste vitellin extraembryonnaire. Elle est l'homologue du sac vitellin des Téléostéens et des Sélaciens. Chez les Sauropsidiens comme chez les Poissons, elle est la grande réserve nutritive de l'embryon ; aussi est-elle richement vascularisée et est-elle même partout, sauf chez les Téléostéens, le lieu de formation des cellules rouges du sang.

L'amnios et l'allantoïde, au contraire, sont des formations nouvelles et spécifiques ; il n'existe rien d'homologue chez les Vertébrés inférieurs. Vouloir trouver un vestige de l'allantoïde dans la vésicule de Kupffer des Téléostéens ou dans la vésicule terminale de l'intestin des Sélaciens, comme certains l'ont tenté, n'a aucun sens et ne repose sur aucune base sérieuse.

On ne voit, à première vue, d'autre raison à la formation de l'amnios que l'enfoncement progressif de l'embryon dans la cavité sous-germinale sous-jacente ; on ne lui voit pas d'autre rôle que de protéger le germe en l'isolant dans une cavité close. Quant à l'allantoïde, elle intervient manifestement, chez les Sauropsidiens, dans la fonction respiratoire, ainsi qu'il résulte de sa topographie et de la vascularisation. Chez les Mammifères placentaires, elle est le tuteur des vaisseaux qui irriguent le placenta et il est remarquable de constater que chez les plus élevés d'entre eux, les Primates, elle est tout à fait rudimentaire. On sait de plus que le liquide qu'elle renferme est analogue à l'urine et qu'il provient par conséquent, au moins en grande partie, du mesonephros (Jacqué).

Annexes fœtales des Sauropsidiens. Séreuse de von Baer et Proamnios. — Quand le mésoblaste se forme, chez les Reptiles et les Oiseaux, l'embryon est encore étalé en lame sur la cavité sous-germinale et rien n'indique où et comment se formera l'amnios. Pour le comprendre, nous devons indiquer certains détails du développement du feuillet moyen. On se rappelle que dans la tête, les bandes mésoblastiques qui y prennent naissance ne dépassent pas, par leur bord externe, les limites de l'écusson embryonnaire. Celles qui naissent de la ligne primitive proprement dite, dans la région du tronc, sont beaucoup plus larges, envahissent de plus en plus les régions extraembryonnaires du germe en s'insinuant entre l'épiblaste et l'hypoblaste vitellin ; mais ce mésoblaste extraembryonnaire s'étend aussi en avant, sur les côtés de l'extrémité céphalique, sous forme de deux cornes latérales qui, continuant leur trajet, ne tardent pas à se rejoindre au devant du pourtour cranial de l'écusson embryonnaire (fig. 303). Entre elles et les bords externes du mésoblaste de la tête, persiste une bande en forme de croissant, elle aussi, qui contourne l'extrémité céphalique et dans laquelle l'épiblaste et l'hypoblaste extraembryonnaires restent accolés sans interposition du feuillet moyen. Cette bande a reçu le nom de proamnios (Ed. Van Beneden et C. Julin, Ravn, etc.). Il n'est qu'une formation transitoire, bien que sa durée soit assez longue.

Au fur et à mesure que s'étale le mésoblaste extraembryonnaire, il se clive en ses feuillets somatique et splanchnique, séparés par une cavité cœlomique de plus en plus large (fig. 304 et 305). Grâce à cette cavité qui s'étend excen-

triquement (fig. 304 à 308), l'épiblaste et le feuillet somatique d'une part, l'hypoblaste et le feuillet splanchnique de l'autre, se décollent dans toute la partie extraembryonnaire de l'œuf et se séparent définitivement. Les deux premiers sont l'ébauche commune de l'amnios et de la séreuse de von Baer, les deux derniers, celle de la vésicule vitelline ou ombilicale et, indirectement, de l'allantoïde.

Dans la suite du développement, en effet, les plis limitants antérieur,

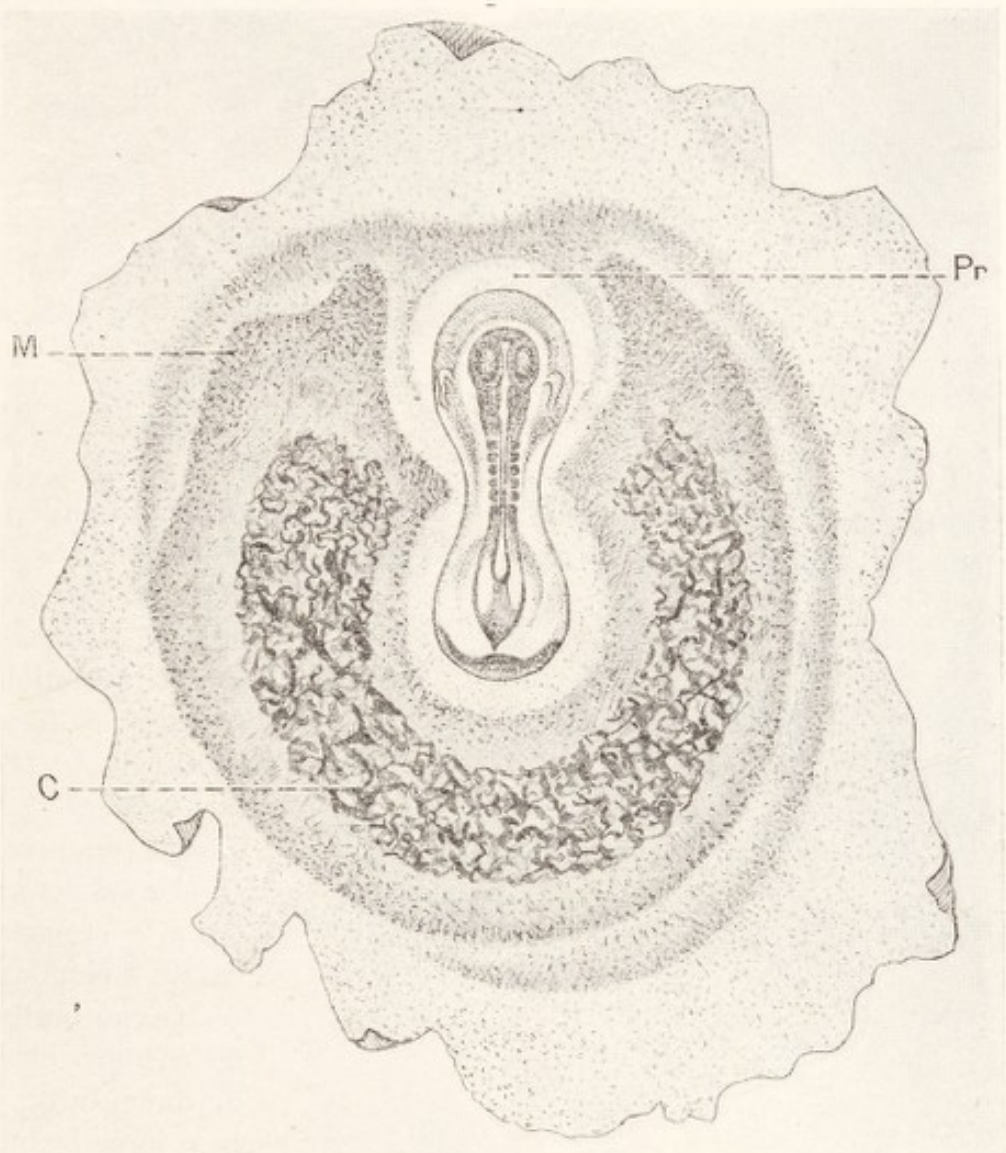


Figure 303. — Blastoderme de lapin (d'après Ed. Van Beneden et C. Julin). *C*, croissant ectoplacentaire ; *M*, mésoblaste extraembryonnaire ; *Pr*, proamnios.

postérieur et latéraux, en circonscrivant l'ébauche embryonnaire, commencent à lui donner sa forme définitive. En avant, la tête, en se dégageant, plonge dans le proamnios dont elle se revêt comme d'un capuchon (fig. 304). En arrière, mais un peu plus tard, l'extrémité caudale se libère aussi, et comme l'embryon tout entier, sous l'action des plis limitants, s'enfonce dans la cavité sous-germinale, la queue en s'allongeant se recouvre elle aussi d'un capuchon, mais formé là de l'épiblaste doublé du feuillet

somatique du mésoblaste (fig. 305) : il n'est plus proamniotique mais bien amniotique. Enfin, entre la tête et la queue, sur les côtés de l'embryon, les plis limitants soulèvent en dehors d'eux des plis latéraux, formés aussi d'épiblaste et du feuillet somatique : ce sont les plis amniotiques latéraux.

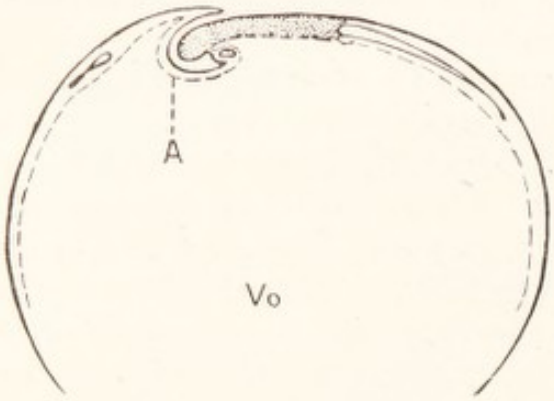


Figure 304.

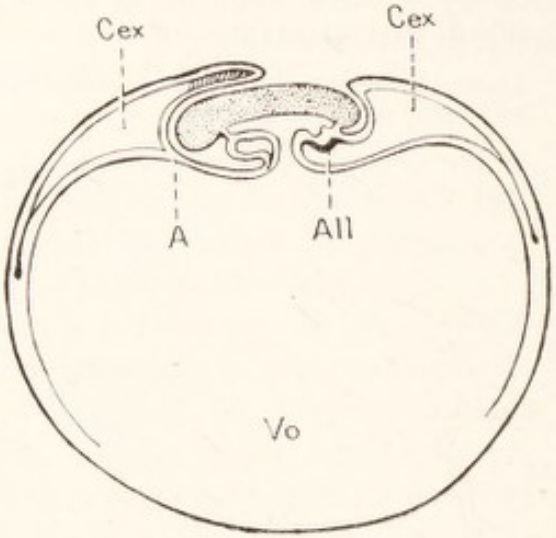


Figure 305.

Ainsi l'embryon siège, dès ce moment, dans une dépression délimitée de toutes parts par des replis saillants : proamniotique en avant, amniotiques sur les côtés et en arrière ; elle est l'ébauche de la cavité amniotique.

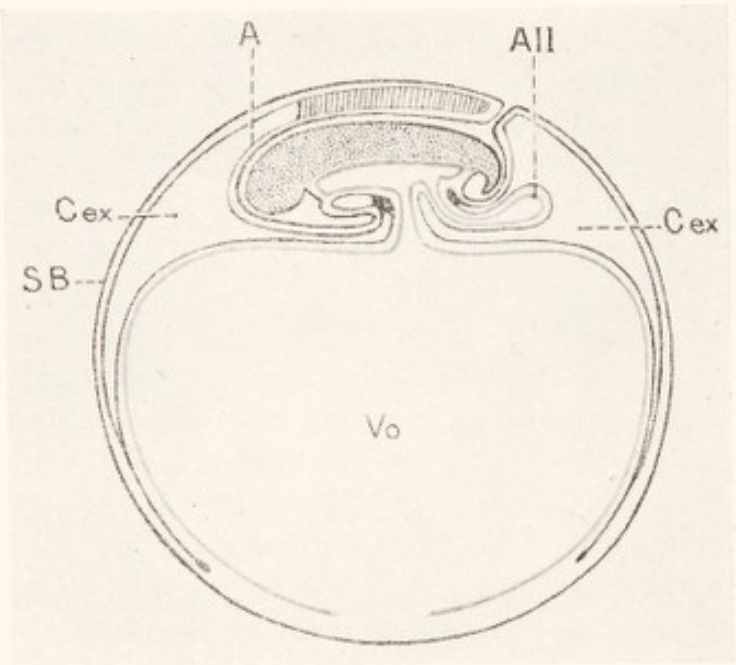
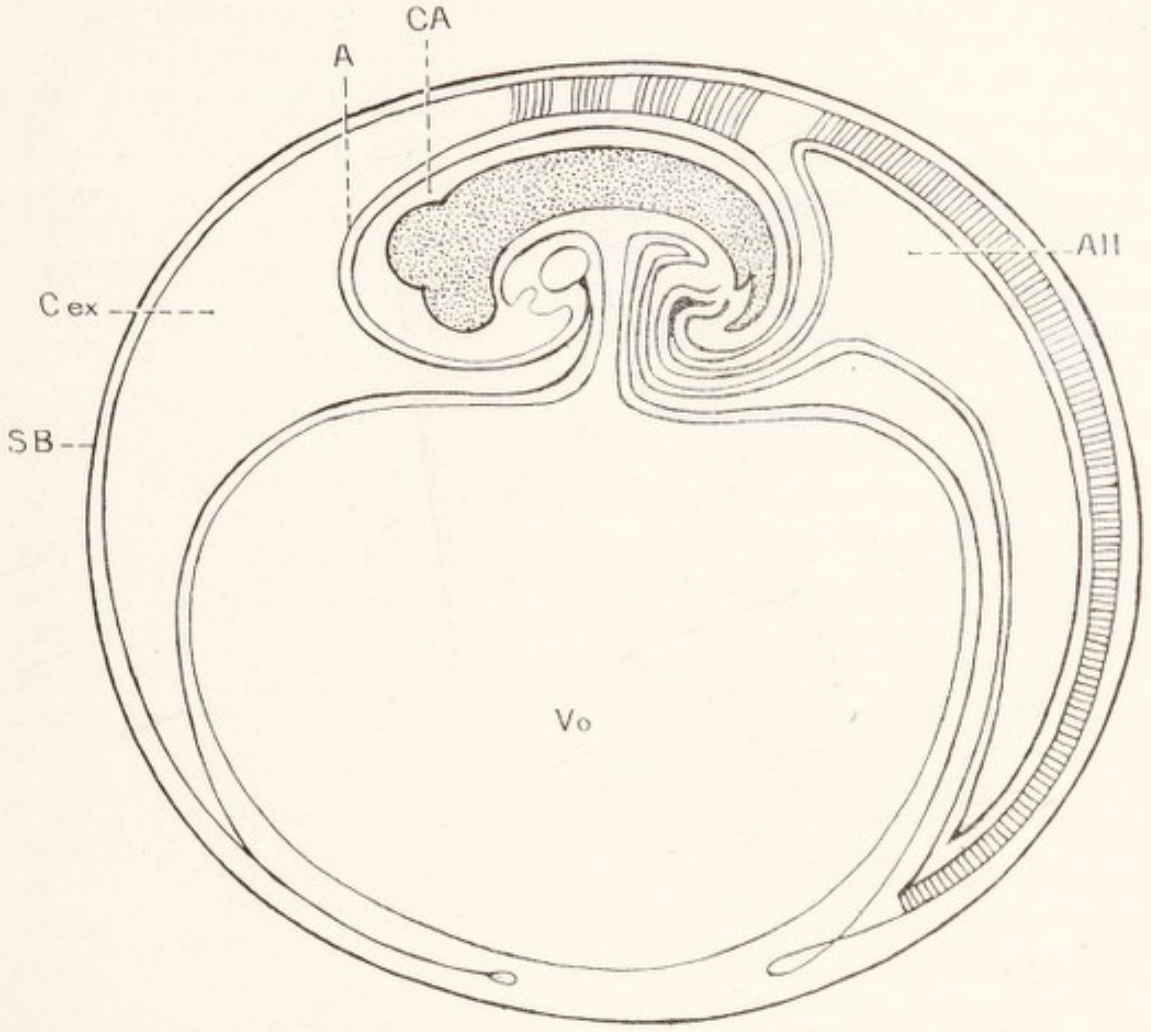


Figure 306.

Mais bientôt le mésoblaste extraembryonnaire pénètre dans le proamnios, en décolle les deux feuillets et se creuse d'une cavité cœlomique en pleine continuité avec le cœlome extraembryonnaire (fig. 306). Dès lors le proamnios a disparu sans retour ; son épiblaste, doublé du feuillet somatique du mésoblaste, remplace maintenant le pli proamniotique par un pli amniotique antérieur, en tout semblable aux autres. Son hypoblaste, tapissé du feuillet splanchnique, rentre dans la composition de la vésicule ombilicale et ne se distingue plus en rien du reste.

On appelle généralement ombilic amniotique le large orifice ovalaire qui

circonscrit la cavité amniotique, au fond de laquelle se trouve l'embryon. Cet ombilic va se fermer, assez rapidement même, mais pas par un développement concentrique de ses lèvres. Le pli caudal reste en place ou se déplace peu, tandis que les plis cranial et latéraux convergent en se soudant entre eux et s'unissent à lui (fig. 305, 306, 307). Le long de la ligne de soudure, l'épiblaste se résorbe et la formation de l'amnios s'achève. La cavité amnio-



Figures 304, 305, 306, 307. — Quatre stades de la formation des annexes fœtales des Sauropsidiens (schématiques d'après O. Grosser). *A*, proamnios (304 et 305) et amnios (306 et 307); *All*, allantoïde; *CA*, cavité amniotique; *Cex*, cœlome extraembryonnaire; *SB*, séreuse de von Baer; *Vo*, vésicule ombilicale. Les hachures indiquent les adhérences de la séreuse de von Baer avec l'amnios et l'allantoïde.

tique, agrandie par l'accroissement de l'embryon et son enfoncement plus marqué, est close de toutes parts ; sa paroi est formée d'une couche continue d'épiblaste qui se réfléchit en son fond sur le corps de l'embryon et d'une mince bande de mésoblaste; toute la vésicule amniotique plonge dans le cœlome extraembryonnaire Le processus qui vient d'être décrit a eu une autre conséquence encore : chacun des plis amniotiques, du fait de sa soudure avec son voisin, s'est dédoublé ; son versant interne est entré dans la composition de l'amnios, son versant externe ou plus exactement superficiel, forme au-dessous de celui-ci et séparé de lui par le cœlome, une lame d'épiblaste

tapissée de mésoblaste à sa face profonde, qui délimite la surface de l'œuf et cache ainsi l'embryon dans son amnios. On donne le nom de séreuse de von Baer à l'enveloppe extérieure de l'œuf à ce stade. Elle se compose de ce qui reste de l'épiblaste extraembryonnaire après que l'amnios s'en est détaché, et du mésoblaste sous-jacent.

L'amnios et la séreuse de von Baer ne se séparent pourtant pas complètement ; leur épiblaste a perdu toute continuité, mais ils restent unis par une traînée de mésoblaste, sorte de pédicule ou de ligament suspenseur (fig. 306, 307), qui dans l'embryologie des Mammifères, où il existe aussi, a reçu le nom de pédicule de fixation.

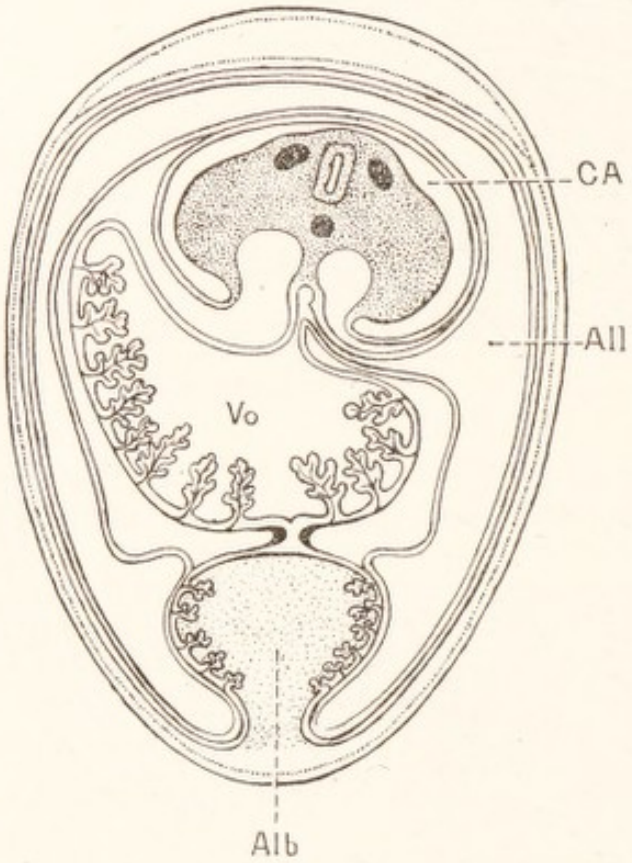


Figure 308. — Œuf de Poulet avec ses annexes (d'après Grosser). Même légende que pour les figures 304 à 307. *Alb*, albumen.

Pendant que ces processus se déroulaient, l'embryon a grandi, sa paroi ventrale s'est formée et l'ombilic s'est rétréci ; l'insertion de l'amnios sur lui a suivi ce mouvement et c'est l'épiblaste amniotique qui tapisse le rudiment de cordon ombilical grâce auquel l'embryon se continue dans ses annexes. Enfin, tardivement, dans le mésoblaste de l'amnios se différencient des fibres musculaires lisses qui se contractent rythmiquement ; on en ignore complètement la signification et le rôle.

Concurremment au développement de l'amnios et de la séreuse de von Baer, se faisait celui de la vésicule ombilicale et de l'allantoïde. Nous savons déjà que la première est le deutoplasme jaune, revêtu de syncytium, d'hypoblaste et de mésoblaste, et appendu par un pédicule rétréci à l'épithélium du tube digestif de l'embryon ; l'épiblaste amniotique revêt la surface externe de ce pédicule. La vésicule ombilicale persistera en cet état pendant longtemps, tant que durera le développement. Richement vascularisée, il s'y fait des échanges actifs entre le sang et le deutoplasme que l'embryon digère progressivement. Aux stades avancés de son évolution, la paroi de la vésicule ombilicale se plisse en des papilles pourvues d'un axe conjonctif et vascularisé, qui pénètrent dans le jaune et réalisent ainsi une très vaste surface d'absorption (fig. 308).

L'allantoïde, dont il nous reste à dire un mot, est à proprement parler une néoformation ; c'est un véritable organe complémentaire qui apparaît à côté des autres annexes. Sa première ébauche (fig. 305) est un épaississement du

mésoblaste, juste au devant de la plaque cloacale. Il y pénètre bientôt un cul-de-sac de l'hypoblaste embryonnaire, qui s'allonge en refoulant le mésoblaste devant lui, passe par le pédicule ombilical et vient faire, dans le cœlome extra-embryonnaire, une saillie de plus en plus considérable entre l'amnios, la séreuse de von Baer et la vésicule ombilicale (fig. 306). Peu à peu, ce cul-de-sac se dilate en une vaste poche, unie au tube digestif par un canal étroit (canal allantoïdien), dont la surface convexe vient s'étaler et se souder à la face profonde de la séreuse de von Baer (fig. 307) qu'elle finit par tapisser presque en entier. Ainsi l'allantoïde se trouve en contact très étroit avec la coque de l'œuf et notamment avec la chambre à air qui, chez les Oiseaux, en occupe le gros bout. Topographiquement, elle est donc dans les conditions requises pour accomplir une fonction respiratoire (fig. 308). D'autre part, au pôle effilé de l'œuf, elle s'applique étroitement contre la masse de l'albumen blanc, que le développement des annexes a rejetée tout entière en cet endroit, et elle envoie dans son épaisseur des villosités vascularisées qui en assureront la résorption totale (M. Duval).

L'allantoïde est abondamment vascularisée. Alors qu'elle n'est encore qu'un simple bourrelet mésoblastique, des bourgeons vasculaires, issus de la vésicule ombilicale, y pénètrent et s'y développent rapidement. Un riche réseau se répand sur toute sa surface au fur et à mesure qu'elle s'étend et sa circulation est assurée par deux artères, branches de l'aorte caudale ou des artères iliaques, qui longent le pédicule d'arrière en avant, ainsi que par deux grosses veines qui, empruntant aussi le cordon ombilical, s'ouvrent dans le sinus veineux du cœur. Ce sont les vaisseaux allantoïdiens ou, comme on dit plus souvent, ombilicaux. Grâce au réseau allantoïdien, des capillaires sanguins envahissent la séreuse de von Baer et même l'amnios, en passant par son pédicule de fixation.

Le sort final de toutes ces annexes est simple : au moment de l'éclosion, le jeune s'en libère ; amnios, allantoïde et séreuse s'atrophient ; ce qui reste encore de la vésicule ombilicale rentre dans la cavité abdominale par l'ombilic qui se referme sur lui ; il est rapidement résorbé.

Annexes fœtales et placenta des Mammifères. — Chez tous les Mammifères, les aplacentaires comme les autres, il existe un amnios et une séreuse de von Baer, une vésicule ombilicale ou omphalo-mésentérique et une allantoïde.

Mais l'œuf des Mammifères, à partir des Marsupiaux, vit dans l'utérus maternel et se nourrit aux dépens de sa mère comme un véritable parasite. Le rôle joué par la vésicule ombilicale chez les Sauropsidiens va être repris par une formation nouvelle, extérieure à l'œuf, qui est le placenta. Nous verrons bientôt que cette formation n'est pas absolument nouvelle, qu'elle est, plus exactement, une complication de la séreuse de von Baer. Le placenta est donc un organe fœtal (Mathias Duval, Ed. van Beneden et bien d'autres); du jour où cette notion fondamentale fut établie, les multiples variétés de formes des placentas devinrent des détails accessoires et la signification morphologique et biologique de la placentation s'éclaira complètement ; la notion de

placenta maternel, si longtemps admise dans la science, n'eut dès lors plus de raison d'être (Nolf).

Le placenta n'étant qu'une différenciation de la séreuse de von Baer, son étude serait relativement simple si elle ne se produisait qu'après que les annexes fœtales se sont édifiées ; mais il n'en est pas ainsi : s'il est des formes (lapin, porc, etc.) où le placenta est relativement tardif, il en est d'autres (Chéiroptères et Primates) où il est extrêmement précoce. Enfin, chez certains Rongeurs, dits à feuillets invertis, tout est plus compliqué encore.

On se souvient qu'en décrivant la formation de l'embryon didermique des Mammifères placentaires, nous avons signalé, chez le Murin, l'apparition d'une cavité amniotique primaire (Voir page 167), dont l'ectoblaste embryonnaire occupe le plancher, et le trophoblaste la voûte (fig. 172). Semblable disposition existe vraisemblablement aussi chez les Primates (fig. 181), mais elle est modifiée plus ou moins profondément chez une foule d'autres Mammifères. Il en est (taupe, chèvre, chevreuil, hérisson, etc.) dont la cavité amniotique primaire, creusée aussi dans le bouton embryonnaire, est limitée à sa voûte, non par le trophoblaste, mais par l'épithélium utérin (Heape, Hubrecht, Keibel, Tsukaguchi, etc.). Chez d'autres, dont le lapin est le type le mieux connu, le bouton embryonnaire, au lieu de se creuser en cavité, s'étale sur la muqueuse utérine en une lame cellulaire d'où se détacheront les cellules entoblastiques par le processus habituel, tandis que le trophoblaste se réduit en cet endroit à une mince couche, discontinue, de cellules plates (couche de Rauber) qui ne tardent pas à disparaître, soit qu'elles dégénèrent, soit qu'elles s'intercalent dans l'ectoblaste sur lequel elles reposent (Rauber, Ed. Van Beneden, Kœlliker, etc.). Chez le lapin, la cavité amniotique primaire apparaît aussi, mais elle résulte d'un décollement de l'embryon didermique, qui s'écarte de l'utérus pour s'invaginer légèrement dans le lécithocèle ; elle est par conséquent délimitée de la même façon que dans le second des trois types dont nous venons de donner les caractères.

Toutefois, chez tous, il est clair que la cavité primaire n'est que partiellement l'homologue de la cavité amniotique vraie, puisqu'aux stades où on la trouve, il n'y a pas encore d'amnios. Celui-ci, de même que la séreuse de von Baer, existe chez tous les Mammifères, y compris les Monotrèmes et les Marsupiaux. Leur développement est tellement identique à ce qu'il est chez les Sauropsidiens que nous pourrons nous borner à n'en dire que quelques mots très brefs. La plupart des Mammifères ont un proamnios typique, didermique (Ed. Van Beneden et C. Julin), éphémère comme chez les Reptiles et les Oiseaux, et dont la disparition est liée aux mêmes processus ; mais il en est d'autres (cobaye, rat, etc.) où il est tellement fugace qu'on ne l'aperçoit jamais dans toute sa pureté (Ravn, Carus et autres) ; le mésoblaste, tout le long du croissant proamniotique, s'engage aussi entre les deux feuillets primaires, mais tandis que partout ailleurs il se creuse immédiatement d'un large espace cœlomique, il ne le fait en cet endroit que beaucoup plus tard. Dans ces espèces, le proamnios est tridermique, mais acœlomique ; il suffira que le cœlome s'y forme pour qu'il disparaisse. Cette différence, on le voit, n'est guère que d'ordre chronologique et n'a pas d'importance fondamentale.

Chez tous les Mammifères, l'amnios et la séreuse de von Baer, après s'être constitués exactement comme chez les Sauropsidiens, restent unis, en regard de l'extrémité caudale du corps, par un pédicule de fixation mésoblastique souvent large et épais.

Quant à la vésicule ombilicale, elle est au début le lécithocèle, délimité par l'hypoblaste vitellin (couche lécithophorale de Ed. Van Beneden) revêtu du feuillet splanchnique du mésoblaste. C'est à sa surface que se développent les îlots sanguins et les vaisseaux du système vitellin ou omphalo-mésentérique. Nous n'insisterons ni sur la façon dont elle se sépare par étranglement de l'hypoblaste du tube digestif dont le pédicule, puis le cordon ombilical se constituent, ni non plus sur l'ébauche de l'allantoïde. Nous renvoyons à la description faite plus haut et aux figures qui l'appuient.

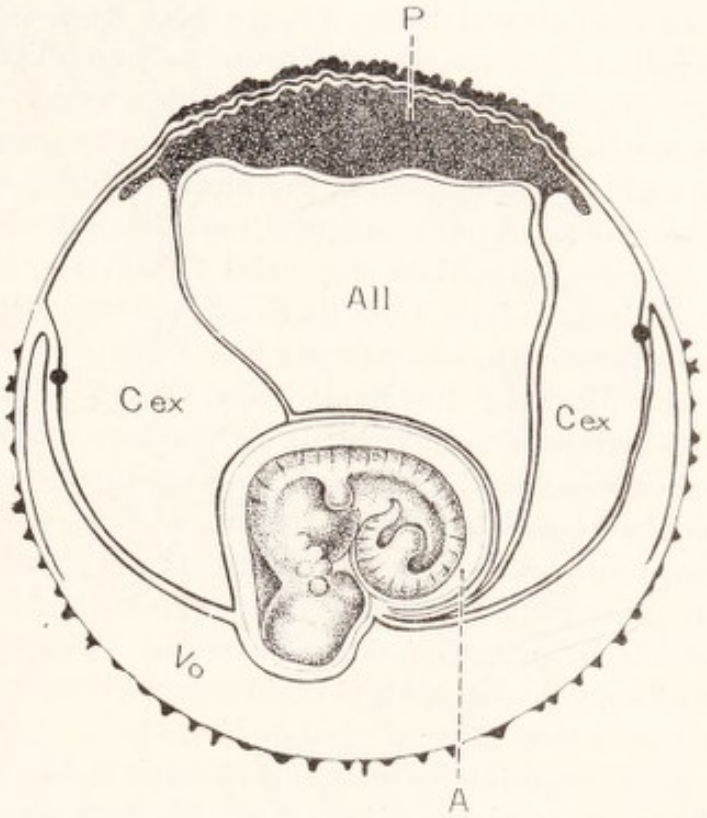


Figure 309. — Annexes fœtales du lapin (d'après Ed. Van Beneden et C. Julin). Même légende que fig. 304 à 307. *P*, placenta.

Cependant, des différences ne tardent pas à surgir, dues aux conditions mêmes de la physiologie de la nutrition chez les Mammifères. La vésicule ombilicale n'est plus, chez eux, la grande réserve alimentaire qu'elle est chez les Sauropsidiens; elle ne joue ce rôle qu'aux stades reculés et d'une façon tout accessoire. Sans doute le liquide qu'elle contient et qui devient parfois très abondant, vient de l'extérieur et est utilisé, résorbé par l'embryon au cours de sa croissance; de là les aspects fonctionnels très caractéristiques de son épithélium (Branca), qui se rapprochent de ceux du revêtement intestinal; mais l'importance de ce rôle va en diminuant au fur et à mesure que le placenta s'unit plus étroitement aux vaisseaux maternels et bientôt la vésicule ombilicale s'atrophie. Chez les Rongeurs à feuillets invertis et chez le lapin (M. Duval), une notable portion de la partie antiembryonnaire de la vésicule blastodermique, non seulement reste toujours didermique, sans que le mésoblaste s'y engage jamais (comparer fig. 309 et 314), mais encore s'atrophie, dégénère jusqu'à ne plus être constituée que de fines membranes presque anhistes (M. Duval, Sobotta, Melissinos, C. Huber). Ce qui reste de l'hypoblaste extraembryonnaire, après

cette atrophie, se referme bien en une vésicule close plus tard, mais celle-ci est réduite et le sera plus encore dans la suite.

Chez les Primates, et notamment chez l'Homme, nous avons déjà vu que toutes les observations récentes ont montré l'existence, dès les plus jeunes stades, d'un magma réticulé abondant dans lequel plonge l'embryon avec un amnios primaire en haut et un très petit lécithocèle en bas (fig. 312) (Peters, Bryce et Teacher, d'Eternod, Grosser, Strahl et Beneke). La vésicule ombilicale y sera donc rudimentaire dès le début et, quand se formera le cordon ombilical, la vésicule ne sera qu'un tube épithélial étroit, traversant le cordon et se renflant en ampoule à son extrémité distale (fig. 310). Ampoule et tube se réduisent encore dans la suite.

La vésicule ombilicale, d'importance accessoire en tant qu'organe de la nutrition chez les Mammifères, reste partout et essentiellement un organe hématopoïétique : c'est cela qui est son vrai rôle et sa vraie fonction. C'est du système vasculaire sanguin qui, dans les jeunes stades, prend naissance à sa surface, que procèdent, par une sorte de bourgeonnement, les vaisseaux allantoïdiens et par conséquent toute la circulation du placenta.

Les transformations que subit l'allantoïde sont parallèles à celles de la vésicule ombilicale. Chez les Sauropsidiens, son ébauche hypoblastique est, nous l'avons vu, amorcée par une accumulation de mésenchyme ; il en est encore ainsi chez les Mammifères. Chez les Primates notamment (fig. 313), le bourrelet mésenchymateux se fusionne complètement avec le pédicule de fixation de l'amnios à la séreuse de von Baer. Dès qu'il est apparu, les vaisseaux omphalo-mésentériques bourgeonnent dans son épaisseur et y apportent les matériaux nécessaires à l'édification de la circulation allantoïdienne ; celle-ci ne tarde pas à devenir très importante et dérive à son profit la presque totalité du sang omphalo-mésentérique. Dès lors, les artères et veines de ce nom vont en s'atrophiant rapidement, tandis que se développent de volumineuses artères et veines ombilicales (1).

Chez beaucoup de Mammifères, tel le lapin, une allantoïde hypoblastique, dilatée en une large vésicule (fig. 309), s'applique par son fond, en longeant le pédicule de fixation de l'amnios, contre la séreuse de von Baer, sur une étendue variable selon les espèces et que l'on appelle *zone placentaire*. Là le mésoblaste allantoïdien s'épaissit encore et se trouve parcouru d'un très riche réseau vasculaire ; ce réseau se propage à la séreuse de von Baer. Mais jamais la vésicule allantoïdienne ne prend l'énorme développement qu'elle a chez les Sauropsidiens. Son atrophie est aussi plus précoce et s'amorce dès que la circulation placentaire est assurée.

Chez les Primates, l'allantoïde hypoblastique est toujours rudimentaire, comme la vésicule ombilicale (fig. 310 et 312) : elle n'est jamais qu'un tube épithélial, s'ouvrant d'une part dans l'intestin cloacal, se terminant d'autre

(1) Les vaisseaux allantoïdiens et placentaires portent depuis toujours le nom de vaisseaux ombilicaux en raison du fait qu'on les voit entrer dans l'embryon au niveau de l'ombilic. Ce terme prête à confusion, étant donné le nom de vésicule ombilicale porté par le territoire des vaisseaux omphalo-mésentériques ; mais il est consacré par un très ancien usage et doit être conservé.

part par une extrémité à peine renflée. En revanche, son mésoblaste et ses vaisseaux conservent toute leur importance ; il semble vraiment que le tube allantoïdien ne serve plus que de tuteur aux vaisseaux ombilicaux dans leur trajet vers le placenta. Enfin, chez les Rongeurs à feuillets invertis (cobaye, rat, souris), l'allantoïde n'est plus guère qu'une masse de mésenchyme et de vaisseaux.

L'atrophie progressive des vésicules ombilicale et allantoïdienne, a pour corollaire un développement parallèle de la cavité amniotique, qui prend pro-

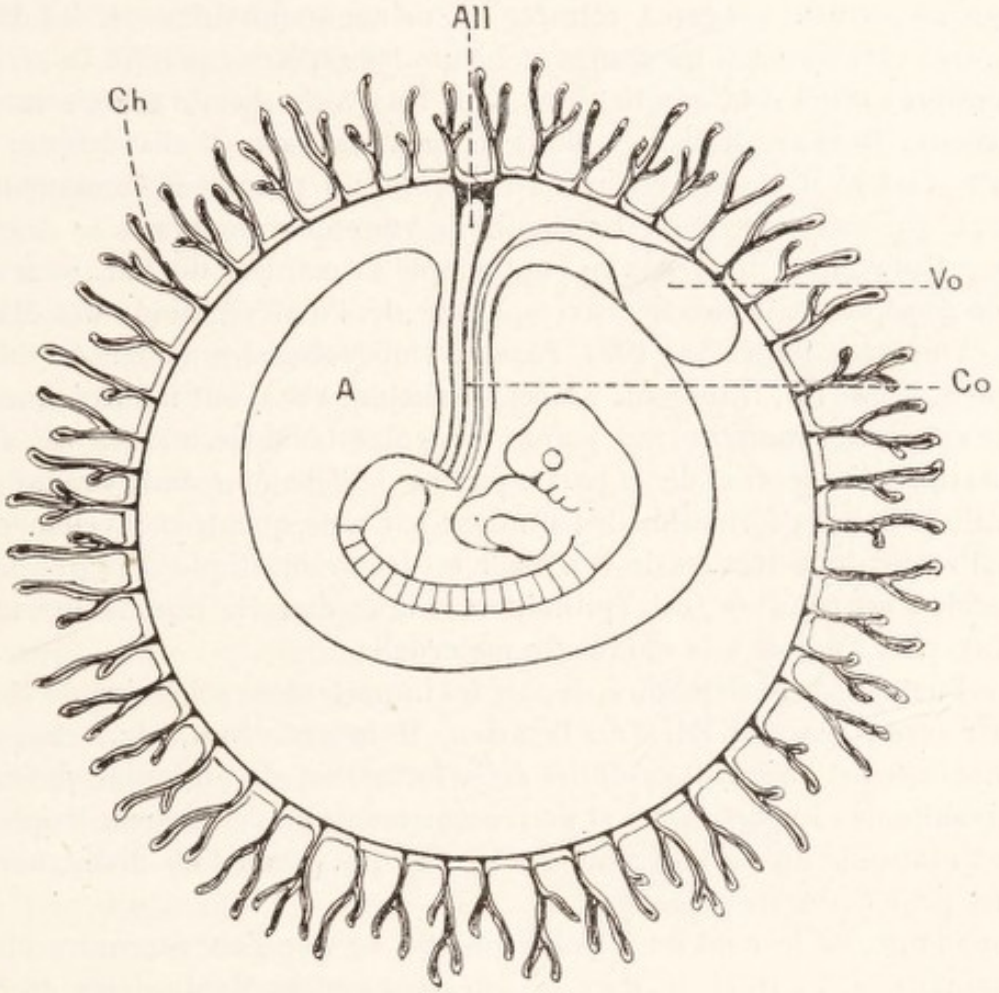


Figure 310. — Annexes fœtales et placenta de l'Homme (d'après Kölliker). Même légende que précédemment. *Ch*, chorion ; *Co*, cordon ombilical.

gressivement leur place dans le cœlome extraembryonnaire (fig. 310). C'est naturellement chez les Primates et chez l'Homme que cette substitution topographique s'accomplit le plus rapidement et le plus complètement. Là, l'amnios se dilatant et réduisant le cœlome dans son expansion, finit par s'appliquer contre toute la face profonde de la séreuse de von Baer et par se souder à elle. Dès ce moment, il n'y a plus dans l'œuf que la seule cavité amniotique, qui continuera encore à grandir par la suite. Dans le liquide qui la remplit est plongé le fœtus, qu'un long cordon ombilical unit à la zone placentaire. Ce cordon, revêtu de l'épiblaste amniotique, livre passage aux vaisseaux ombilicaux (artères et veines) et aux deux minces tubes épithéliaux qui sont

les restes des canaux ombilical et allantoïdien ; le tout est englobé dans un tissu muqueux très lâche (gelée de Wharton). Quant à la paroi de l'œuf, ou, ce qui revient au même, de la cavité amniotique, elle se compose, de dedans en dehors, de l'épiblaste amniotique, d'une couche de mésoblaste vascularisé, et du trophoblaste de la séreuse de von Baer qui a pris l'aspect d'un revêtement chorial.

Développement du placenta. — Par définition, le placenta est l'organe grâce auquel l'œuf s'unit à la muqueuse utérine et assure la nutrition de l'embryon.

Nous ne pouvons songer à retracer ici, même sommairement, les dispositions, très variées selon les genres et même les espèces, qu'offre la série des Mammifères. Elles sont mentionnées dans les traités d'embryologie humaine (Tourneux, Grosser, Keibel et Mall) et dans les livres d'obstétrique. Cette grande variété d'aspects recouvre d'ailleurs un processus fondamental et général, qui seul a de l'intérêt au point de vue embryologique.

Avec Hubrecht et tous ceux qui ont adopté sa manière de voir, nous avons appelé *trophoblaste* la couche enveloppante de l'œuf segmenté des Mammifères (Voir page 106 et fig. 102). Tous les embryologistes modernes (Ed. Van Beneden, M. Duval, Hubrecht, Keibel, Assheton, etc.), ont montré que l'épiblaste extraembryonnaire des jeunes vésicules blastodermiques est du trophoblaste, à l'exception de la partie proche de l'ébauche embryonnaire, qui est utilisée dans la formation de l'amnios ; par conséquent, le revêtement épithélial entier de la séreuse de von Baer est trophoblastique. Dès que la zone pellucide s'est résorbée, cet épithélium baigne dans le liquide utérin (lait utérin), puis s'accole à la muqueuse maternelle.

Il est actuellement démontré, depuis les importantes recherches de Mathias Duval, confirmées par Ed. Van Beneden, Hubrecht, Nolf, etc., etc., que le trophoblaste est l'élément essentiel de la formation du placenta, que ce dernier résulte de l'hypertrophie et de remaniements du revêtement trophoblastique ; l'intimité du contact entre l'utérus et lui, permet de distinguer deux formes principales de placentas.

Dans l'une, où le nom est à peine justifié, et que l'on rencontre chez les Marsupiaux (J. P. Hill), le Porc et quelques autres Mammifères encore, le trophoblaste s'épaissit, le tissu conjonctif sous-jacent se vascularise abondamment, mais le tout reste simplement appliqué contre l'épithélium utérin, qui conserve son intégrité. Son rôle consiste donc à absorber, comme le fait l'intestin, les produits sécrétés par les glandes de l'organe maternel, produits assez abondants dans ces cas pour justifier l'appellation de lait utérin qu'on leur donne (Bonnet). Au moment de la mise-bas, le jeune est expulsé avec toutes ses enveloppes et la muqueuse utérine reprend rapidement ses caractères normaux. Il n'y a pas de caduques ; ces placentas sont dits : indeciduata. Dans quelques espèces appartenant à la même catégorie (mouton, etc.), le contact est plus intime, le trophoblaste, en bourgeonnant, s'enfonce dans les culs-de sac glandulaires et dans les plis de la muqueuse, mais les caractères généraux du placenta restent les mêmes.

La seconde forme est réalisée chez la majorité des Mammifères (carnas-

siers, rongeurs, etc.) et a son expression la plus parfaite chez l'Homme. Ici, l'évolution du trophoblaste prend une allure envahissante, soit par toute sa surface, soit en des points limités seulement ; l'embryon devient pour sa mère un véritable parasite et la muqueuse utérine subit des modifications profondes. On sait aujourd'hui, grâce aux recherches de Frænkel, de Bouin et Ancel, de Weymeersch et autres, que la prolifération trophoblastique qui permet la fixation de l'œuf, est conditionnée par l'activité plus grande de la circulation utérine, provoquée elle-même par la sécrétion interne du corps jaune. Mais ce point étant admis, il n'en reste pas moins que, sous l'influence directe du placenta, la muqueuse se nécrose dans toutes ses couches superficielles après une réaction et une hypertrophie passagères.

L'épithélium superficiel, après une abondante pullulation amitotique de ses noyaux, dégénère (des Cilleuls) et est absorbé par le trophoblaste ; les tubes excréteurs des glandes ont le même sort ; le derme et les endothéliums vasculaires, après s'être transformés en des éléments de structure histologique souvent compliquée, cellules caduques, cellules géantes, gaînes périvasculaires, etc., etc., finissent aussi par disparaître, et le placenta vient prendre leur place. Il n'y a donc pas en réalité de placenta maternel ; ce que l'on désigne sous ce nom n'est qu'une étape de la destruction et de la nécrose des tissus maternels sous l'influence du véritable placenta, lequel est exclusivement fœtal (Nolf).

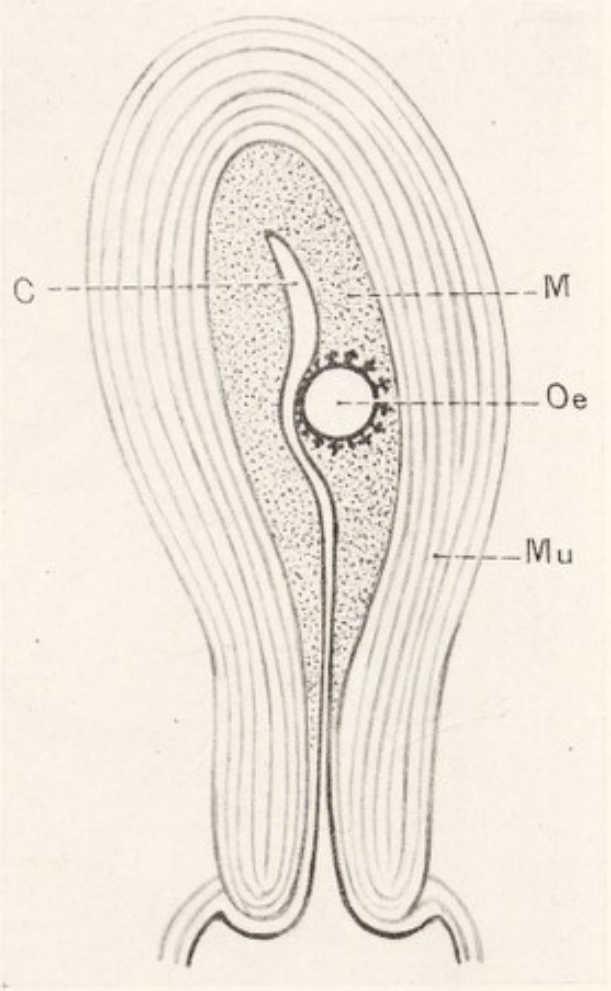


Figure 311. — Implantation de l'œuf humain dans la muqueuse utérine (d'après O. Grosser). *C*, cavité utérine ; *M*, muqueuse ; *Mu*, musculature ; *Œ*, œuf.

Tels sont, à l'heure actuelle, les grands traits de la placentagénèse ; ils ne sont qu'un développement de la découverte, faite par Mathias Duval, de l'origine épiblastique du syncytium placentaire. Après de longues controverses, on peut la considérer comme ralliant la majorité des embryologistes.

Cependant, la nécrose maternelle n'est pas toujours totale ; elle a des degrés : partout l'épithélium tombe ; parfois (Murin, Nolf ; Hérisson, Hubrecht), une mince couche dermatique sous-épithéliale subsiste plus ou moins altérée : elle a reçu le nom de couche paraplacentaire (Nolf) ; dans certaines for-

mes, l'endothélium vasculaire persiste, intact ou modifié dans sa structure, et les échanges avec le sang fœtal doivent se faire à travers lui ; mais ailleurs, notamment chez la femme, il dégénère aussi et le sang maternel circule dans de vastes lacunes limitées par d'innombrables travées trophoblastiques qui y baignent à nu (lacunes sangui-maternelles de M. Duval). Partout enfin, la

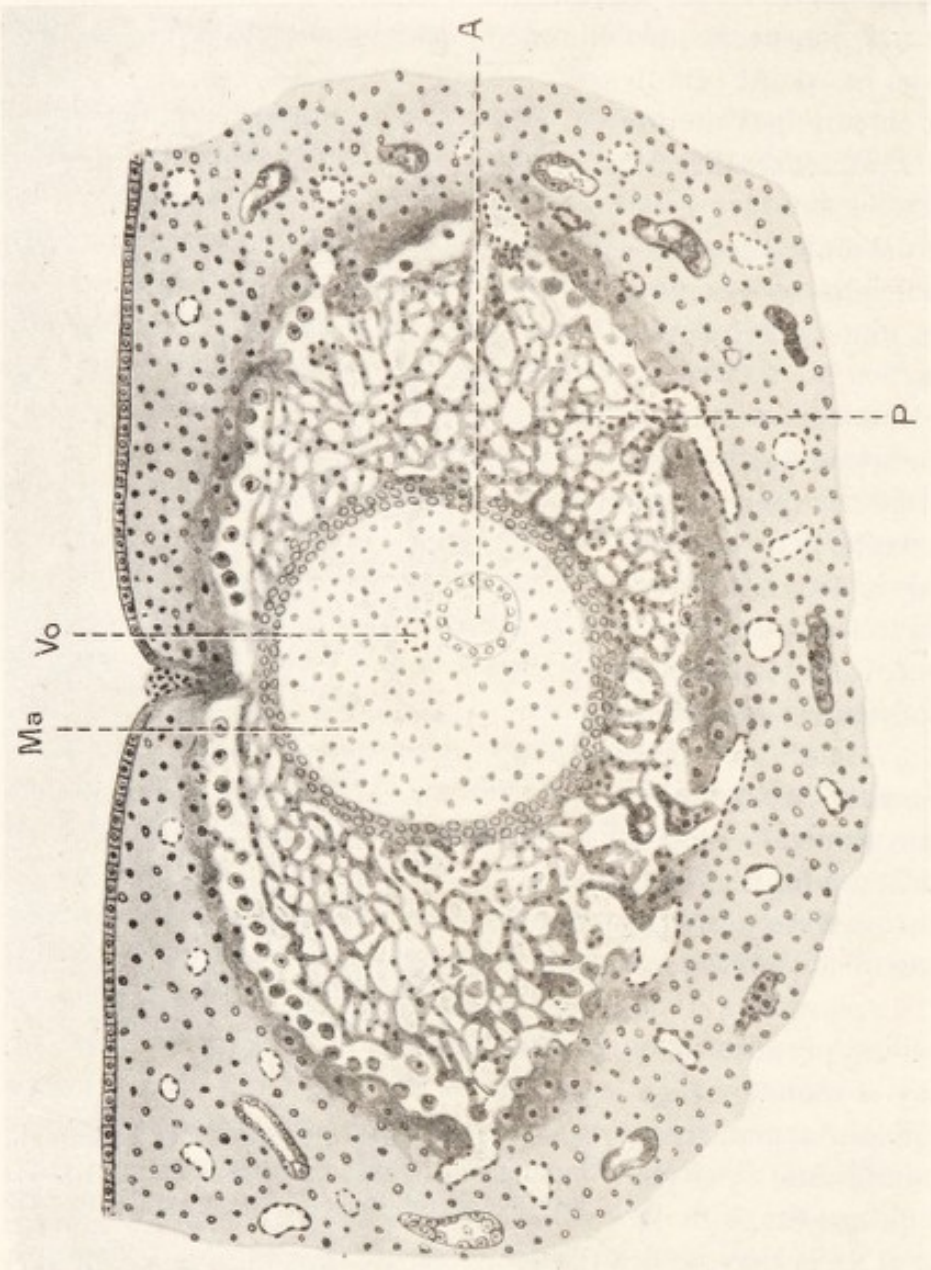


Figure 312. — Jeune œuf humain enchâssé dans la muqueuse utérine (d'après Bryce et Teacher). *A*, amnios ; *Ma*, magma réticulé ; *P*, trophoblaste ; *Vo*, vésicule ombilicale.

couche la plus profonde du derme, accolée à la musculature et renfermant les fonds des culs de sac glandulaires, résiste et après la mise-bas sera le lieu d'origine de la régénération de la muqueuse.

Nous venons de décrire la réaction de l'organisme maternel ; il nous reste à donner quelques détails sur la formation du placenta proprement dit, et dès l'abord, deux cas sont à envisager. Chez beaucoup de Mammifères (Chéiroptères, lapin, etc.), le développement de l'œuf se fait dans la cavité utérine. Il se fixe en un point de cette dernière entre deux replis de la

muqueuse, du côté mésométrial ou antimésométrial selon les espèces, et il ne fait, par son développement, que dilater un espace naturel. Chez d'autres (Rongeurs à feuillets invertis, Primates, Homme) il n'en est pas ainsi. A peine l'œuf a-t-il achevé sa segmentation et sa couche trophoblastique s'est-elle constituée, qu'il érode la partie de la muqueuse sur laquelle il est accolé; il la détruit, en phagocyte les débris, puis pénètre dans son épaisseur par une sorte de cratère dont les bords se referment au-dessus de lui (fig. 311, 312). En d'autres termes, il sort de la cavité utérine et se niche dans sa muqueuse. Au fur et à mesure qu'il grandit, que l'embryon et ses annexes se dévelop-

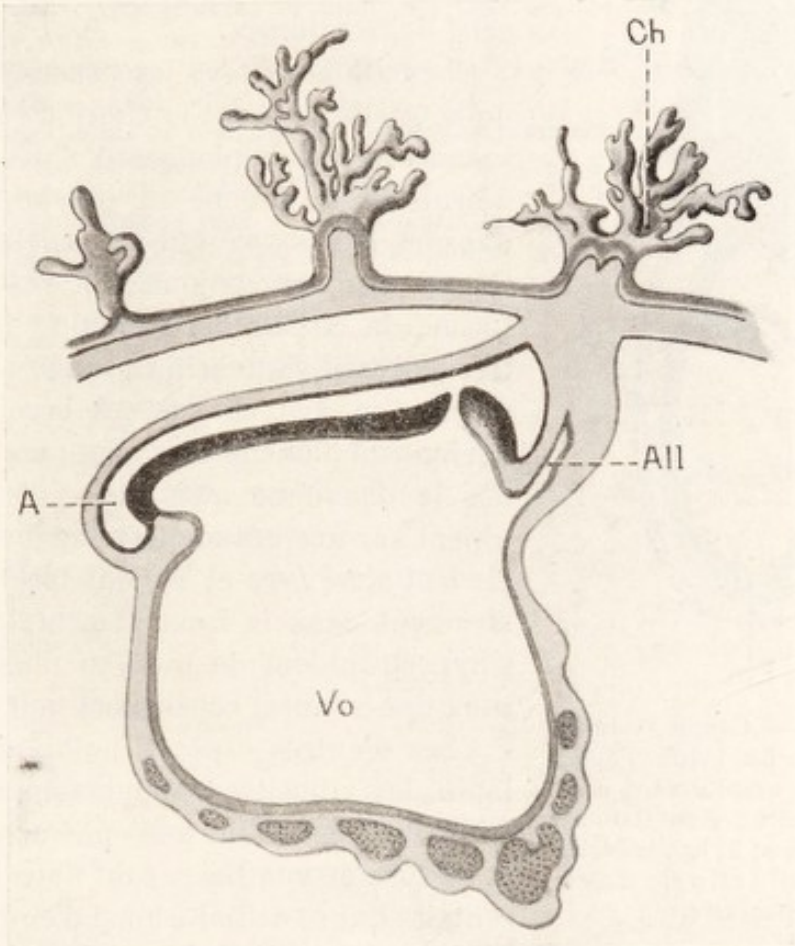


Figure 313. — Coupe sagittale de l'œuf humain de von Spee. *A*, amnios ; *Ch*, chorion ; *Cn*, canal neurentérique ; *Vo*, vésicule ombilicale.

pent, la cavité utérine disparaît par rapprochement puis soudure de ses parois.

On voit que dans ce second cas, l'entrée en jeu du trophoblaste est beaucoup plus précoce que dans le premier, mais en somme, c'est là l'unique différence importante et les stades ultérieurs de la placentation n'en sont pas modifiés. Nous allons les décrire rapidement.

Sur toute la surface de la vésicule blastodermique, mais à des degrés divers selon les régions et les espèces, le trophoblaste (épiblaste de la séreuse de von Baer) prolifère abondamment par mitose ; les cellules deviennent plus nombreuses, plus volumineuses et plus hautes (épaississements ectoplacentaires

mes, l'endothélium vasculaire persiste, intact ou modifié dans sa structure, et les échanges avec le sang fœtal doivent se faire à travers lui ; mais ailleurs, notamment chez la femme, il dégénère aussi et le sang maternel circule dans de vastes lacunes limitées par d'innombrables travées trophoblastiques qui y baignent à nu (lacunes sangui-maternelles de M. Duval). Partout enfin, la

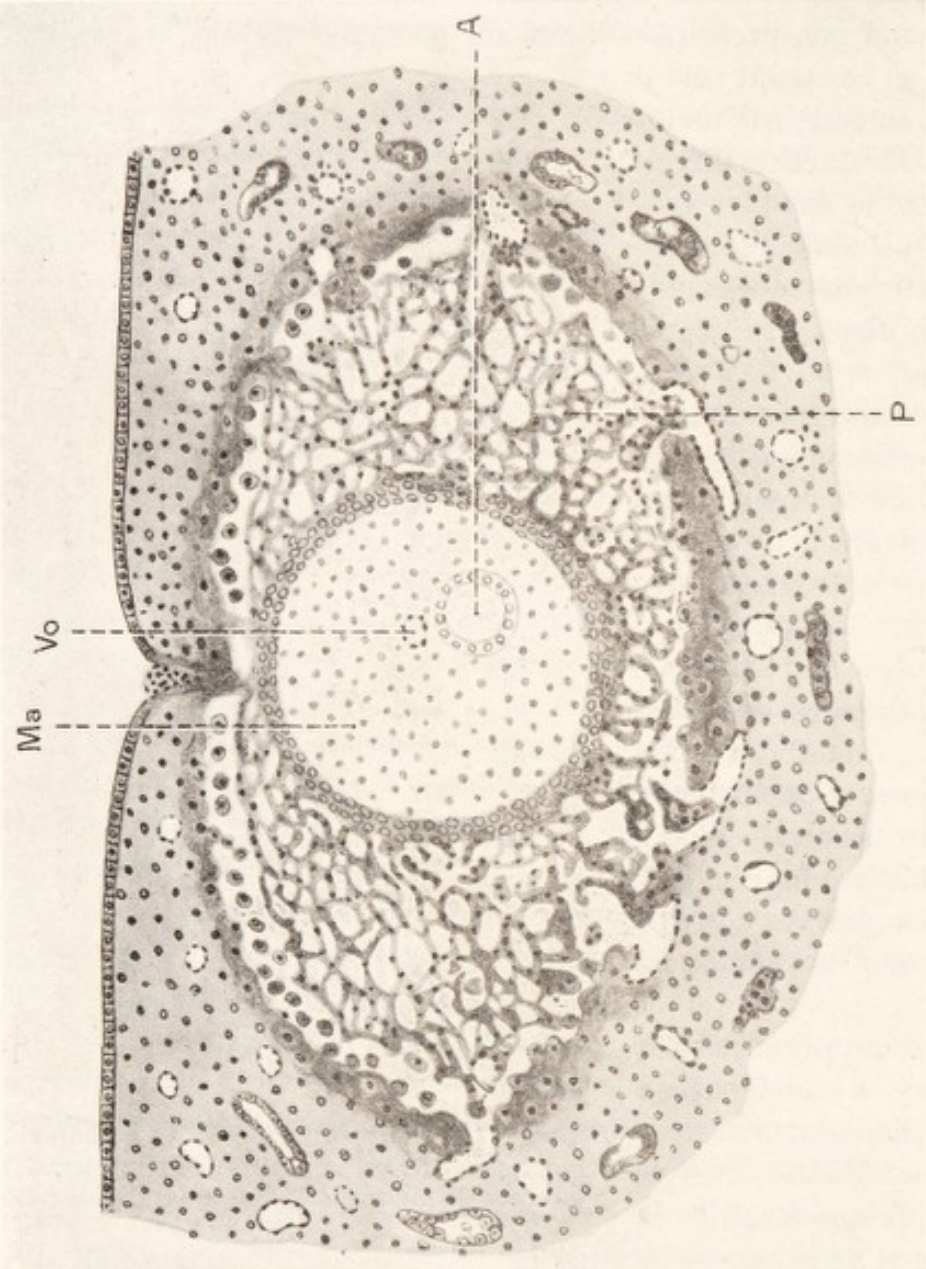


Figure 312. — Jeune œuf humain enchâssé dans la muqueuse utérine (d'après Bryce et Teacher). *A*, amnios ; *Ma*, magma réticulé ; *P*, trophoblaste ; *Vo*, vésicule ombilicale.

couche la plus profonde du derme, accolée à la musculature et renfermant les fonds des culs de sac glandulaires, résiste et après la mise-bas sera le lieu d'origine de la régénération de la muqueuse.

Nous venons de décrire la réaction de l'organisme maternel ; il nous reste à donner quelques détails sur la formation du placenta proprement dit, et dès l'abord, deux cas sont à envisager. Chez beaucoup de Mammifères (Chéiroptères, lapin, etc.), le développement de l'œuf se fait dans la cavité utérine. Il se fixe en un point de cette dernière entre deux replis de la

muqueuse, du côté mésométrial ou antimésométrial selon les espèces, et il ne fait, par son développement, que dilater un espace naturel. Chez d'autres (Rongeurs à feuillets invertis, Primates, Homme) il n'en est pas ainsi. A peine l'œuf a-t-il achevé sa segmentation et sa couche trophoblastique s'est-elle constituée, qu'il érode la partie de la muqueuse sur laquelle il est accolé; il la détruit, en phagocyte les débris, puis pénètre dans son épaisseur par une sorte de cratère dont les bords se referment au-dessus de lui (fig. 311, 312). En d'autres termes, il sort de la cavité utérine et se niche dans sa muqueuse. Au fur et à mesure qu'il grandit, que l'embryon et ses annexes se dévelop-

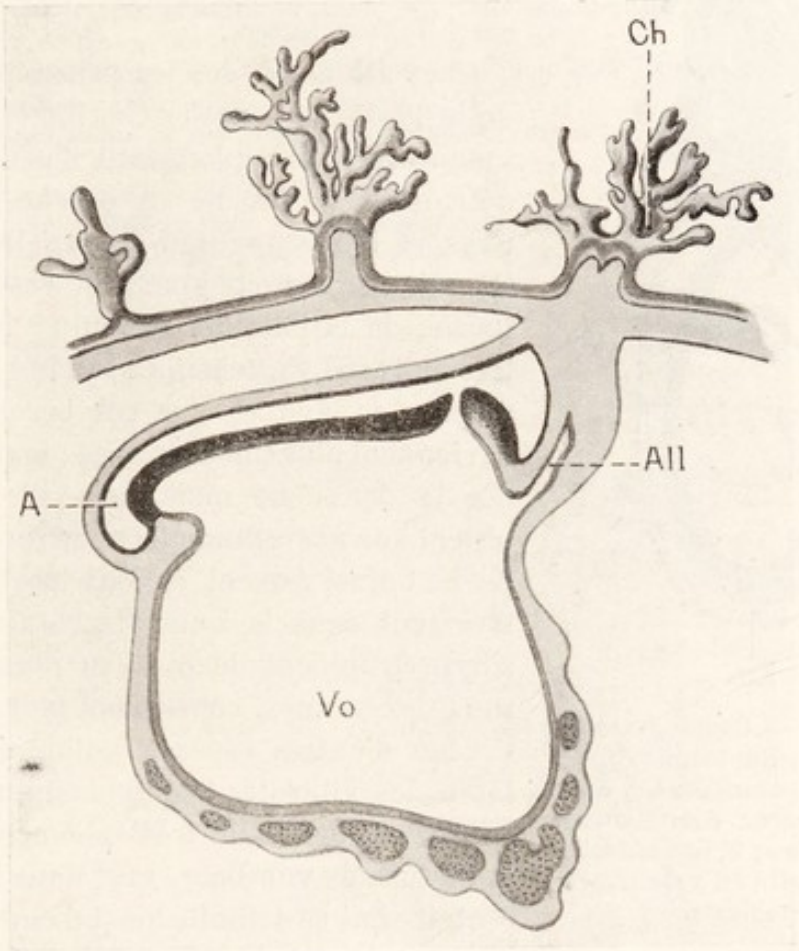


Figure 313. — Coupe sagittale de l'œuf humain de von Spee. *A*, amnios ; *Ch*, chorion ; *Cn*, canal neurentérique ; *Vo*, vésicule ombilicale.

pent, la cavité utérine disparaît par rapprochement puis soudure de ses parois.

On voit que dans ce second cas, l'entrée en jeu du trophoblaste est beaucoup plus précoce que dans le premier, mais en somme, c'est là l'unique différence importante et les stades ultérieurs de la placentation n'en sont pas modifiés. Nous allons les décrire rapidement.

Sur toute la surface de la vésicule blastodermique, mais à des degrés divers selon les régions et les espèces, le trophoblaste (épiblaste de la séreuse de von Baer) prolifère abondamment par mitose ; les cellules deviennent plus nombreuses, plus volumineuses et plus hautes (épaississements ectoplacentaires

de M. Duval). Puis, le processus s'accentuant, ces cellules se stratifient en deux couches : l'une, profonde, reposant sur le mésoblaste sous-jacent, conserve sa structure : c'est le cytoblaste ; l'autre, superficielle, en contact avec le tissu utérin, par effacement des limites cellulaires se transforme en un syncytium (plasmodiblaste d'Ed. Van Beneden). Alors, cytoblaste et plasmodiblaste poursuivent leur croissance, se soulèvent en des villosités (fig. 310, 313) de plus en plus ramifiées et envahissantes, dans l'axe desquelles pénètre une lame mésodermique qui entraîne avec elle des capillaires sanguins ; la séreuse de von Baer, ainsi hérissée de villosités, porte le nom de chorion auquel on ajoute le qualificatif de frondosum.

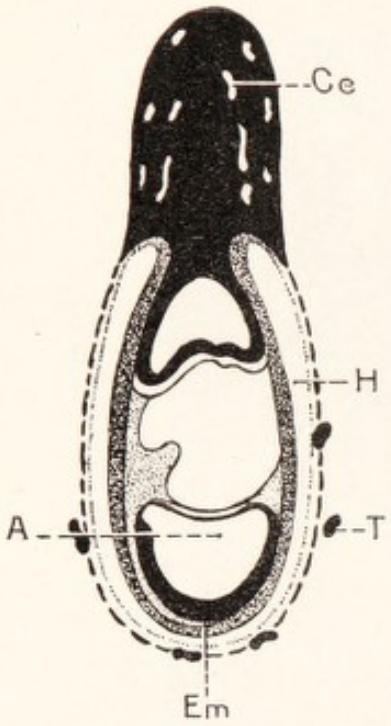


Figure 314. — Coupe verticale d'un œuf de Rat blanc (d'après Grosser). *A*, amnios ; *Ce*, cône ectoplacentaire ; *Em*, ébauche embryonnaire ; *T*, trophoblaste ectoplacentaire en voie d'atrophie ; *H*, hypoblaste.

Chez l'Homme, dès les premières semaines de la gestation, tout le chorion est pourvu de longues villosités plongeant dans le derme, le détruisant de proche en proche et baignant dans les lacunes sangui-maternelles (fig. 312). Quand leur axe conjonctif et vasculaire s'est formé, la circulation sanguine fœtale y est très active et s'intensifie à mesure que le fœtus avance en âge et que ses besoins nutritifs deviennent plus considérables ; mais peu après, dès le deuxième mois, les villosités s'atrophient sur une grande étendue du chorion qui devient ainsi *lævе* et restent localisées exclusivement dans la zone placentaire ; là, elles s'hypertrophient de plus en plus et, avec le sang des lacunes, constituent tout le placenta.

Chez d'autres espèces, notamment chez le lapin, les villosités trophoblastiques sont très rares, très petites et très éphémères sur toute la séreuse de von Baer, sauf dans la zone placentaire qui se délimite ainsi d'emblée ; celle-ci prend très tôt la forme d'un fer à cheval ouvert en avant et embrassant dans sa concavité toute la partie postérieure de l'embryon (fig. 303) ; c'est le croissant ectoplacentaire de M. Duval.

Chez d'autres encore, à placenta multiples, les zones ectoplacentaires sont nombreuses et disséminées. Enfin, chez les Rongeurs à feuillets invertis (fig. 314), tout le pôle de la vésicule blastodermique d'où est partie l'invagination de l'ébauche embryonnaire prolifère en masse et, sous l'aspect d'un cône épais, s'enfonce dans la muqueuse utérine (cône ectoplacentaire de M. Duval). Tout le reste de la séreuse de von Baer, avec l'hypoblaste de la portion de la vésicule vitelline qui lui est adjacente, s'atrophie de bonne heure.

Ainsi s'édifie le placenta chez les Mammifères étudiés jusqu'ici. Au moment de l'accouchement, il est expulsé avec les débris de la muqueuse utérine, à laquelle on donne le nom de *caduque*. Les anciens embryologistes ont minu-

tieusement catalogué ces caduques, mais cette classification n'a d'intérêt que pour les cas particuliers que l'on a en vue et n'a aucune valeur embryologique. Le lecteur la trouvera d'ailleurs dans tous les traités d'obstétrique.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Voir les traités d'embryologie et d'obstétrique, et aussi O. Grosser : *Vergleich. Anat. und Entwicklungsgesch. der Eihaüte und der Placenta*, Vienne et Leipzig, 1909.

Les travaux fondamentaux et qui donnent les faits essentiels sont : M. Duval. *C. R. Soc. Biologie*, Paris, 1887 ; *Journ. Anat. et Physiol.*, 1889, 1892, 1895. — Hubrecht. *Quart. Journ.*, LIII, 1908 (résume et interprète tous ses travaux antérieurs). — Nolf. *Arch. Biol.*, XIV, 1895. — Ravn. *Arch. f. Anat. u. Physiol. anat. Abt.*, 1895. — Ed. van Beneden. *Bull. Acad. roy. Belgique*, 1888 ; *C. R. Soc. Biol.*, Paris, 1888. — Ed. van Beneden et Ch. Julin. *Arch. Biol.*, IV, 1884.

En ce qui concerne les premiers stades de la placentation humaine : Bryce et Teacher. *Early Develop. and Imbedd. of the Human Ovum*, Glasgow, 1908. — Peters. *Ueber die Einbettung des menschlichen Eies, etc.*, Vienne, 1899. — Comte von Spee. *Arch. f. Anat, u. Phys. anat. Abt.*, 1889 et 1896. — Delporte. *Contribution à l'étude de la nidation de l'œuf humain*, Bruxelles, 1912.

DEUXIÈME PARTIE

EMBRYOLOGIE SPÉCIALE

LIVRE PREMIER

DÉVELOPPEMENT DE LA TÊTE

CHAPITRE PREMIER

NOTIONS PRÉLIMINAIRES. DÉVELOPPEMENT DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL

NOTIONS PRÉLIMINAIRES

L'acrogénèse et la céphalogénèse dont nous avons étudié les détails dans la première partie de ce livre, préparent le développement de la tête, en mettant en place les ébauches de ses organes. Leur valeur, en tant qu'étapes distinctes, est grande au point de vue ontogénétique, puisqu'elle permet de reconnaître et de délimiter, à des stades très reculés, la partie de l'œuf qui donnera naissance à la tête, sans la confondre avec celle qui deviendra le tronc. Cette valeur n'est pas moindre au point de vue phylogénétique, puisque des faits bien établis permettent de conclure que la tête des Vertébrés n'est pas une partie du tronc secondairement transformée, mais est au contraire la partie primaire et fondamentale du corps, à laquelle s'est ensuite ajouté le tronc, essentiellement locomoteur, et où se sont localisées les fonctions de la nutrition, de l'excrétion et de la génération. Il y a de longues années déjà, Balfour avait entrevu les grandes lignes de cette manière de voir en reconnaissant que les nerfs périphériques de la tête sont plus primitifs que ceux du tronc.

Mais cette formule générale étant admise, la tâche de l'embryologie n'est pas finie, loin de là ; elle va même se compliquer au fur et à mesure qu'elle entrera dans le détail de la différenciation des feuillets et de l'organogénèse.

Dans les jeunes stades, spécialement pendant que la chorde et le mésoblaste s'isolent de l'entoblaste, les limites des zones acrogénétique, céphalogénétique et notogénétique sont bien reconnaissables ; mais plus tard, la valeur des premiers critères diminue ou même disparaît entièrement et il faut en choisir d'autres, rattachés aux premiers aussi étroitement que possible. La plus grande difficulté réside dans la présence, à tous stades, d'éléments communs à la tête et au tronc, à côté d'organes spécifiques de l'une ou de l'autre région ; or ces organes spécifiques peuvent, dans leur accroissement, dépasser le territoire d'où ils tirent leur origine et empiéter sur d'autres. C'est ainsi que nous verrons, dans la partie dorsale du corps, l'extrémité antérieure du tronc être absorbée par la tête, dans des proportions quantitativement inégales selon les groupes ; ventralement, c'est l'inverse qui se produit : l'intestin branchial, formation essentiellement céphalique, envahit le tronc sur une étendue plus ou moins grande en rapport avec l'élévation des espèces dans la série zoologique.. Il en résulte que les relations de la tête et du tronc deviennent à un moment donné très complexes ; leur étude a suscité un grand nombre de recherches dont beaucoup sont remarquables et dont l'ensemble forme un des beaux monuments de la morphologie des Chordés.

Pourtant, bien des questions importantes ne sont pas encore résolues et sur de nombreux points l'accord entre les auteurs n'est pas réalisé. Il est vrai, le lecteur pourra s'en rendre compte par la suite, que les divergences portent moins sur les faits que sur l'interprétation qu'il faut en donner ; cela tient en partie à ce que la spéculation phylogénétique a trouvé, dans le « problème de la tête » un champ où elle a pu s'exercer presque sans limites. Comme toujours, en semblable cas, elle a été trop loin ; elle a fait du schéma, pour ne pas dire du roman, et créé d'inutiles difficultés.

Dans l'exposé que nous allons entreprendre, nous continuerons à suivre les mêmes points de vue qui nous ont guidés dans l'étude de la gastrulation, de la formation de l'embryon et des feuillets, c'est-à-dire que nous nous efforcerons de dégager les grandes lois morphogénétiques qui président à l'organogénèse de la tête des Vertébrés et d'expliquer les modalités spéciales de leur application dans les divers groupes. Ces lois générales, transcrites en un langage phylogénétique, donneront de l'évolution une idée plausible — parce que générale et vague — et serviront la cause du transformisme.

Avant tout, il importe de bien préciser comment se pose, en embryologie, le problème de la tête.

La tête c'est la région du cerveau, des grands organes des sens (œil, oreille, organe olfactif), des nerfs mixtes dorsaux (trijumeau, acoustico-facial, glosso-pharyngien, vago-spinal) avec leur territoire d'innervation primaire : l'appareil branchial et ses annexes ainsi que ses dérivés. Le nerf vague d'une part, le dernier arc branchial de l'autre, forment la limite de la tête vis-à-vis du tronc, parce que tous deux sont les derniers organes spécifiques de la tête ; mais comme la tête et le tronc ne sont pas simplement juxtaposés, et s'interpénètrent secondairement, cette limite n'a qu'une valeur purement embryologique, c'est-à-dire qu'elle n'est absolument réelle qu'au stade du

développement où toutes les ébauches sont constituées, mais n'ont pas encore subi d'accroissement propre. L'essentiel est donc d'établir l'existence de ce stade, dont les complications ultérieures seront d'une analyse relativement aisée, puisqu'elles consisteront surtout en des déplacements topographiques et en des empiètements réciproques des deux parties du corps.

Dans cette manière de voir, nous considérons donc la tête et le tronc comme des formations originairement autonomes, formant chacune leurs organes propres et ne se mélangeant qu'au cours de l'accroissement de ces organes. On verra que cette interprétation, bien que heurtant des conceptions phylogénétiques en honneur, est la seule qui s'accorde sans effort avec les faits ontogénétiques.

Nous parlions plus haut des complications ultérieures des ébauches de la tête et nous les opposions à celles du tronc. Elles sont en effet très différentes et cela à divers points de vue. La tête est seule à avoir de grands organes des sens spéciaux, des fentes branchiales, des nerfs dorsaux mixtes ; le tronc seul possède des organes génito-urinaires, une musculature puissante, des membres servant à la locomotion. Le tronc est cependant beaucoup plus simple que la tête et d'une composition plus homogène dans ses diverses parties ; la métamérie s'y maintient longtemps intacte et en est le trait dominant ; enfin, quand il s'accroît, il s'allonge régulièrement et également dans ses divers éléments. Au contraire l'un des caractères principaux du développement de la tête, ce sont les inégalités de croissance, considérables et précoces. Le système nerveux central, les organes des sens, deviennent énormes, exhubérants, la musculature somitique est au contraire rudimentaire ; la tête augmente beaucoup plus en volume qu'en longueur et par suite sa métamérie primaire, loin de s'accentuer, finit par devenir indistincte ; la segmentation mésoblastique reste en effet un des problèmes les plus obscurs de la céphalogénèse, alors qu'elle simplifie et éclaire la plupart des processus de la notogénèse.

Les déplacements topographiques provoqués par les inégalités de croissance, sont parfois très considérables et rendent singulièrement délicate l'interprétation des faits. Ainsi, le nerf oculo-moteur commun ne naît pas en regard du myotome auquel il est destiné et qui siège dans l'acromérite ; le développement du cerveau antérieur et du cerveau moyen l'a rejeté bien en arrière. La musculature de la langue procède des myotomes du tronc et pourtant elle finit par se trouver dans la partie antérieure du pharynx branchial, qui est une formation spécifiquement céphalique, ainsi que nous le démontrerons plus tard. Nous pourrions multiplier les exemples de ce genre.

Notons encore parmi les particularités propres à la tête, le découpage des lames latérales du mésoblaste en segments placés les uns derrière les autres, par les diverticules hypoblastiques qui formeront les poches viscérales. Ces segments sont les arcs viscéraux ; des fibres striées appartenant à la musculature volontaire s'y différencient sur place, alors que dans le tronc les lames latérales ne donnent que des fibres lisses ou tout au moins relevant de

la vie végétative ; de plus, ces muscles striés ne sont pas innervés par des racines ventrales, selon la loi de Bell, mais bien par des nerfs dorsaux.

Ces notions préliminaires étaient indispensables avant de décrire le développement de la tête. Cette description est extrêmement difficile, en raison de la complexité des faits et aussi des controverses auxquelles elle a donné lieu. Nous nous efforcerons de faire un exposé aussi synthétique que possible et d'interpréter rationnellement ce qui est susceptible de l'être.

C'est Balfour qui, par sa découverte des cavités céphaliques et des crêtes ganglionnaires craniennes, a jeté les premières bases de la morphogénèse de la tête. Peu après, M. Marshall y apportait d'importants compléments, et en 1882, Van Wijhe publiait sur le développement de la tête des Sélaciens un travail fondamental qui, aujourd'hui encore, doit être considéré comme classique. De très nombreuses recherches se succédèrent ensuite, inspirées par le désir de contrôler, d'étendre ou d'infirmer les observations de Van Wijhe ; elles portaient sur divers groupes de Vertébrés, mais spécialement sur les Sélaciens, et envisageaient, soit l'ensemble du problème, soit l'une de ses faces seulement. Sans prétendre en donner la liste complète, citons, parmi les études que nous aurons à utiliser dans les pages qui vont suivre, celles de Dohrn, de Kupffer qui, à côté de quelques idées heureuses a, dans de nombreux mémoires, encombré la science de descriptions fantaisistes et arrêté ses progrès pendant plusieurs années ; de Froriep, Houssay, J. Beard, Locy, Neal, Sewertzoff, Koltzoff, Braus, Mitrophánow, H. E. Ziegler et ses élèves Guthke et Klinckhardt, Johnston, Landacre, Hatschek ; celles d'Oppel, de Filatoff, de Johnson et de Parker qui ont eu pour objet les Amniotes. D'autres encore ont apporté des contributions intéressantes, mais d'un ordre plus spécial et la bibliographie du problème de la tête des Vertébrés est devenue l'une des plus longues et des plus touffues de toute l'embryologie.

DÉVELOPPEMENT DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL

On se rappelle que dès sa différenciation, la plaque médullaire, dans la zone céphalogénétique, se distingue par son étendue et par son épaisseur. Chez les Sélaciens notamment (fig. 145, 146), elle prend la forme d'une raquette dont le manche représenterait la moelle épinière future. Epaissie le long de ses bords, elle surplombe la masse deutoplasmique latéralement et en avant et l'activité mitotique des cellules qui la composent témoigne d'une croissance active. Bientôt ses bords se reploient, la raquette devient une large gouttière dont les lèvres se rapprochent et se soudent d'arrière en avant, ne laissant ouvert qu'un étroit neuropore antérieur qui ne se fermera qu'un peu plus tardivement (Voir fig. 146, 261).

Mais en même temps que les plaques médullaires cérébrales se contournent en un tube, elles ne cessent pas de croître et de s'étendre. Aussi le tube, quand il se ferme, est-il plutôt une vésicule, à cavité large, à parois épaisses

d'épithélium stratifié, piriforme dans son ensemble, à grosse extrémité antérieure. La cavité peut déjà être appelée épendymaire ; elle est l'ébauche des ventricules ; chez les Amphibiens, elle est délimitée par la couche de revêtement de l'ectoblaste (Götte, Corning, Marchetti, etc.).

Cet accroissement n'est pas égal et uniforme dans toutes les parties de l'ébauche cérébrale. Son plancher — sa partie ventrale — (zone motrice de His), s'allonge et s'étend beaucoup moins que sa voûte (zone sensorielle de His). Comme celle-ci est fixée à ses deux extrémités, en avant par l'hypophyse et la bouche, en arrière par sa continuité avec le tronc, elle est obligée de se soulever (fig. 235 et 246) en une voussure proéminente, qui surplombe et dépasse de plus en plus la région de la membrane pharyngienne : c'est ainsi que des parties primitivement dorsales, par cet allongement énorme de la voûte du cerveau, deviennent topographiquement ventrales : tels par exemple le neuropore, la région olfactive et la lame terminale future ; celle-ci aboutira au chiasma optique et représente, à tous les stades, l'extrémité apicale du cerveau, le point de continuité de la voûte et du plancher (His, etc.).

L'allongement du plancher est moindre que celui de la voûte ; il s'infléchit néanmoins, entraîné mécaniquement par elle (fig. 323), et il en résulte que toute l'extrémité antérieure de l'embryon prend une conformation nouvelle : la tête antérieure, volumineuse, bombée, projetée en avant et en bas, délimite à sa voûte un stomodæum au fond duquel se trouve la membrane pharyngienne (Voir Première Partie, Livre IV, Chap. IV).

Il en est ainsi, à des degrés plus ou moins marqués, chez tous les Vertébrés ; c'est chez les Cyclostomes et les Amphibiens que la dilatation vésiculeuse du cerveau est le plus faible ; le stomodæum y est inexistant ou reste rudimentaire.

On conçoit que le développement du système nerveux central exerce une influence sur les éléments qui lui sont sous-jacents ; sans doute ils s'accroissent aussi, mais moins activement et moins vite ; ils sont tiraillés et on voit la chorde, notamment, entraînée par le plancher médullaire, décrire, en le longeant, une courbure souvent brusque (fig. 249) avant de s'unir à l'intestin préoral (Prenant, Saint-Rémy, Bonnet, etc.). La voûte du pharynx se comporte de même, bien que de façon moins accusée ; sa cavité se dilate et un cul-de-sac en forme de poche (poche de Seessel), prend, au-dessus de la membrane pharyngienne, la place de l'intestin préoral (fig. 246). Quant au mésoblaste dorsal, l'étirement qu'il est obligé de subir a sur lui des conséquences bien plus importantes encore, dont il sera longuement question dans un prochain chapitre ; la principale est que sa segmentation est rudimentaire et finit même par disparaître presque complètement.

Revenons-en, après ces données générales, aux particularités du développement du cerveau. Non seulement sa croissance d'ensemble n'est pas uniforme, la voûte l'emportant sur le plancher, mais si on l'examine dans le détail, on aperçoit qu'elle est la résultante de l'activité d'une série de centres de prolifération plus petits qui ont, à ce point de vue, la même signification que les centres de prolifération mésoblastiques qui se traduisent par la

segmentation en somites. Mais ces segments neuraux ou neuromères ne se présentent pas à l'observation sous le même aspect à tous les stades et il y a lieu de distinguer deux étapes dans leur évolution : l'une primaire, dite des dentelures marginales (Locy, Neal), et l'autre secondaire, des neuromères céphaliques vrais et des vésicules cérébrales (Orr, Beraneck, Mac Clure, Houssay, Hill, Neal, A. Weber, Gräper, Johnston, etc.). La première étape n'est typique que chez les Sélaciens, la seconde est parcourue par tous les Vertébrés sans exception.

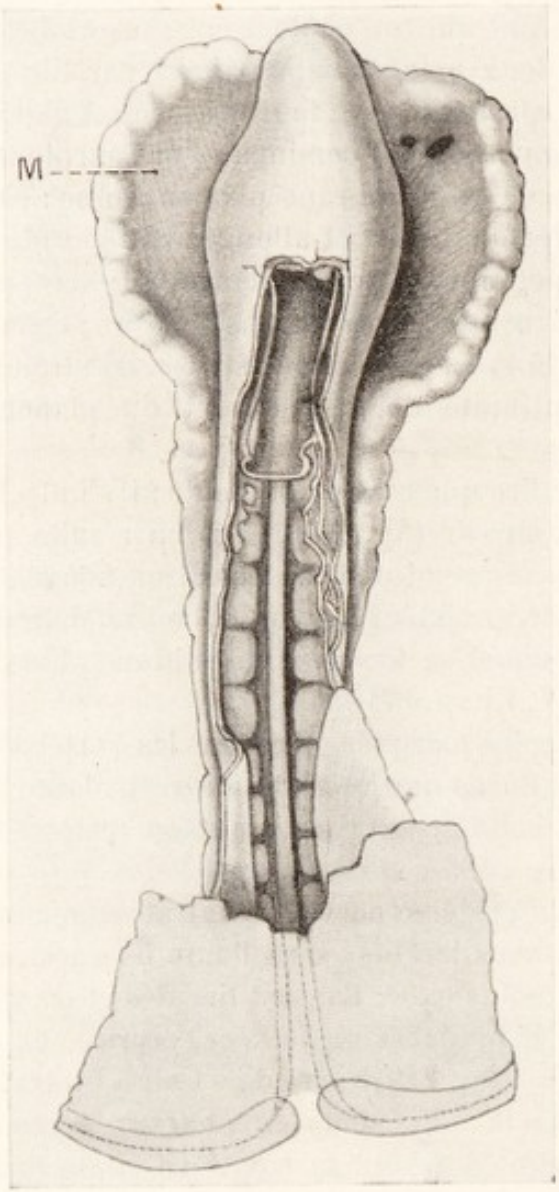


Figure 315. — Embryon de Squalus acanthias (d'après H. V. Neal). *M*, plaque médullaire avec dentelures marginales.

Les dentelures marginales des plaques cérébrales (fig. 315), se présentent comme une série d'épaississements de leur bord externe, séparés par de courtes incisures. Leur nombre est assez considérable, mais il n'est pas constant et les dentelures droite et gauche ne se correspondent pas toujours exactement ; enfin leur durée est très éphémère. Personne ne doute qu'ils ne soient des centres de prolifération plus intense de l'épithélium médullaire, mais la plupart des auteurs se refusent à leur reconnaître une signification morphologique quelconque. En raison de leur irrégularité et de la brièveté de leur existence, on ne peut, en effet, songer à voir dans les dentelures marginales le vestige d'une segmentation primitive de la tête et à leur accorder une importance phylogénétique primordiale. Mais il serait tout aussi injustifié de n'y voir qu'un détail négligeable et sans intérêt ; chez les Sélaciens aussi il existe, à un moment donné, une sorte de présegmentation du mésoblaste de la tête antérieure (Dohrn), éphémère comme les dentelures et qui précède la segmentation définitive en somites vrais ; nous y reviendrons plus tard (fig. 338). Les dentelures marginales ont, à notre sens, la même signification et la même valeur qu'elle : elles sont l'une des manifestations des lois de la croissance des Vertébrés.

Dès que les plaques cérébrales se replient pour se fermer en un tube, les dentelures s'effacent, mais en même temps que le tube neural se dilate et

s'allonge, deux étranglements très nets, placés l'un devant l'autre, le découpent en trois vésicules secondaires (fig. 316) : l'une antérieure, la plus volumineuse, la plus renflée, reste à la voûte du stomodæum ; à ses dépens s'édifiera le cerveau antérieur ou prosencéphale ; une moyenne, plus petite dès le début, qui le restera et deviendra le mésencéphale ou cerveau moyen ; la troisième enfin, postérieure, piriforme et qui par sa petite extrémité se continue dans la moelle épinière, constituera le cerveau postérieur ou rhombencéphale. C'est surtout le long de leurs faces latérales et dorsale que les trois vésicules cérébrales sont nettement séparées l'une de l'autre. Elles sont connues de longue date et depuis longtemps aussi leur destinée finale est élucidée (His, et de très nombreux autres auteurs) ; elles sont, de plus, absolument constantes chez tous les Vertébrés.

Leurs parois ne sont pas lisses ; dans le prosencéphale (Locy, Hill, Neal, A. Weber et d'autres) existent des plissements légers, mais réguliers, symétriques à droite et à gauche, siégeant spécialement le long des faces latérales et ventrales. Bien que peu marqués, ils suffisent à donner à la vésicule une sorte de métamérie. Leur nombre paraît être, en général, de trois chez les Vertébrés ; chez certains Oiseaux, il peut cependant être de quatre et même de cinq (A. Weber). On a donné à chacune des

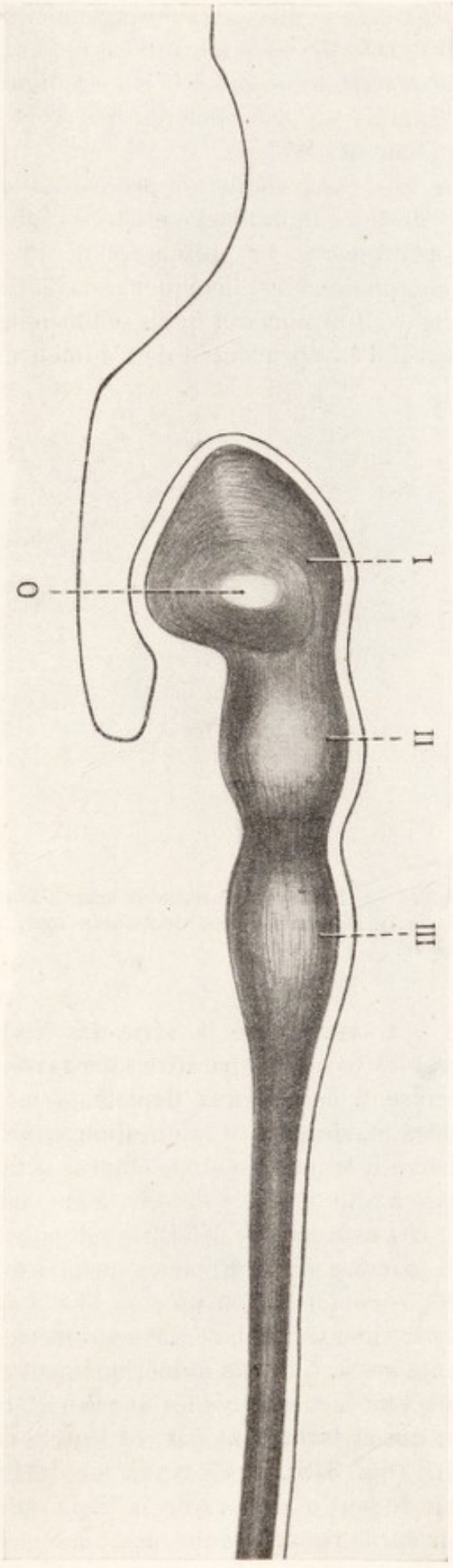


Figure 316. — Embryon de Poulet, montrant les trois vésicules cérébrales primaires I, II, III (d'après Froriep). *O*, vésicule oculaire.

zones comprises entre deux étranglements le nom de neuromère (Mac Clure) (fig. 317, 318). Le premier, qui est le bout du prosencéphale, correspond au champ olfactif, le second à la zone optique et formera une bonne partie du télencéphale ; du troisième (ou des 3e et 4e) naîtront enfin les éléments du diencéphale (A. Weber).

Dans le mésencéphale un processus analogue sépare deux neuromères dont la destinée individuelle est très vague.

Les neuromères du prosencéphale et du mésencéphale (on les appelle aussi encéphalomères) manquent souvent de netteté ; c'est chez les Oiseaux qu'on les voit le mieux et qu'ils semblent le plus nombreux (A. Weber) ; aussi convient-il d'être prudent et de n'admettre que sous réserve leur équivalence

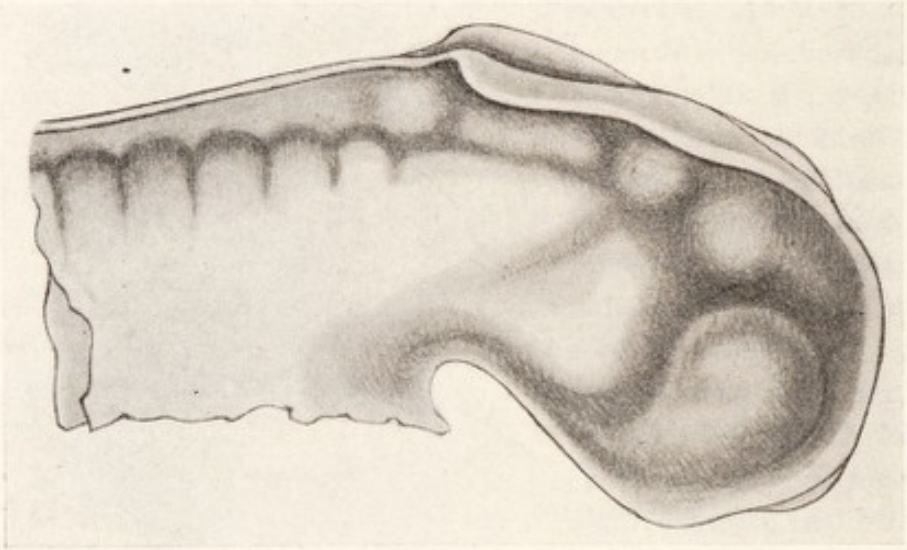


Figure 317. — Embryon de Squalus acanthias plus âgé que celui de la fig. 315 (d'après H. V. Neal). Disparition des dentelures marginales et apparition de la neuromérie définitive.

exacte à travers toute la série des Vertébrés. Certains auteurs (Neal et d'autres) les voyant disparaître sans savoir exactement ce qu'ils deviennent, leur refusent, comme aux dentelures marginales, la valeur de segments véritables et, simplifiant la question, considèrent le prosencéphale comme le neuromère I, le mésencéphale étant le neuromère II. On peut provisoirement souscrire à cette manière de voir, à la condition qu'il soit entendu que chacun de ces neuromères définitifs est polymère, c'est-à-dire a la valeur d'un certain nombre de neuromères primaires — peut être variable selon les groupes — confondus en un seul (3 à 5 pour le premier, 2 pour le second).

Dans le rhombencéphale, la neuromérie est beaucoup plus manifeste, plus constante aussi, à la fois numériquement et anatomiquement. Les segments nerveux sont bien séparés les uns des autres par de petites incisures superficielles, qui se traduisent par de légères crêtes saillant dans la cavité épendymaire (fig. 318). Les noyaux des cellules de l'épithélium neural sont groupés de part et d'autre de la ligne de séparation qui, en coupe, tranche en clair sur le reste. Chaque neuromère rhombencéphalique répond donc à

un véritable groupement cellulaire. Chez les Sélaciens, où leur étude est aisée et a été fréquemment faite, ils apparaissent sur des embryons possédant de 13 à 14 somites mésoblastiques, atteignent leur plein développement aux stades à 50 ou 60 somites et s'effacent dans la suite.

Leur nombre varie un peu selon les auteurs, qui en comptent 5, 6 ou 7, divergence qui s'explique, car le premier se confond avec le cervelet et le dernier se perd dans la moelle épinière ; en somme on peut, avec Neal, considérer que leur nombre vrai est de 5 (fig. 318, 319). Ce nombre paraît constant dans toute la série des Vertébrés, et de plus, fait très remarquable, la neuromérie rhombencéphalique n'est nullement un vestige qui tend à s'effacer au fur et à mesure qu'on s'élève dans l'échelle zoologique ; bien au contraire, c'est chez les Cyclostomes qu'elle est le plus obscure et chez les Mammifères qu'elle est peut-être le plus évidente : on la trouve au premier coup d'œil sur des embryons humains mesurant de 6 à 10 millimètres de longueur. Enfin, et ceci achève de démontrer leur importance, les neuromètres ont des connexions constantes et strictement déterminées avec les crêtes ganglionnaires des nerfs craniens et avec les racines définitives qui les remplacent (fig. 319). Nous y reviendrons dans la suite, nous bornant pour le moment à énoncer la nature de ces connexions (Mac Clure, Hill, Neal, Johnston, Dohrn, etc.). La crête ganglionnaire du trijumeau se détache des neuromères I, II et III, c'est-à-dire du prosencéphale, du mésencéphale et du premier neuromère rhombencéphalique (Neal), mais sa racine définitive, quand elle se reconstitue, s'unit aux neuromères III et IV. Ce dernier neuromère (IV) n'intervient pas, chez les Sélaciens, dans la formation de la crête ganglionnaire de l'acoustico-facial qui naît du neuromère V et s'y rattache aussi par sa racine définitive ; les neuromères VI et VII fournissent les crêtes du glosso-pharyngien et du vague, mais les racines définitives de ces nerfs ne se remettent en continuité avec le centre que plus en arrière, aux limites ultimes du myélencéphale. Chez les Amniotes (Johnston), au contraire, le neuromère VII reçoit la racine définitive du glosso-pharyngien, qui est donc un peu plus antérieure que chez les Vertébrés inférieurs. Quant aux nerfs moteurs ventraux de la tête, ils se

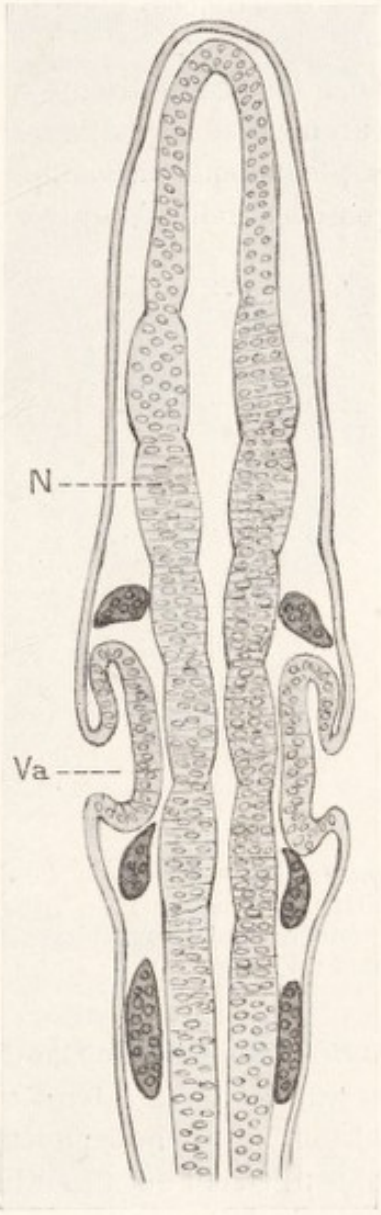


Figure 318. — Coupe sagittale du rhombencéphale d'un embryon de Squalus acanthias (d'après H. V. Neal). *N*, segments neuromériques ; *Va*, vésicule auditive.

comportent de la façon suivante : l'oculo-moteur commun naît, chez tous les Vertébrés, du neuromère II (mésencéphale) ; le pathétique sort du sillon entre les neuromères II et III, mais l'oculo-moteur externe, qui se détache du neuromère VII chez les Sélaciens, émerge du VI^me^ chez les Amniotes. Tant pour les nerfs mixtes que pour les nerfs moteurs, il y a donc un léger déplacement en avant, chez les Amniotes, des racines les plus postérieures.

Ces différences, pour n'être pas très importantes, méritaient cependant d'être signalées.

On a beaucoup discuté sur la valeur et la signification des encéphalomères (neuromères encéphaliques). Certains (spécialement Froriep) n'y voient que des plissements mécaniques sans grand intérêt ; mais ce n'est là qu'une façon commode d'esquiver une difficulté. Si les soi-disants neuromères du

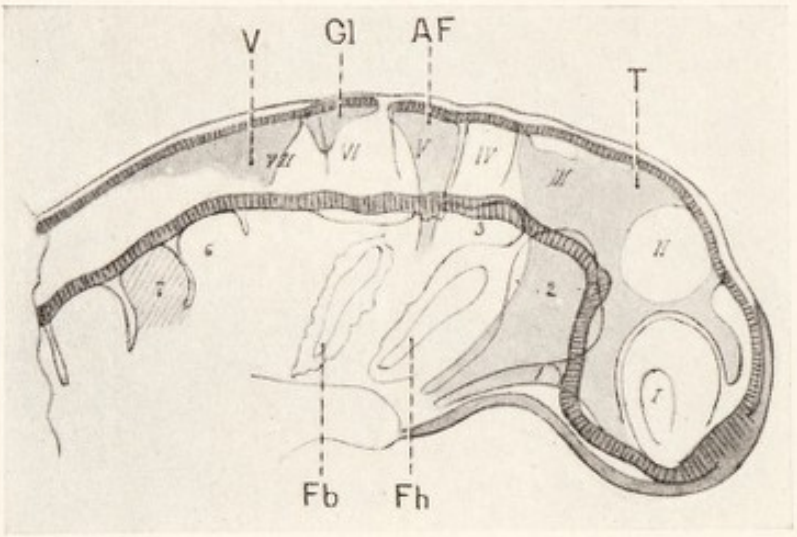


Figure 319. — Embryon de Squalus Acanthias (d'après H. V. Neal). Vue latérale. I à VII, neuromères ; 1 à 7, somites mésoblastiques ; *Fh*, fente hyomandibulaire ; *Fb*, première fente branchiale ; *T*, trijumeau ; *AF*, acoustico-facial ; *Gl*, glosso-pharyngien ; *V*, vague.

tronc (myélomères de Mac Clure), ne sont en effet que l'empreinte des myotomes sur les faces latérales du tube médullaire (Neal), les encéphalomères sont tout autre chose ; aucun organe voisin ne comprime les vésicules cérébrales ; ils sont des formations autonomes, des réalités avec lesquelles l'embryologie doit compter.

ORGANOGÉNÈSE DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL

Quand la courbure céphalique due à l'extrême croissance de l'encéphale s'est produite, le mésencéphale et le commencement du rhombencéphale occupent le sommet de cette courbure ; le neuropore, ou ce qui en reste, est rejeté en bas et en arrière et le prosencéphale, qui est la plus volumineuse des trois vésicules primaires, très saillant, occupe toute la région frontale de la tête et se place à la voûte du stomodæum.

Chez tous les Vertébrés, et par des processus fondamentalement identiques, tous les organes et toutes les régions de l'encéphale définitif vont naître de la série des transformations successives des trois vésicules cérébrales. Ces transformations s'arrêtent naturellement d'autant plus vite qu'on descend dans l'échelle des Vertébrés et prennent au contraire des caractères de plus en plus spécifiques au fur et à mesure qu'on s'élève. Nous avons à les examiner ici, mais dans leurs grandes lignes seulement et en négligeant toute l'histogénèse et la systématisation du système nerveux central, pour lesquels nous renvoyons aux traités spéciaux de neurologie, de zoologie et d'anatomie humaine.

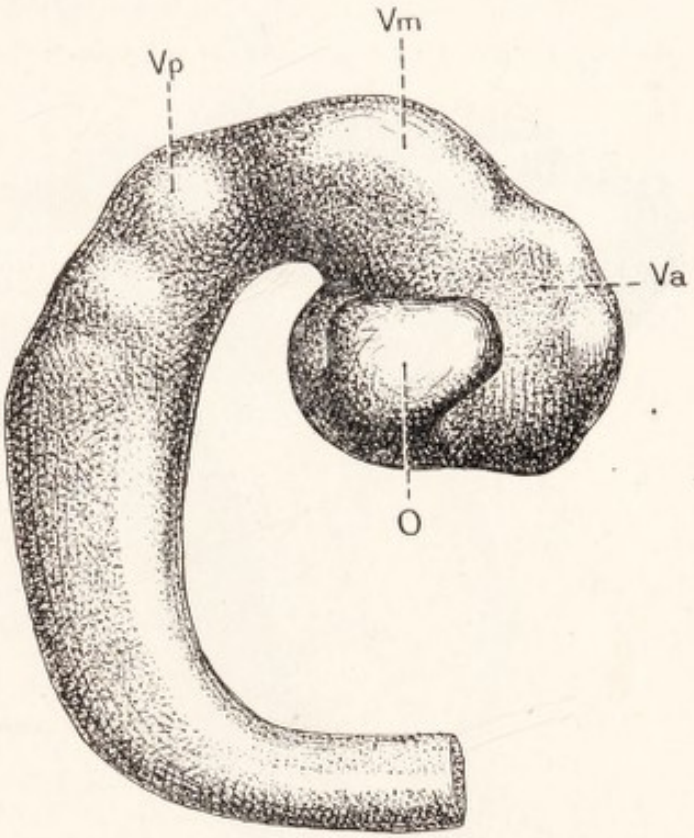


Figure 320. — Vue latérale du cerveau d'un embryon de Gecko (d'après Tandler et Kantor). *Va*, *Vm*, *Vp*, prosencéphale, mésencéphale, rhombencéphale ; *O*, vésicule oculaire.

Au début, les vésicules ne font guère que s'accroître et se dilater, surtout le prosencéphale, où le neuropore se ferme et disparaît. Chez les Téléostéens, où le développement a été massif jusqu'alors, la carène nerveuse se creuse et va, dès lors, se comporter comme partout ailleurs.

Puis, deux étranglements nouveaux découpent en cinq les trois vésicules primitives (fig. 320 à 322). L'un se produit dans la partie moyenne du rhombencéphale et le divise en une vésicule postérieure ou myélencéphale et une antérieure, appelée métencéphale. L'autre entame le prosencéphale et le divise aussi en un télencéphale, qui prendra, surtout chez les Mammifères, un développement énorme, et un diencéphale ou portion thalamique. Le mésencéphale reste intact et établit la continuité entre le diencéphale et le métencéphale (Voir Déjerine, Van Gehuchten, Edinger, Th. Ziehen, Kupffer, etc.). Toutes ces vésicules ont leur paroi formée d'un épithélium cylindrique stratifié d'où procèderont les substances grise et blanche, en même temps que l'épithélium épendymaire.

Dans le myélencéphale, les parois ventrale et latérale s'épaississent de plus en plus à mesure que l'histogénèse s'y poursuit ; à sa voûte, au contraire, dans la région du quatrième ventricule futur, elle s'amincit, s'étale et se réduit à une couche unique de cellules cubiques qui, doublée d'un peu de mésenchyme, devient l'ébauche de la toile choroïdienne et revêtira plus tard les plexus vasculaires qui s'y formeront. En ce point, comme en tous les

autres semblables, les cellules perdent leurs caractères nerveux, pour accomplir une fonction d'ordre probablement sécrétoire (Pettit, Grynfeltt, de Harven).

Dans le mésencéphale, au contraire, la voûte s'épaissit et deviendra presque en totalité le cervelet, dont le développement est très variable suivant les groupes : chez les Cyclostomes et les Amphibiens, il n'est qu'une plaque repliée en deux feuillets entre lesquels s'engage un prolongement du quatrième ventricule. Le feuillet antérieur, épais et nerveux, est le cervelet proprement dit ; le postérieur se réduit à un épithélium qui se continue dans la voûte du myélencéphale et est l'homologue de la valvule de Tarin du cerveau humain. Chez les Sélaciens, les Téléostéens et les Reptiles (fig. 322), le cervelet devient de plus en plus important et il atteint son maximum de développement chez les Oiseaux et les Mammifères. Ce n'est naturellement que chez les formes à gros cervelet qu'il existe de vrais pédoncules cérébelleux moyens et une protubérance annulaire méritant ce nom, c'est-à-dire ayant l'aspect d'une commissure entre les deux moitiés du cervelet.

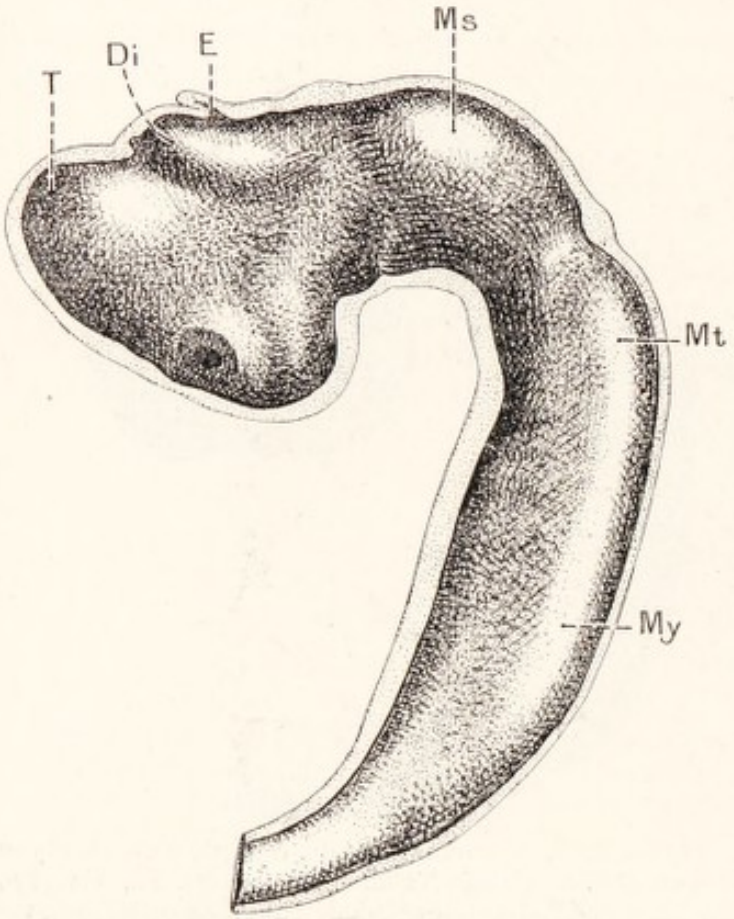


Figure 321. — Vue latérale du cerveau d'un embryon de Gecko (d'après Tandler et Kantor). *T*, télencéphale ; *Di*, diencéphale ; *Ms*, mésencéphale ; *Mt*, mésencéphale ; *My*, myelencéphale ; *E*, épiphyse.

Le mésencéphale ou cerveau moyen ne conserve pas sa forme vésiculeuse ; ses parois s'épaississent sur tout son pourtour et sa cavité se réduit à un canal, mettant en communication les quatrième et troisième ventricules (aqueduc de Sylvius). Son plancher, en se transformant, donne les pédoncules cérébraux, sa voûte, les deux lobes optiques chez les Vertébrés inférieurs et les tubercules quadrijumeaux chez les Mammifères. On sait que les lobes optiques des Poissons, surtout Téléostéens, sont très volumineux et l'emportent même, par leurs dimensions, sur le reste de l'encéphale ; ils conservent chez les Oiseaux des dimensions considérables. Un petit cul-de-sac de la cavité épendymaire s'engage dans leur épaisseur.

Les différenciations du prosencéphale sont beaucoup plus complexes et

nous retiendront davantage. Non seulement il s'y forme de gros noyaux gris (thalamus, corps strié, habenula, etc.) répartis dans une abondante substance blanche, puis le pallium dont les complications vont croissantes depuis les Poissons jusqu'à l'Homme, mais il est en outre le lieu d'origine du bulbe olfactif, de la vésicule oculaire, et d'une série d'organes très intéressants, mais dont la signification et le rôle sont loin d'être bien établis : l'organe pariétal, l'épiphyse, la paraphyse, le sac vasculaire, et l'infundibulum avec la portion neurale de l'hypophyse.

De toutes ces formations, les unes sont précoces, précèdent même la subdivision du prosencéphale en télencéphale et diencéphale, telles les vésicules

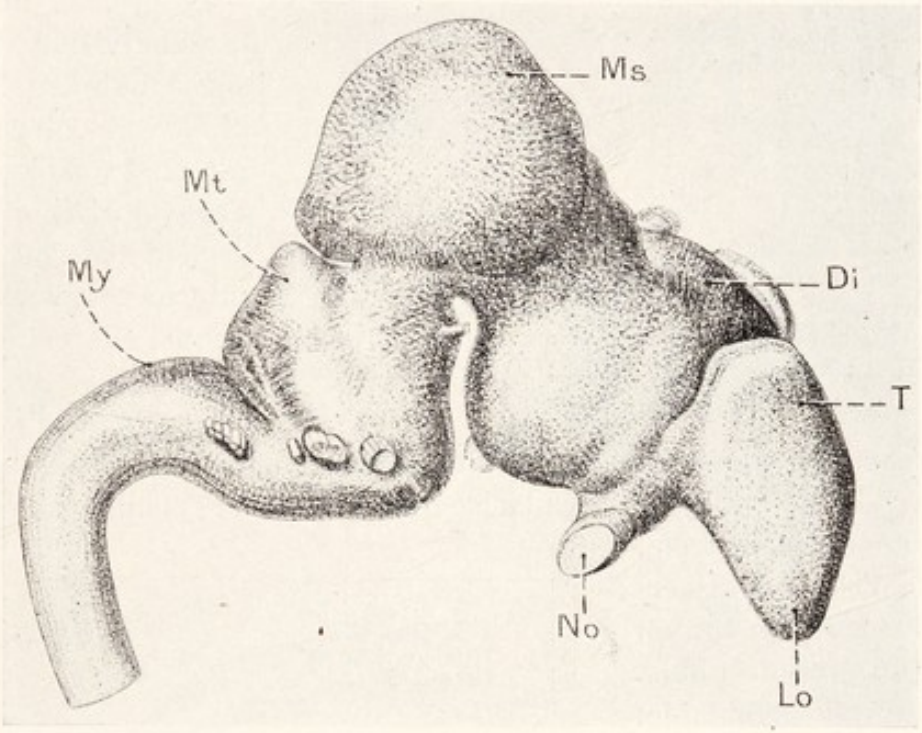


Figure 322. — Vue latérale du cerveau d'un embryon de Gecko (d'après Tandler et Kantor) Même légende que fig. 321. *No.* nerf optique ; *O*, lobe olfactif. Les racines des nerfs craniens sortent du mésencéphale et du myélencéphale.

oculaires ; d'autres, comme l'épiphyse et la paraphyse, sont dans leur ébauche concomittantes avec cette subdivision ; l'hypophyse et le sac vasculaire sont au contraire beaucoup plus tardifs. Plusieurs de ces organes enfin : organe pinéal, épiphyse, paraphyse, sac vasculaire, varient dans leur développement selon les groupes et cela sans que cette variabilité soit parallèle à l'évolution phylogénétique. Ils ne sont pas, comme le pallium, les noyaux gris, les masses blanches ou les commissures, des formations qui se compliquent régulièrement et progressivement au fur et à mesure qu'on s'élève dans la série ; leur évolution est au contraire aberrante, et il faut le reconnaître, difficilement explicable.

Enfin, tant dans le diencéphale que dans le télencéphale, il est des portions de la paroi vésiculaire qui s'amincissent en une couche d'épithélium cubique ou cylindrique et, doublées du mésenchyme vascularisé qui deviendra

la pie-mère, constituent des toiles choroïdiennes et le revêtement des plexus choroïdes. On les trouve, à la voûte des deux vésicules antérieures, sur une étendue variable selon les groupes : à la voûte du télencéphale des Poissons, elles sont très étendues ; elles se réduisent au fur et à mesure que les hémisphères s'accroissent.

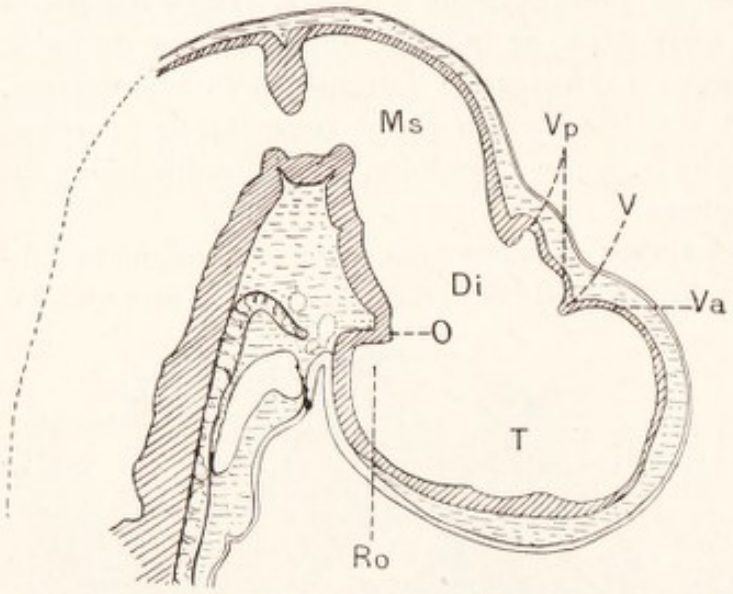


Figure 323. — Embryon de Squalus Acanthias. Coupe sagittale de l'ébauche cérébrale (d'après Ch. S. Minot). *T*, télencéphale *Di*, diencéphale ; *Ms*, mésencéphale ; *O*, saillie chiasmatique ; *Ro*, recessus sus-optique ; *V*, velum transversum ; *Va*, arcade prévélaire ; *Vp*, arcades postvélaires.

Le premier indice de la subdivision du prosencéphale en télencéphale et diencéphale est, chez tous les Vertébrés (fig. 321), un plissement de la voûte, mince à ce niveau, grâce auquel elle est refoulée dans la cavité ventriculaire. Vu de l'intérieur (fig. 323), ce pli apparaît comme une crête transversale, dont l'axe est occupé par du mésenchyme vascularisé qui procède de l'ébauche de la pie-mère ; on donne à cette crête, le nom de Velum transversum. En regard de lui, au plancher du prosencéphale, existe un pli semblable, mais beaucoup moins accusé (fig. 323 et 329), dont le versant postérieur n'est autre que la bande d'union entre les deux vésicules oculaires, que l'on peut appeler chiasma optique primaire (Leplat. Voir chapitre IV). Il relève du diencéphale. Son versant antérieur, télencéphalique, partant de la saillie du chiasma, délimite d'abord une petite fossette (recessus sus-optique), puis se redresse et se réfléchit dans la voûte de la vésicule. On admet en général, depuis les recherches de His, et malgré les réserves de certains auteurs (Johnston) que le fond du recessus sus-optique, qui deviendra chez

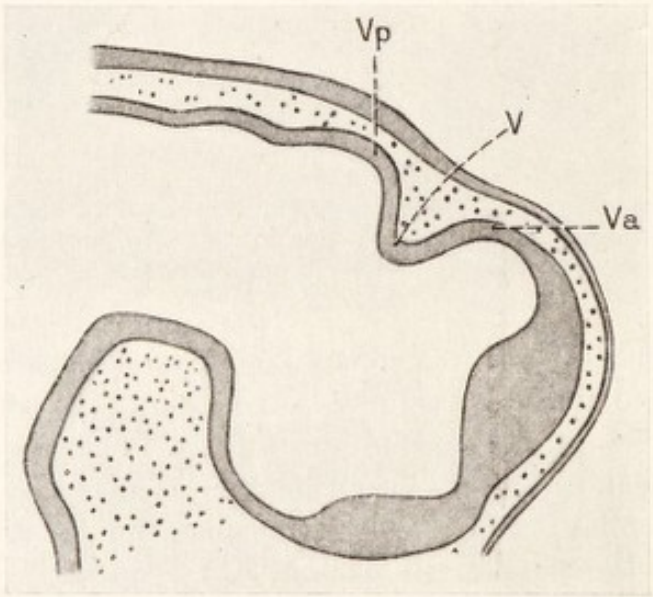


Figure 324. — Embryon de Necturus maculatus. Coupe sagittale du cerveau antérieur (d'après J. Warren). *V*, velum ; *Va*, *Vp*, arcades pré et postvélaires.

l'adulte la lame terminale, est le point de continuité primitif de la voûte et du plancher du tube médullaire ; il représente donc l'extrémité apicale du cerveau.

En avant du velum (fig. 323) la voûte du télencéphale, mince, bombe en une sorte d'arcade, appelée prévélaire ou paraphysaire (Ch. S. Minot). En arrière, à la voûte très mince aussi du diencéphale, on trouve deux autres arcades, placées l'une derrière l'autre ; la première, dite postvélaire, est courte chez les Vertébrés inférieurs, plus longue déjà chez les Amphibiens (fig. 324), plus encore chez les Amniotes ; la seconde, variable aussi selon les

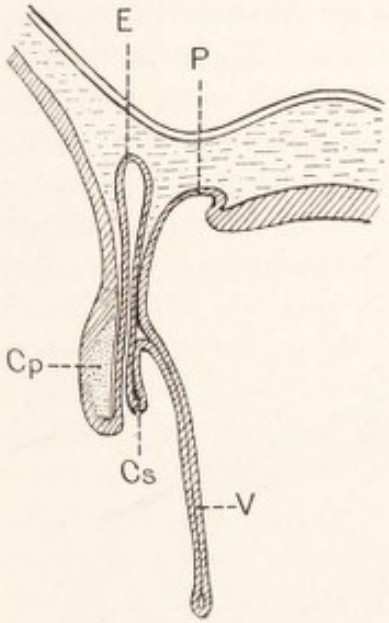


Figure 325. — Embryon de Squalus acanthias. Région du velum (d'après Ch. S. Minot). *Cs* et *Cp*, commissures supérieure et postérieure ; *E*, épiphyse ; *P*, paraphyse ; *V*, velum.

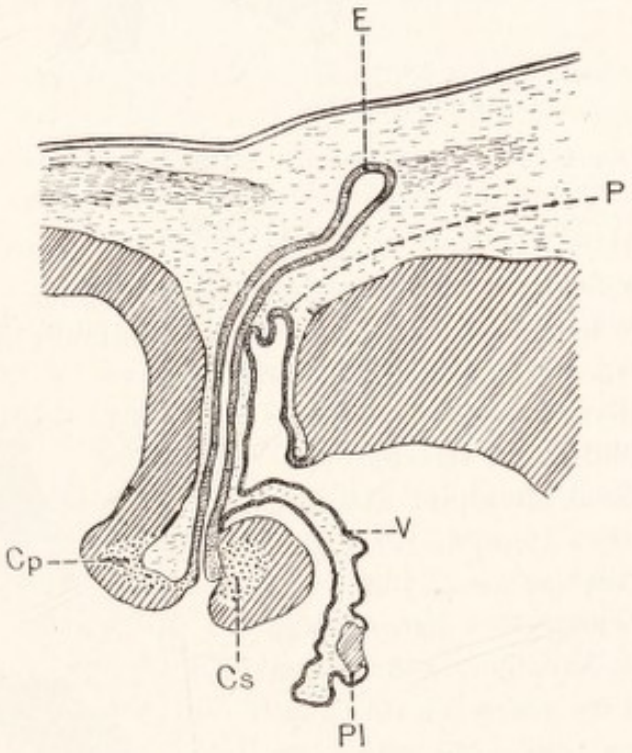


Figure 326. — Embryon de Squalus Acanthias. Région du velum (d'après Ch. S. Minot) Même légende que fig. 325. *Pl*, plexus choroïde télencéphalique.

groupes, est appelée arcade épiphysaire (Ch. S. Minot). Au fond des sillons qui la limitent en avant et en arrière, la paroi vésiculaire s'épaissit et plus tard s'y différencieront les commissures blanches supérieure (habénulaire) et postérieure du cerveau définitif.

Bientôt, ces dispositions se compliquent. Le velum s'invagine de plus en plus, entraînant avec lui la partie postérieure de l'arcade paraphysaire et l'arcade postvélaire (fig. 325). Chez les Sélaciens, où cette dernière est très courte, il emmène même avec lui dans la cavité ventriculaire l'arcade épiphysaire tout entière qui, sur ces entrefaites, a donné naissance à un long tube dirigé vers l'épiblaste et terminé en cul-de-sac : l'ébauche de l'épiphyse. Les commissures supérieure et postérieure sont venues se placer en avant et en

arrière de l'embouchure du tube épiphysaire dans la cavité diencéphalique (fig. 326). D'autre part, le fond de l'arcade paraphysaire s'évagine, lui aussi, en un cul-de-sac à paroi d'épithélium simple, renflé à son extrémité d'où partiront plus tard des bosselures et des diverticules secondaires : c'est la paraphyse. Celle-ci tapissée de mésenchyme pial richement vascularisé, prend finalement l'aspect et la structure d'un plexus choroïde externe et exerce sûrement une fonction secrétoire (fig. 328).

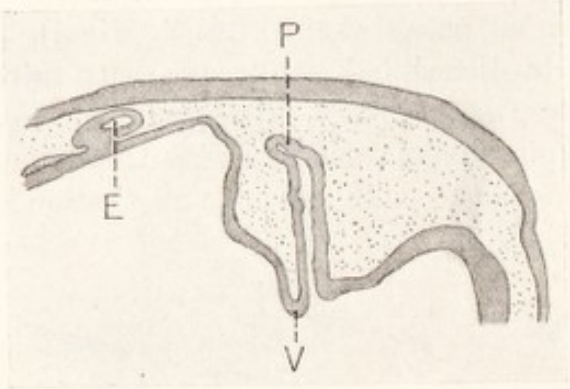


Figure 327. — Embryon de Necturus mac. Région du velum (d'après J. Warren). *E*, épiphyse ; *P*, paraphyse ; *V*, velum.

Chez les Amphibiens, bien que les processus soient au fond les mêmes que chez les Sélaciens, quelques différences apparaissent, dignes d'être notées (Minot, Warren). L'arc postvélaire est très étendu, l'épiphyse est donc très éloignée de la paraphyse et du velum. Celui-ci s'invagine profondément, entraînant avec lui tout l'arc paraphysaire, qui se place au fond de la scissure télodiencéphalique, mais en même temps, un abondant mésenchyme pial vascularisé s'insinue entre les deux feuillets du velum et les écarte l'un de l'autre (fig. 327 et 328). Quand, plus tard, se développe le tube épithélial paraphysaire, il pénètre dans ce mésenchyme en s'élevant du fond de l'invagination vélaire vers l'épiblaste ; mais le feuillet épithélial qui se trouve au devant de lui n'est pas le velum ; c'est la partie postérieure de l'arcade prévélaire et le velum proprement dit est derrière lui. Enfin, dans la suite, le mésenchyme pial et les vaisseaux se développent considérablement et refoulent, l'un en avant, l'autre en arrière, les feuillets pré- et postparaphysaires. Le premier s'enfonce dans la cavité du télencéphale, dont il formera le revêtement de la toile choroïdienne et des plexus correspondants ; le second se comportera de même vis-à-vis du diencéphale (fig. 328). Quant à

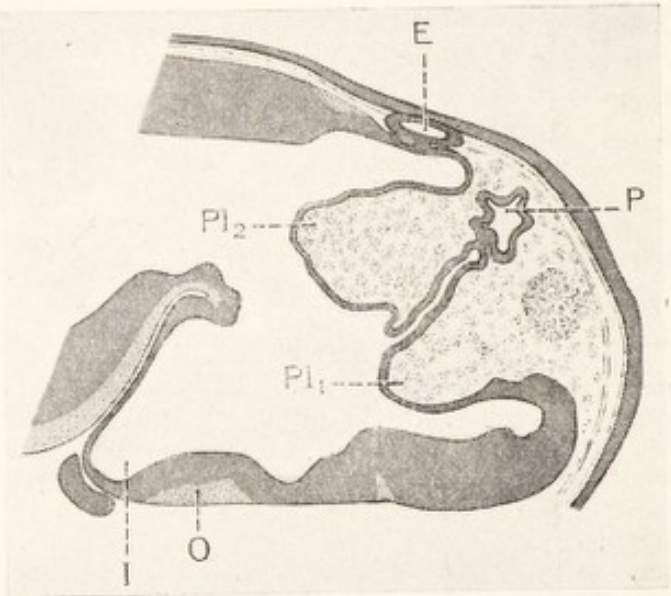


Figure 328. — Embryon de Necturus. Coupe sagittale du cerveau antérieur (d'après J. Warren). *E*, épiphyse ; *I*, infundibulum ; *P*, paraphyse ; Pl_1 et Pl_2, plexus choroïdes du télencéphale et du diencéphale ; *O*, chiasma optique.

la paraphyse elle-même, elle est, sur ces entrefaites, devenue un vaste plexus choroïde extraventriculaire, visible à l'œil nu et sans aucune dissection, sur le cerveau de la grenouille adulte.

Nous tomberions dans des redites si nous poursuivions jusque chez l'Homme les processus que nous venons de décrire. Notons simplement qu'une paraphyse se retrouve, avec des degrés divers dans son développement, chez la plupart des Anamniotes ; seuls les Téléostéens n'en ont qu'un vestige qui disparaît chez l'adulte (Terry). Parmi les Amniotes, elle n'est bien développée que chez les Reptiles (Francotte) ; chez les Oiseaux et les Mammifères elle est absente ou tout à fait rudimentaire. L'arcade paraphysaire passe tout entière dans le revêtement du plexus choroïde du télencéphale.

Appareil pinéal. — L'arcade épiphysaire (Minot) ne donne en général que l'épiphyse. Elle est pourtant, en réalité, le lieu de formation d'un appareil plus complexe, l'appareil pinéal, composé de deux organes placés l'un devant l'autre : l'organe pariétal ou pinéal, et l'épiphyse proprement dite.

C'est chez les Reptiles, et parmi eux chez les Sauriens, que cet appareil atteint son développement le plus complet (Beranek, Klinckowström, Francotte, etc.). L'organe pariétal et l'épiphyse sont, dans certaines espèces, deux évaginations, médianes et indépendantes, de la voûte du diencéphale ; elles se dirigent vers l'épiblaste et leur fond se renfle en une petite vésicule. Plus tard (Lézards, Iguane, etc.) il affecte la forme d'un œil, mais d'un œil spécial, tel qu'il s'en rencontre chez certains Invertébrés : le pôle distal de son renflement terminal s'épaissit en une sorte de lentille biconvexe, formée de hautes cellules assez semblables à de jeunes prismes cristalliniens ; l'hémisphère proximal se pigmente et prend une structure compliquée, qui se rapproche de celle d'une rétine très simplifiée (Voir les traités de zoologie et d'histologie). L'œil pinéal se loge finalement dans un trou de la voûte osseuse du crâne (trou pariétal) en regard d'une portion dépigmentée de l'épiderme, plus ou moins transparente. Chez Hatteria (Dendy, etc.) cet œil est très développé et un nerf grêle, occupant la place du pédicule qui l'unissait à la voûte diencéphalique, en part pour se terminer dans le ganglion habénulaire droit. Les dispositions sont à peu près les mêmes chez le caméléon et chez d'autres encore. Mais ailleurs, et même chez certains Sauriens, l'organe pariétal persiste sous forme de simple vésicule sans différenciation appréciable. Chez le Gecko et chez les Reptiles autres que les Sauriens, il fait complètement défaut à l'état adulte.

Il est pour le moins douteux qu'un organe pariétal existe chez les Cyclostomes. La petite vésicule située en avant et au-dessous de l'épiphyse et que l'on a considérée comme pinéale (Kupffer), n'est qu'une paraphyse rudimentaire. On n'en trouve non plus d'authentique ni chez les Téléostéens et les Sélaciens, ni chez les Oiseaux et les Mammifères. Ce que certains auteurs ont pris, dans ces groupes, pour un organe pariétal, doit être rattaché à l'épiphyse (Cf. Gaupp.).

Si l'organe pinéal est sporadique parmi les Vertébrés, l'épiphyse est normale et constante chez tous. Embryologiquement, comme nous l'avons vu,

elle est une évagination de l'arcade épiphysaire du diencéphale. Chez les Cyclostomes, elle se transforme en une petite vésicule close (fig. 374, 375), rattachée au cerveau par un nerf qui se jette dans la commissure postérieure. Cette connexion est importante parce qu'elle permet de diagnostiquer, dans tous les cas, l'épiphyse de l'organe pariétal dont le nerf, quand il existe, se perd dans la commissure supérieure ou habénulaire. Des dispositions assez analogues se rencontrent chez les Téléostéens et les Ganoïdes ; chez certains d'entre eux (Salmo, Amia, Batrachus tau : Hill, Terry), l'ébauche épiphysaire se complique d'un rudiment d'organe pariétal qui naît de la base de l'épiphyse ; c'est lui qui s'atrophie dans la suite, ainsi que le montrent les connexions anatomiques de l'organe persistant. Le fond renflé de l'épiphyse se place sous l'épiderme et siège même souvent dans un trou de la boîte cranienne. Il en est de même chez les Sélaciens.

Chez les Amphibiens anoures (Gaupp et d'autres), le pédicule épithélial de l'épiphyse s'allonge fortement en se portant en avant ; son bout se renfle en une vésicule qui s'isole complètement et se place sous l'épiderme dans la région frontale. Quand le squelette de la tête se forme, il la laisse en dehors de lui ; la vésicule épiphysaire est donc là extracranienne. Quelques fibres nerveuses l'unissent à la commissure postérieure du cerveau.

Les Reptiles ont tous une épiphyse qui se développe selon le type habituel, mais très fréquemment l'évagination qui lui donne naissance se confond plus ou moins avec celle d'où part l'organe pariétal (Francotte). Chez certaines espèces, notamment l'iguane (Klinckowström) elle est pourvue d'un fin nerf épiphysaire. Elle subit, chez Anguis, une évolution très curieuse (Prenant) : il en naît de petits diverticules qui s'isolent, se chargent de pigment et prennent figure de petits yeux pinéaux accessoires, très rudimentaires.

Chez les Oiseaux enfin, et surtout chez les Mammifères, l'épiphyse est volumineuse, pousse de nombreux diverticules épithéliaux et finit par se transformer en un amas de follicules parsemés de concrétions solides.

De cette revue sommaire, il résulte que l'épiphyse est un organe constant, tandis que l'organe pinéal ne l'est pas. La meilleure interprétation que l'on puisse donner de cette différence, est que les deux organes font partie d'un même système dont ils sont des diversifications. Sans doute ce système est-il sensoriel à son origine, mais sa signification et sa valeur actuelles restent fort obscures et rien ne prouve que les cas où il offre son maximum de complication doivent être considérés comme primitifs. Il est très remarquable de constater, à ce point de vue, que même chez les Reptiles, l'épiphyse est parfaitement capable de donner naissance à des vésicules pigmentées qui ressemblent à des yeux pariétaux accessoires et l'idée vient dès lors à l'esprit que l'œil pariétal principal, quand il existe, n'est lui non plus, en réalité, qu'une production épiphysaire. Dans l'ignorance où nous nous trouvons de la physiologie de l'appareil pinéal, il ne nous reste qu'à le considérer, en raison même de ses variations, comme un système vestigiaire, un reliquat ancestral, dont la forme oculaire est la plus caractéristique. Son étude en tout cas mériterait d'être reprise, en partant d'un point de vue fonctionnel et non purement morphologique, comme on l'a fait jusqu'ici.

Achèvement du diencéphale. Région infundibulaire. — L'appareil pinéal, les commissures antérieure et supérieure et les ganglions de l'habenula, sont les seuls organes qui se différencient à la voûte du diencéphale. Dans le restant de son étendue, cette voûte reste épithéliale et, revêtue par la pie-mère, devient une simple toile choroïdienne (toile du troisième ventricule des Mammifères) : c'est l'épithalamus des anatomistes. Les parois latérales du diencéphale, rapidement épaissies et de structure complexe, constituent

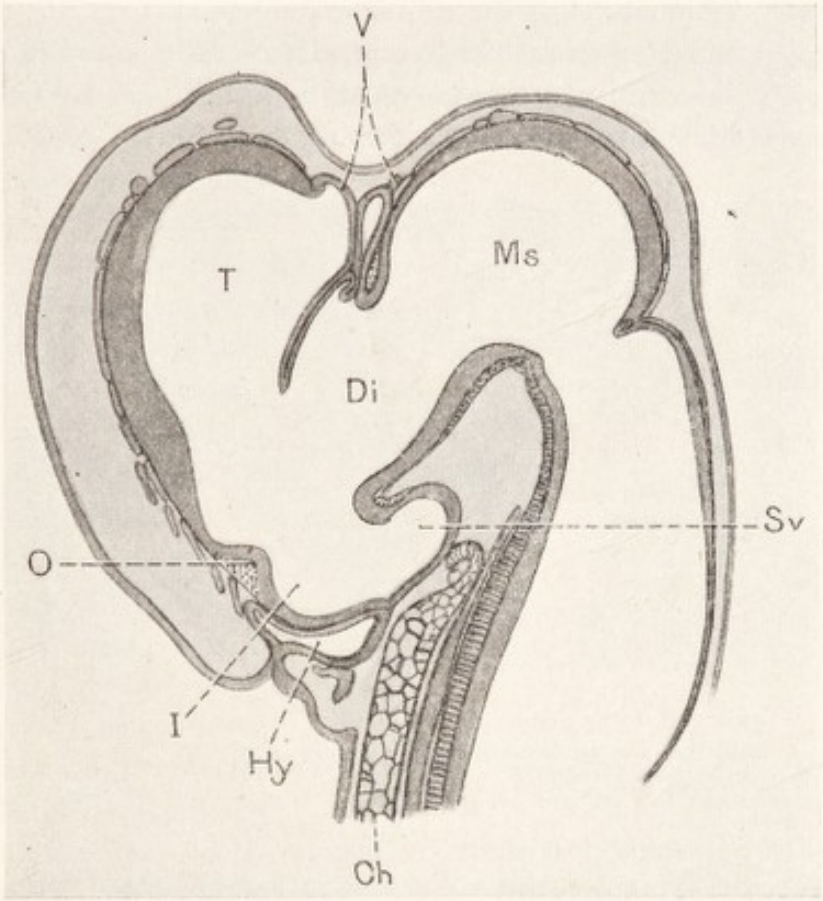


Figure 329. — Embryon de Squalus acanthias. Coupe sagittale de l'extrémité céphalique (d'après Dammerman). *T*, télencéphale ; *Di*, diencéphale ; *Ms*, mésencéphale ; *O*, saillie chiasmatique ; *I*, infundibulum ; *Hy*, hypophyse ; *Sv*, sac vasculaire ; *V*, velum, épiphyse et paraphyse ; *Ch*, chorde.

le thalamus (couches optiques), prolongé en arrière par le metathalamus (pulvinar, corps génouillés).

Son plancher, en forme de gouttière profonde qu'un sillon limitant (sillon de Monro) sépare du thalamus, sera l'hypothalamus ; il va du recessus optique à l'aqueduc de Sylvius et est le lieu d'origine de plusieurs organes importants : le chiasma optique, l'infundibulum d'où part la tige pituitaire de l'hypophyse et qui est renflé en arrière en un tubercule cendré, puis le sac vasculaire, souvent représenté par une simple éminence, enfin deux lobes saillants plus ou moins volumineux (tubercules mamillaires des Mammifères).

L'organogénèse de tous ces dérivés n'est pas d'égal intérêt. Nous traiterons

plus loin des nerfs optiques et de leur chiasma, en même temps que des organes des sens ; les tubercules mamillaires ou les lobes inférieurs qui les représentent chez les Anamniotes, n'ont d'importance qu'au point de vue de l'histogénèse et de la systématisation du système nerveux central et il nous suffit, ici, de signaler leur présence.

La tige pituitaire et le sac vasculaire seuls retiendront quelque peu notre attention. Derrière la saillie du chiasma optique (fig. 329), le plancher du diencéphale se déprime en une fossette qui a reçu le nom d'espace hypothalamique (Kupffer, Ziehen, etc.). De sa partie antérieure part une évagination qui se dirige en bas et en avant : la tige pituitaire. Elle se renfle à son extrémité en un petit lobe qui s'applique contre le diverticule hypophysaire du stomodæum et deviendra le lobe nerveux de l'hypophyse adulte (fig. 330) ; nous en reparlerons dans un autre chapitre

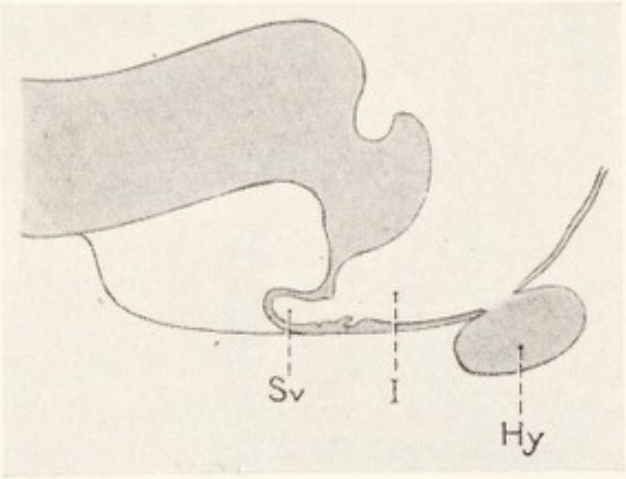


Figure 330. — Embryon de Cyprinus carpo. Région infundibulaire (d'après Dammerman). *Hy*, hypophyse ; *I*, infundibulum ; *Sv*, sac vasculaire.

Derrière la tige pituitaire, l'espace hypothalamique persiste sans changement important chez la plupart des Vertébrés ; même chez les Cyclostomes, on n'y trouve d'autre détail notable qu'une ciliation des cellules qui le délimitent (Johnston) Mais chez certains Poissons, elle subit une évolution plus compliquée, qui aboutit à la formation du sac vasculaire (Gentes, Bœke, Dammerman). Tous les Sélaciens possèdent cet organe : il est même volumineux et s'étend jusqu'à la région mamillaire où il se prolonge en un diverticule postérieur. Son développement, très simple, est tardif (Gentes, Dammerman). Au point où il prend naissance, la paroi hypothalamique est mince ; elle s'évagine fortement, en bas et en arrière (fig. 329, 330) en même temps que ses éléments cellulaires prolifèrent et rencontre bientôt un large sinus veineux, le sinus céphalique, qui, chez les Poissons, spécialement les Sélaciens, occupe toute la concavité de la courbure nuchale. Le sac continue de s'accroître ; ses parois se plissent en une série de lamelles, qui pénètrent dans la lumière du sinus veineux et la découpent en un riche réseau (fig. 331). Les lamelles se ramifient et se compliquent plus tard, mais jusque chez l'adulte, elles baignent dans un vaste lacis sanguin dont elles ne sont séparées que par un peu de mésenchyme et l'endothélium vasculaire.

La structure de l'épithélium du sac vasculaire est très remarquable (Bœke, Dammerman) ; il s'y trouve deux catégories d'éléments : des cellules de soutien longues et étroites, comme d'habitude, et d'autres, d'un type tout spécial, plus volumineuses, à corps globuleux et dont l'extrémité libre est garnie d'une couronne de cils terminés chacun par un petit renflement. Les métho-

des spécifiques démontrent que ces cellules sont nerveuses, sensorielles et que leur corps est parcouru par des neurofibrilles qui, en dehors d'elles, se rassemblent en un véritable nerf aboutissant au diencéphale.

Chez les Muræenoïdes (Bœke) la différenciation du neuroépithélium est extrêmement précoce, précède même l'évagination de l'ébauche du sac vasculaire. Ce fait est d'autant plus remarquable, que chez les Téléostéens (et chez les Ganoïdes) le sac vasculaire est une formation tardive, qui succède parfois de beaucoup à l'éclosion de la larve. Son développement, toutefois, est le même, toute proportion gardée, que chez les Sélaciens. De plus, il est loin d'avoir la même importance chez tous les Poissons osseux. Bien développé dans les formes marines, il l'est beaucoup moins dans celles qui vivent dans les rivières et moins encore dans les poissons des étangs ; le brochet

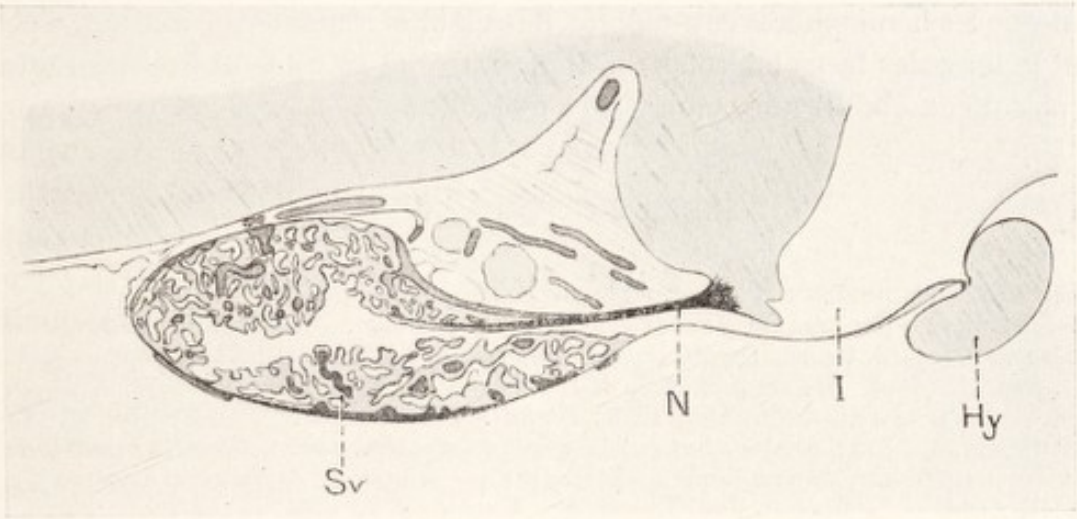


Figure 331. — Embryon de Zoarces viviparus. Région infundibulaire (d'après Dammerman). Même légende que fig. 330. *N*, nerf du sac vasculaire.

n'en possède que des vestiges (Gentès). Le sac vasculaire est donc caractéristique des espèces d'eaux profondes.

Ce très curieux organe, dont la structure participe à la fois de celle d'un plexus choroïde et d'un organe sensoriel, semble bien avoir pour fonction de mesurer la pression et la profondeur de l'eau.

Développement du télencéphale. — Nous avons vu comment, au devant du velum transversum, se forme la paraphyse qui ne manque que chez les Oiseaux et les Mammifères ; elle est télencéphalique par son origine.

Au devant d'elle se fait l'organogénèse du télencéphale ; elle ne nous arrêtera guère parce qu'elle n'est compliquée que chez les Mammifères et chez l'Homme ; on la trouvera décrite d'ailleurs très complètement dans les traités de neurologie, d'anatomie et d'embryologie humaine (Déjérine, Poirier-Charpy-Nicolas, Testut, Tourneux, Vialleton).

Chez les Sélaciens, les Ganoïdes et les Téléostéens, la vésicule télencéphalique reste dans la continuité directe du diencéphale. Sa cavité est large ; à son plancher se différencient de volumineux corps striés, tandis que sa voûte conserve son aspect de mince lame épithéliale ou pallium. De son

extrémité apicale partent, sous forme de prolongements de plus en plus accusés, les deux lobes olfactifs. Mais à partir des Amphibiens, le télencéphale prend une importance prépondérante et une scissure médiane, due à une invagination de sa paroi, le subdivise en deux hémisphères pourvus chacun de sa cavité propre. Ces deux ventricules latéraux ne communiquent plus entre eux que par une sorte de canal transversal s'ouvrant lui-même, en arrière, dans le diencéphale; c'est ainsi qu'apparaissent les *trous de Monro*.

Le pallium, qui s'épaississait déjà chez les Téléostéens, devient, dès les Amphibiens, nerveux dans toute son étendue sauf au voisinage du velum transversum, où la structure palléale se maintient et passe dans le revêtement des plexus choroïdes. Progressivement, chez les Reptiles, les Oiseaux, les Mammifères et l'Homme, une écorce cérébrale grise se différencie à la surface des hémisphères ; elle se plisse en sillons et en circonvolutions, pendant que les hémisphères eux-mêmes, dans leur accroissement continu, s'étendent le long des faces latérales du diencéphale et se soudent à elles. Enfin le corps calleux établit une commissure nouvelle.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Travaux fondamentaux et généraux pour l'embryologie de la tête et utilisés dans les trois premiers chapitres de ce Livre : Balfour. *Monogr. of Develop. Elasm. Fishes*, Londres, 1878. — J. Beard. *Quart. Journ. micr. Sc.*, XXVI, 1886 ; XXIX, 1889. — Dohrn. *Mitt. aus. d. Zool. St. Neapel*, XV, 1901-1902 ; XVII, 1904 ; XVIII, 1907. — Froriep. *Arch. Anat. u. Phys. anat. Abt.*, 1885 ; *Verhdl. anat. Gesell.*, 1892 ; *Ergebn. d. Anat u. Entwick.*, I, 1892 ; *Arch. Anat. u. Physiol. anat. Abt.*, 1902 ; *Verhdl. anat. Gesell.*, 1902. — Gegenbaur, *Morph. Jahrb.*, XIII, 1888. — Houssay. *Arch. zool. expér. et gén.* 2, VIII, 1890. — Johnston, *Journ. compar. Neurol.*, XV, 1905. — Koltzoff. *Bull. soc. imp. Natural.*, Moscou, 1901. — Von Kupffer. *Stud. z. vergleich. Entwick. des Kopfes der Kranioten*, I-IV, 1893-1900. — Milnes Marshall. *Quart. Journ. micr. Sc.*, XXI, 1881. — Mitrophanow. *Arch. zool. expér. et gén.*, 3, I, 1892. — H. V. Neal. *Bull. Mus. comp. zool. Harvard*, XXXI, 1898. — J. B. Platt. *Journ. Morph.*, V et VI, 1891. — Sewertzoff. *Bull. Soc. imp. Natural.*, Moscou, 1895, 1899. — J. W. Van Wijhe. *Verhdl. Konink. Akad. Wetensch*, Amsterdam, 1882 ; *Petrus Camper*, I, 1902 ; IV, 1907. — O. Veit. *Anat. Anz.*, XLIX, 1916. — H. E. Ziegler. *Ien. Zeitsch. Naturwiss.*, XLIII, 1908 ; *Anat. Anz.*, XLVIII, 1915.

Pour le problème de la tête, envisagé du point de vue de l'anatomie comparée : Fürbringer. *Festsch. Gegenbaur.* — Vialleton. *Eléments de Morphologie des Vertébrés*, Paris, 1911.

Pour les détails du développement du système nerveux central, voir les traités de : Déjérine, Edinger, Poirier-Charpy-Nicolas, Van Gehuchten, Vialleton, Ziehen-Kupffer dans le grand *Handbuch* d'O. Hertwig.

Voir pour certains points plus spécialement traités dans ce chapitre : Beranek. *Ien. Zeitsch. Naturw.*, XXI, 1887 ; *Rev. zool. suisse*, 1888, 1893 — J. Bœke. *Anat. Anz.*, XLIV, 1913. — Corning. *Morph Jahrb.*, XXVII, 1899. — Dammerman. *Zeitsch. wiss. zool.*, XCVI, 1910. — Francotte. *Arch. Biol.*, VIII, 1888 ; *Mem. Acad. Sc. Belgique*, 1896. — Gaupp. *Ergebn. Anat. u. Entwick*, VII, 1898. — Gräper. *Arch. mikr. Anat.*, LXXXIII, 1913. — Grynfeltt et Euzière. *C. R Ass. anat.*, 1913. — Götte. *loc. cit.* — Ch. Hill. *Zool. Jahrb. abt. Anat. u. Ont.*, XIII, 1900. — His. *Abhdl. Math. Naturh. Kl. Kgl. Sächs. Akad.*, 1886, 1889. — Klinckowström. *Anat. Anz.*, VIII, 1893. — Leplat. *Arch. Biol.* XXX, 1919. — W. A. Locy. *Journ. Morph.*, XI, 1895. — Mc Clure. *Journ. Morph.*, IV, 1890 — Marchetti. *Arch. ital. anat. e embriol.*, XVI, 1917. — Meek. *Anat. Anz.*, XXXIV, 1909, XXXVI, 1910. — Ch. S. Minot. *Amer. Journ. Anat.*, I, 1901. — Neal. *Journ. Morph.*, XXV, 1914. — Prenant. *Anat. Anz.*, IX, 1893. — Terry. *Journ. Morph.*, XXI, 1911. — J. Warren. *Amer. Journ. Anat.*, V, 1906. — A. Weber. *Arch. Anat. micr.* III, 1899-1900.

CHAPITRE II

ÉVOLUTION DU MÉSOBLASTE ET DE L'HYPOBLASTE CÉPHALIQUES

Logiquement, nous devrions poursuivre notre étude de l'ontogénèse de la tête par le développement des nerfs périphériques et des organes des sens. Nous y renonçons cependant, parce qu'il est impossible de comprendre les caractères morphologiques des nerfs craniens, sans une connaissance préalable de la segmentation du mésoblaste céphalique et des premiers stades de la formation de l'appareil branchial : c'est pourquoi nous abordons immédiatement ce chapitre.

L'évolution du mésoblaste de la tête a fait l'objet d'un nombre très considérable de travaux et pourtant bien des points restent encore dans l'obscurité. On n'est même pas encore exactement fixé sur le nombre de somites qui entrent dans la composition de l'extrémité céphalique de l'embryon, ni sur la destinée de certains d'entre eux. Néanmoins, malgré les difficultés incontestables du problème, on est en mesure de tracer, à travers toute la série des Vertébrés, une ligne évolutive générale attestant qu'une même loi régit tous les aspects particuliers qui se présentent à l'observateur.

La segmentation du mésoblaste est étroitement liée à la formation des poches viscérales hypoblastiques, qui découpent les lames latérales en arcs viscéraux ; à l'intérieur de ceux-ci courent des branches des nerfs dorsaux mixtes, longeant un tractus épithélial qui sera l'origine de la musculature des branchies et de la bouche. Tout cela forme un ensemble qui est presque indissociable.

EXPOSÉ GÉNÉRAL DES FAITS. MÉSOBLASTE ET HYPOBLASTE CÉPHALIQUES DES SÉLACIENS

Nous avons établi dans des chapitres antérieurs, que la limite entre les zones céphalogénétique et notogénétique était le point où commençait l'isolement du mésoblaste et de la chorde, et d'où il se poursuivait d'arrière en avant d'une part et d'avant en arrière, de l'autre ; nous avons vu, en outre, qu'elle était indiquée par le bord postérieur de la crête ganglionnaire du

vague et la commissure qui l'unit à celle du tronc. Cette limite qui est, au début, dans un plan transversal, est aisée à découvrir, mais il est clair que dès que le feuillet moyen et la chorde se sont complètement séparés et ont commencé leur évolution ultérieure, ces critères perdent beaucoup de leur valeur, alors que la crête ganglionnaire des nerfs craniens conserve toute la sienne. C'est elle qui permettra le mieux de juger, aux stades plus avancés, de la nature des relations nouvelles qui peuvent s'établir entre les deux grandes parties du corps.

Rappelons aussi, parce que nous aurons fréquemment à en faire usage, que la chorde dorsale, en avant, s'étend jusqu'à l'acromérite, mais ne s'y engage pas et que le mésoblaste qui se forme là — mésoblaste prémandibulaire — est tout entier préchordal ; ses moitiés droite et gauche sont toutefois réunies par un pédicule d'union transversal, préchordal lui aussi, et qui se résoud plus tard en mésenchyme.

De l'avis de tous les auteurs qui ont étudié la segmentation du mésoblaste céphalique là où elle a son maximum d'amplitude (Cyclostomes, Sélaciens), elle se fait d'arrière en avant, à partir de la nuque future (Van Wijhe, Hoffmann, Koltzoff), c'est-à-dire dans le même sens et à partir du même point que l'isolement du feuillet moyen. C'est dans l'acromérite que se délimite, chronologiquement, le dernier somite de la tête ; topographiquement, il doit au contraire porter le numéro un et, en raison même de sa composition et de sa situation, on lui donne habituellement le nom de somite prémandibulaire (Balfour, Marshall, Van Wijhe, etc.). Tout le monde est d'accord aussi pour reconnaître que la métamérie est plus lente à s'établir dans la tête que dans le tronc.

Dans toute la partie chordale de la tête, le mésoblaste se compose, comme dans le reste du corps, d'une partie dorsale, destinée à se fractionner en somites, longeant la chorde et le système nerveux central, et de lames latérales étalées sur les parois du tube digestif ; celles de droite et de gauche s'unissent dans le plan médio-ventral ; en ce point, le cœlome apparaît tôt et se dilate pour former l'ébauche de la cavité péricardique (Voir fig. 299). Seul le mésoblaste prémandibulaire, en raison de sa situation apicale au devant de la membrane pharyngienne, est dépourvu de lames latérales et est par conséquent tout entier dorsal, c'est-à-dire somitique (1).

Les lames latérales, spécialement chez les Sélaciens, sont subdivisées par le cœlome viscéral en un feuillet somatique et un feuillet splanchnique (cavité céphalique de Balfour). Relativement large en avant, la cavité cœlonique n'est plus qu'une simple fente en arrière. Ventralement elle se dilate, dans la région du cœur, pour ébaucher le péricarde ; dorsalement elle se continue dans le cœlome dorsal qui n'est guère appréciable et visible, même chez les Sélaciens, qu'au niveau des premiers somites. Dans toute sa partie moyenne, d'ailleurs, elle disparaît rapidement et n'est plus que virtuelle.

(1) Ce point doit être admis malgré certaines controverses (Hatschek) ; de même doivent être abandonnées les opinions qui voyaient dans le mésoblaste prémandibulaire les vestiges d'une paire de fentes branchiales (Kupffer, Davydoff, Sewertzoff).

Pendant que le mésoblaste se développe et se segmente, pendant que s'ébauchent le cœur et le péricarde, le tube digestif de la tête, qui deviendra plus tard le pharynx, se plisse le long de ses faces latérales en une série de diverticules qui sont les poches viscérales ou pharyngiennes (fig. 332). Chez tous les Vertébrés, les processus par lesquels elles se forment sont remarquablement identiques.

C'est juste en arrière de la membrane pharyngienne (comparer fig. 319 et 332) que leur développement

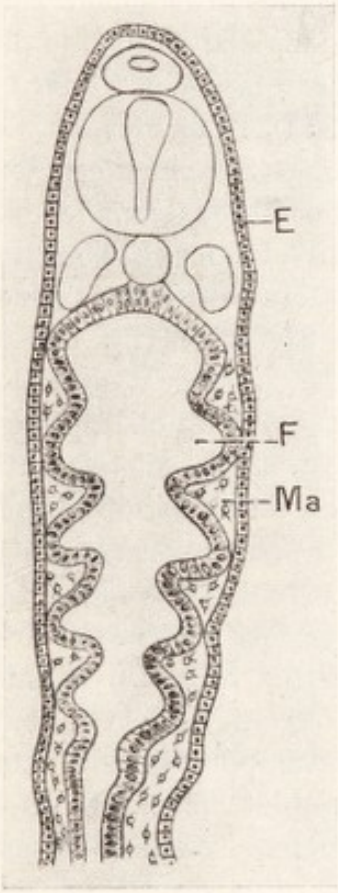


Figure 332 — Embryon d'ammocète. Coupe frontale de la région branchiale (d'après Vialleton). *E*, épiblaste ; *F*, poches viscérales hypoblastiques ; *MA*, mésoblaste des arcs viscéraux.

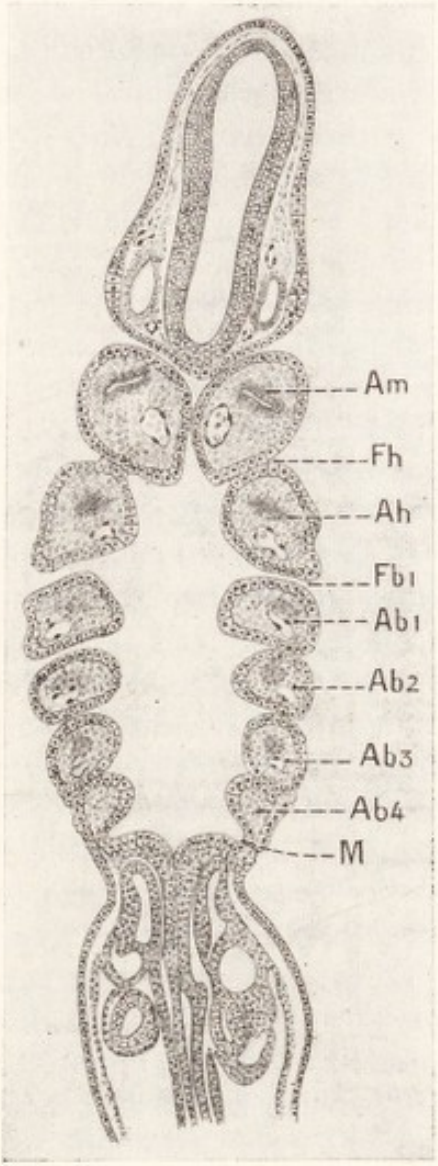


Figure 333. — Embryon de Torpedo. Coupe frontale de la région branchiale (d'après Vialleton). *Am*, arc mandibulaire ; *Ah*, arc hyoïdien ; *Ab* 1-4, arcs branchiaux ; *Fh*, fente hyomandibulaire ; *Fb*, 1-5, fentes branchiales ; *M*, membrane obturante.

débute, et il progresse en sens inverse de la segmentation mésoblastique, c'est-à-dire en direction cranio-caudale. La plus antérieure, qui portera le numéro 1, est la première, chronologiquement comme topographiquement, et les suivantes apparaîtront régulièrement mais lentement les unes derrière les autres, la dernière restant longtemps en retard dans son développement. Chaque poche viscérale hypoblastique est une évagination de la paroi laté-

rale du pharynx, en forme de gouttière verticale ou à peu près, à peine un peu oblique d'arrière en avant (fig. 332). Son extrémité dorsale est en regard du pourtour inférieur de la chorde ; son extrémité ventrale ne dépasse pas le plan de l'ébauche péricardique. On appelle champ mésobranchial (His, Vialleton), la région située derrière la bouche, comprise entre les bords inférieurs des poches branchiales, droites et gauches ; elle est occupée, dans sa partie moyenne et postérieure, par le cœur et le péricarde. C'est, en d'autres termes, la paroi ventrale de la portion pharyngienne du corps.

Les poches pharyngiennes hypoblastiques, en s'évaginant en dehors, refoulent le mésoblaste au devant et en arrière d'elles, puis s'accolent par leur fond à la face profonde de l'épiblaste, pour se souder à lui en une membrane obturante (fig. 333 et 356) ; celle-ci, composée exactement comme la membrane pharyngienne, est destinée comme elle à disparaître, le plus souvent par résorption. Quand celle-ci s'est effectuée, la poche s'ouvre à l'extérieur et est devenue une fente viscérale (fig. 333). Nous verrons, au cours de notre description, que ce n'est guère que chez les Sélaciens que toutes les poches viscérales se transforment en fentes, et nombreux sont les cas où la première reste toujours close ; les dernières le sont toujours chez les Amniotes.

Par ce processus, le mésoblaste des lames latérales se trouve découpé en segments verticaux, séparant les fentes les unes des autres (fig. 332 et 333). Chacun de ces segments est un arc viscéral et se compose d'une colonne de cellules, unissant le mésoblaste dorsal au mésenchyme du champ mésobranchial et à la cavité péricardique qui y est logée. Cette colonne cellulaire, chez les Sélaciens et dans quelques autres formes, est au début épithéliale et creusée d'une fente cœlomique éphémère. Dans les arcs moyens et postérieurs, cette fente est toujours virtuelle. Des cellules vasculaires venant de l'aorte ventrale ne tardent pas à remonter le long de la face interne des arcs pour se confondre, plus loin, avec les aortes dorsales (fig. 337). Du mésenchyme et une traînée issue de la crête ganglionnaire achèvent, dans la suite, de leur apporter tous les matériaux nécessaires à leur développement ultérieur.

Le premier arc viscéral limite en avant la première fente, et passe entre elle et le pourtour latéral de la membrane pharyngienne ou de l'orifice buccal. On l'appelle l'arc mandibulaire parce qu'il donnera naissance, par ses différenciations, au squelette et aux muscles de la mâchoire. Le deuxième, sépare l'une de l'autre les deux premières fentes, et en raison de sa destinée, on lui donne le nom d'arc hyoïdien. Le troisième et les suivants sont les arcs branchiaux ; celui qui suit l'arc hyoïdien est le premier arc branchial (fig. 262).

Quant aux fentes viscérales, la première est toujours large, sans être pour cela la plus étendue dans le sens dorso-ventral ; en raison des arcs qui la circonscrivent, elle porte le nom de fente hyo-mandibulaire ; elle deviendra l'évent chez les Sélaciens. Chez l'ammocète, elle ne se perfore jamais et la poche hypoblastique reste à l'état de gouttière ciliée ; ailleurs, elle est utilisée dans la formation de l'oreille moyenne et externe (Voir plus loin). La seconde fente et les suivantes sont les fentes branchiales ; on les numérote d'avant en arrière (fig. 262).

On sait, et c'est un point sur lequel nous aurons à revenir, que le nombre

des fentes branchiales est variable : il y en a cinq chez les Sélaciens pentanches ; six et sept respectivement chez Hexanchus et Heptanchus ; l'ammocète en a sept, tandis que Bedellostoma en a bien davantage (35). Chez les autres Vertébrés, on en trouve quatre ou cinq, la dernière toujours rudimentaire. Or, la variabilité numérique ne porte jamais que sur les dernières fentes ; l'hyomandibulaire est au contraire absolument fixe et constante dans sa topographie, chez tous les Vertébrés. Nous verrons plus tard la signification, très importante, de ce fait.

Quelles sont les relations des arcs viscéraux avec les somites mésoblastiques placés au-dessus d'eux ? Sont-ils en continuité directe et chaque arc est-il la lame latérale, secondairement segmentée, d'un somite déterminé ? La réponse à ces questions est d'importance, parce que si cette connexion existe réellement, chaque fente viscérale devient une formation exactement intersegmentaire, et il y a concordance entre la branchiomérie et la métamérie proprement dite.

Il semble, à première vue, que cette réponse ne soit pas très difficile à donner, et que les faits dont elle dépend soient d'une observation aisée. Il n'en est rien, malheureusement, et pour en faire bien comprendre la raison, nous examinerons rapidement les conditions dans lesquelles se fait la segmentation du mésoblaste dorsal dans la tête.

En principe, elle doit avoir pour aboutissant, comme dans le tronc, la formation de scléromyotomes, c'est-à-dire des ébauches du tissu conjonctif axial et de la musculature volontaire. Mais le squelette de la tête est une capsule rigide, cartilagineuse ou osseuse, à laquelle sont appendues des pièces viscérales mobiles (maxillo-mandibulaire et branchiales) et mues par des muscles striés relevant, chez tous les Vertébrés, du système de la vie animale. Il y a de longues années déjà qu'il a été démontré (Balfour, Marshall, etc., etc.) que ces muscles se forment dans les arcs viscéraux, aux dépens du tube ou du cordon mésoblastique épithélial qui en occupe l'axe. Le premier arc fournit, par ses différenciations, tous les muscles de la mastication, le second ceux de la région hyoïdienne et ainsi de suite. Toute la musculature branchiale (1) dérive donc, histogénétiquement, des lames latérales des somites céphaliques. Strictement parlant, elle est morphologiquement homodyname aux tuniques musculaires lisses, purement végétatives qui, dans le tronc, entourent les diverses parties du tube digestif ; mais physiologiquement, elle équivaut aux muscles somitiques du tronc. Cette différence est extrêmement importante, comme on le verra, pour l'interprétation du rôle et de la signification des nerfs craniens mixtes.

Mais en compensation de cette musculature viscérale puissante, les muscles dorsaux, somitiques, sont tout à fait rudimentaires dans la tête ; la rigidité de la boîte crânienne les rend inutiles et ils s'atrophient ou ne s'ébauchent même pas dans un bon nombre des segments céphaliques ; seuls les trois

(1) Et non pas hypobranchiale, ou musculature de l'hypoglosse, qui vient d'une autre source et dont il sera question plus tard.

premiers d'entre eux, chez tous les Vertébrés sans exception, édifient un myotome d'où sortiront les muscles moteurs du globe oculaire (1).

Par suite de cette dégradation musculaire, le mésenchyme devient très abondant et précoce. Dans un somite, tout ce qui n'est pas myotome subit la dislocation mésenchymateuse ; or, cette transformation frappant très tôt un bon nombre des segments de la tête, il en résulte que dans la région qu'ils occupaient, la métamérie est éphémère et souvent même disparaît très rapidement ; on ne trouve plus, à leur place, qu'une masse continue de cellules étoilées ou fusiformes, anastomosées entre elles, et qui s'insinuent dans tous les espaces libres. Les embryologistes qui ont étudié le développement de la tête parlent fréquemment, dans leurs travaux, de l'atrophie de somites mésoblastiques ; il faut entendre par là leur dislocation en cellules mésenchymateuses et la disparition de la segmentation. C'est, notamment ce qui se passe dans toute la tête postérieure chez les Sélaciens (Van Wijhe).

Mais si dans les formes inférieures on assiste encore à une segmentation, si éphémère qu'elle soit, du mésoblaste dorsal de la tête moyenne et postérieure, il n'en est plus de même dans les groupes de Vertébrés plus élevés (Amphibiens, Amniotes). Là, le feuillet moyen ne prend même plus la forme somitique ; le développement marche plus vite, se condense ; le stade mésenchyme est atteint d'emblée, sans intermède métamérique.

On voit la complication que ces faits apportent à la question de la segmentation de la tête. Si l'on ne disposait que des embryons des Téléostéens, des Amphibiens ou des Amniotes, elle serait même insoluble. Heureusement les Cyclostomes et les Sélaciens, par la netteté des dispositions qu'ils présentent à certains stades, y jettent un peu de lumière dont le reflet se perçoit à travers toute la série des Vertébrés. C'est à Van Wijhe que revient le mérite de l'avoir bien compris.

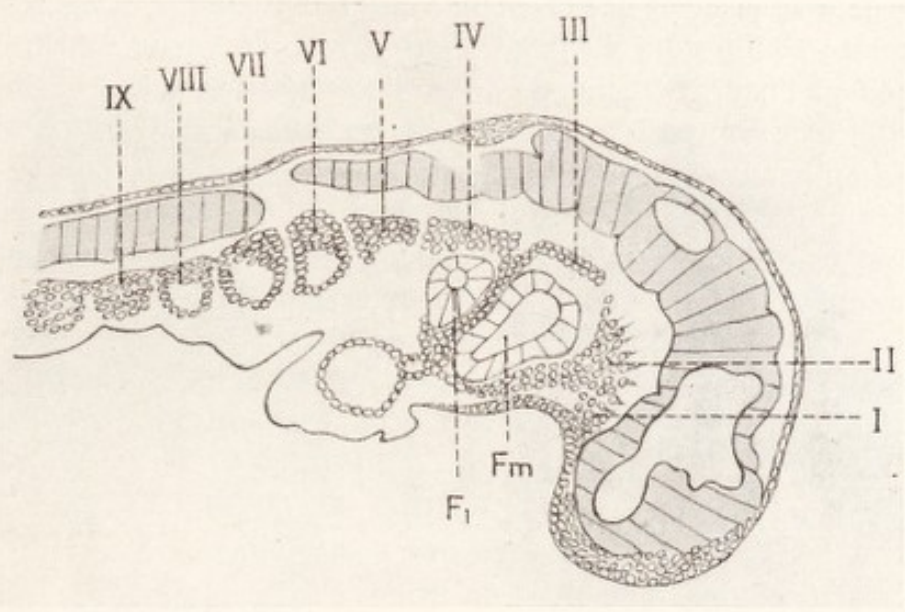
SEGMENTATION DE LA TÊTE DES SÉLACIENS

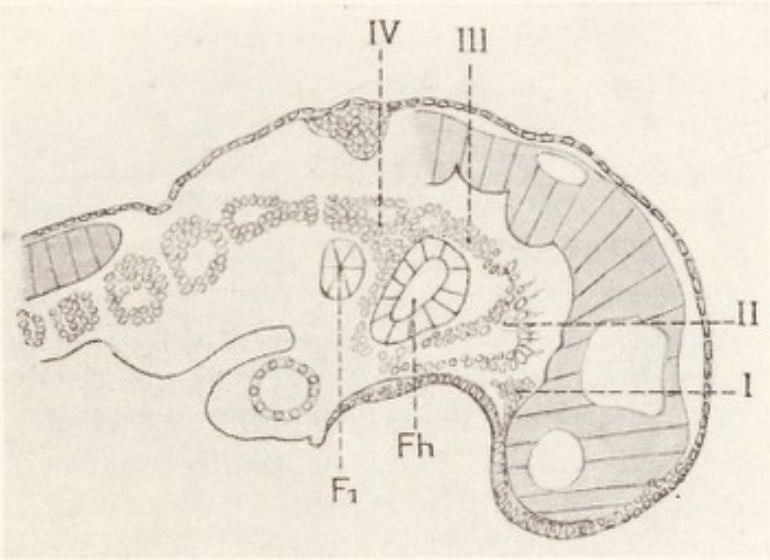
Chez Scyllium, ou chez tout autre Sélacien — et il en est de même chez l'ammocète (fig. 340) — la tête tout entière, de l'acromérite au tronc, montre à un moment donné une série régulière de somites mésoblastiques, très semblables à ceux du tronc qu'ils prolongent directement (fig. 334, 335). Leur structure est épithéliale, leur taille va en augmentant d'arrière en avant jusqu'au second, où elle est maxima : le premier est notablement plus petit. A ce moment, la fente hyo-mandibulaire est ouverte, les deux premières branchiales ne le sont pas encore ; les suivantes ne se formeront qu'un peu plus tardivement, alors que la segmentation aura déjà subi de profondes modifications.

Si on entre dans le détail de ce stade type, on observe la disposition suivante : le mésoblaste prémandibulaire, bien délimité, compose le premier

(1) Chez l'ammocète, comme nous le verrons, la partie dorsale des autres myotomes est également active, mais infiniment moins que dans le tronc (Koltzoff).

somite ; un pédicule d'union réunit celui de droite à celui de gauche (fig. 336) en passant sous le système nerveux central, et se continue en arrière dans l'extrémité antérieure de la chorde. Ce somite prémandibulaire est un sclérotomyotome et est dépourvu de lame latérale. Derrière lui, est le deuxième





Figures 334 et 335. — Embryon de Scyllium. Deux coupes sagittales voisines de la tête (d'après Van Wijhé). I à IX, somites céphaliques ; *Fm*, F_1, fentes hyomandibulaire et 1re branchiale.

somite ou somite mandibulaire. Plus volumineux que le premier, il est pourvu d'une cavité qui se dilatera encore dans la suite. Ventralement (fig. 337) il se continue directement dans l'arc mandibulaire, qui est sa lame latérale ; l'arc, creux lui aussi, s'ouvre en haut dans le somite, en bas dans le péricarde. Suit alors un troisième somite, dit hyoïdien, situé juste au-dessus de la fente hyo-mandibulaire (évent) ; sa lame latérale s'engage dans

l'arc hyoïdien ; somite et arc sont creux. Le quatrième somite, plus petit encore, est situé en regard de la plaque d'épiblaste épaissi qui représente la première ébauche de l'oreille interne ; sa lame latérale offre une disposition très particulière : elle se fusionne en avant avec le mésoblaste de l'arc hyoïdien, et en arrière avec la lame latérale du cinquième somite, pour passer avec elle dans le premier arc branchial (fig. 335).

Les quatre somites qui viennent d'être passés en revue sont préotiques ; il n'y a plus, à l'heure actuelle, de discussion sérieuse sur leur existence, leur situation et leur composition. Chez certains Sélaciens (Acanthias, Galeus), on trouve en avant du segment prémandibulaire, un autre amas cellulaire, petit, mais creusé aussi d'une cavité (J. B. Platt, Van Wijhe, Dohrn et d'autres). C'est la cavité céphalique antérieure ; très éphémère, elle se confond rapidement avec le mésenchyme de la tête et n'a qu'une importance toute secondaire. Elle n'est très probablement qu'une portion du mésoblaste prémandibulaire détachée du reste ; peut-être aussi, ce qui revient d'ailleurs à peu près au même, est-elle le dernier vestige du fond de l'intestin préoral en voie d'atrophie (cf. Dohrn, Van Wijhe, Johnston, etc.).

Derrière la plaque épiblastique auditive, Van Wijhe compte encore cinq somites qu'il rattache à la tête, ce qui porte le nombre total à neuf. Le dixième serait le premier segment du tronc ; en regard de lui, le tube médullaire envoie un nerf spinal, avec racine ventrale et racine dorsale ; de plus, son sclérotome est divisé par une incisure en une moitié antérieure et une postérieure, chacune devant donner naissance à un demi-corps vertébral : ce sont là, en effet, des caractères nettement troncaux.

Les somites cinq à neuf ont la forme typique de tous les somites ; ils se continuent vers le bas dans une même lame latérale continue, que les dernières poches branchiales, quand elles s'évagineront, découperont en autant d'arcs. En raison de leur topographie et par opposition aux quatre premiers, on les qualifie de postotiques ou métaotiques.

Résumons rapidement l'évolution ultérieure de tous ces somites. Pendant que les trois premiers se creusent de vastes cavités céphaliques, délimitées par un épithélium (fig. 336, 337 et d'autres), le quatrième disparaît, en subissant la fonte mésenchymateuse. Peut-être, cependant, abandonne-t-il quelques éléments qui, mêlés à ceux du somite hyoïdien, interviendront dans la formation du muscle droit externe de l'œil (Dohrn, Neal, Lamb) ; cette participation, si tant est qu'elle existe, est en tous cas minime. Les somites V et VI se transforment en mésenchyme tout entiers et très tôt ; à des stades un peu plus avancés que celui qui nous a servi de base, il n'en reste aucune trace. Mais il en est tout autrement des somites VII, VIII et IX, dont l'évolution ne diffère pas de celle des scléro-myotomes du tronc. Chacun d'eux développe un sclérotome et un myotome, et ce dernier, bientôt séparé de la lame latérale, bourgeonne par son bord inférieur en un prolongement qui, glissant entre l'épiblaste et le feuillet somatique du mésoblaste, arrive jusqu'à la face ventrale du pharynx branchial. Plus tard, quand se forment, dans cette région, les dernières poches branchiales, ces bourgeons se détachent et s'isolent, puis prolifèrent ; ceux de droite se rapprochent de ceux de

gauche, et donnent finalement naissance à la musculature hypobranchiale (comparer avec fig. 341). Celle-ci est l'homologue morphologique des muscles de la langue des Amniotes ; les filets moteurs qui l'innervent et qui viennent des racines ventrales affectées aux somites VII, VIII et IX, représentent, chez les Sélaciens, le nerf hypoglosse des Vertébrés supérieurs. Les musculatures hypobranchiale et branchiale sont donc radicalement différentes par leur

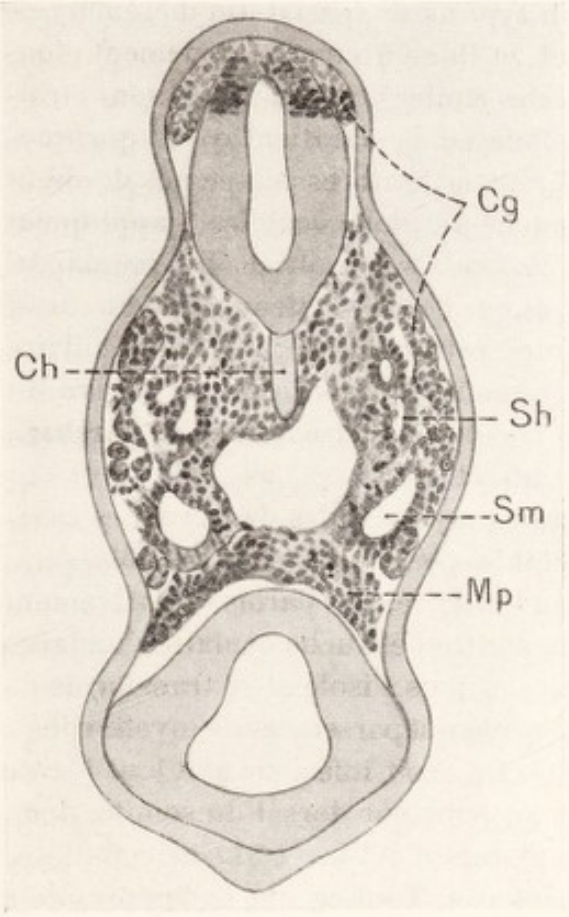


Figure 336. — Embryon de Torpedo ocellata. Coupe de la tête antérieure (d'après Dohrn). *Mp*, mésoblaste prémandibulaire ; *Sm*, somite mandibulaire ; *Sh*, somite hyoïdien ; *Cg*, crête ganglionnaire ; *Ch*, chorde.

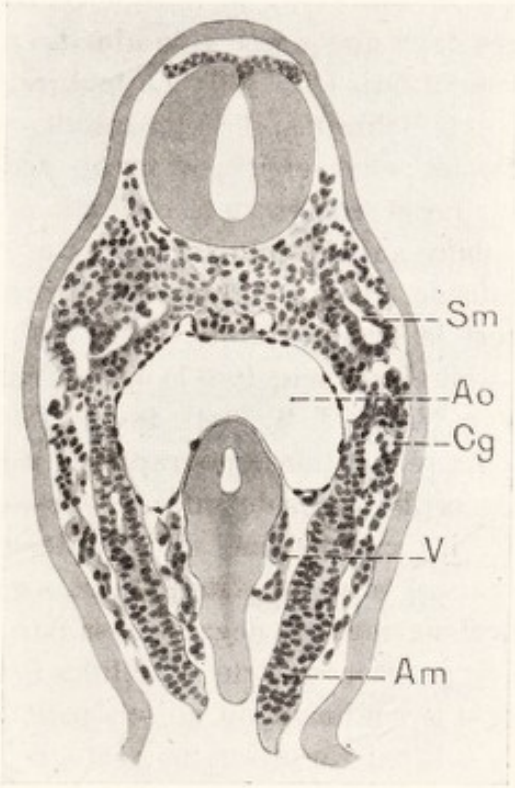


Figure 337. — Embryon de Torpedo ocellata. Coupe de la tête antérieure (d'après Dohrn). *Am*, arc mandibulaire ; *Ao*, aorte ; *Cg*, crête ganglionnaire ; *Sm*, somite et cavité mandibulaire ; *V*, cellules vasculaires.

origine ; la première est dorsale et myotomiale, la seconde est latérale et procède, sur place, du mésoblaste des arcs viscéraux.

La destinée des trois derniers somites de Van Wijhe évoque immédiatement l'idée, défendue par Gegenbaur, Fürbringer, Braus, et d'autres encore, qu'ils ne sont pas de véritables somites céphaliques, mais qu'ils appartiennent en réalité au tronc et ont été secondairement incorporés à la tête ; de leurs sclérotomes naît la partie occipitale du crâne, et celle-ci n'est, de ce chef, qu'un complexe de vertèbres confondues en une masse commune. Cette interprétation, sur laquelle nous aurons encore à revenir dans la suite, est bien plus solidement appuyée encore par le fait, que le bord postérieur de la

crête ganglionnaire du vague se trouve exactement en regard de l'intervalle entre les somites VI et VII (fig 319). Or, c'est ce bord, nous l'avons dit, qui trace la limite exacte entre les zônes céphalogénétique et notogénétique ; tout ce qui se trouve derrière lui relève du tronc par sa genèse, et ne peut devenir céphalique que par absorption secondaire : les somites VII, VIII et IX sont donc occipitaux.

Les trois premiers segments : prémandibulaire, mandibulaire et hyoïdien, sont aussi des scléromyotomes, mais d'un type assez spécial. Du mésenchyme naît de toute leur surface indistinctement, et ils se trouvent rapidement plongés dans une masse volumineuse de cellules étoilées, à laquelle ils sont étroitement unis (fig. 336). La texture épithéliale ne se maintient qu'en quelques points délimités, d'où les cellules prolifèrent en traînées compactes de myoblastes ; elles se dirigent toutes vers l'ébauche du globe oculaire, s'appliquent sur lui et en deviendront finalement la musculature motrice. Du prémandibulaire naissent ainsi les muscles innervés par l'oculo-moteur commun (droit interne, droit inférieur, droit supérieur et petit oblique) ; du mandibulaire sort le grand oblique (nerf pathétique) ; enfin le droit externe dérive du somite hyoïdien, dont le nerf afférent est l'oculo-moteur externe (M. Marshall, Van Wijhe, J. B. Platt, Dohrn, Neal, Lamb, etc.).

La répartition topographique des portions myotomiales des grandes cavités céphaliques dorsales, est assez constante pour qu'il soit possible de la décrire rapidement. Le somite prémandibulaire, à parois relativement épaisses mais à cavité réduite, s'applique contre l'ébauche oculaire ; un large prolongement se dégage de sa paroi ventrale, puis s'isole et se transforme en une masse compacte de cellules fusiformes bientôt parsemées de myofibrilles : c'est le rudiment du muscle petit oblique. Le droit inférieur naît tout à côté de lui, par un processus analogue. Enfin au pourtour dorsal du somite, deux autres poussées de proliférations envoient vers l'œil les traînées cellulaires qui deviendront les droits supérieur et interne. Tout ce qui reste après cela de la paroi somitique, se fond en mésenchyme et la première cavité céphalique disparaît.

La cavité mandibulaire est très vaste (fig. 336) et prend l'aspect d'une véritable vésicule. Son épithélium de revêtement est cubique, sauf le long de son pourtour interne où il reste cylindrique et où les cellules se multiplient abondamment par mitose : toute cette région n'est en réalité qu'un énorme sclérotome d'où ne sort que du mésenchyme. Puis, la partie antérieure de sa paroi dorsale se met aussi à proliférer et donne issue à une masse cellulaire compacte, d'où le muscle grand oblique dérivera directement. Peut-être (Dohrn, Neal ; et pour les Mammifères, Parker), s'y ajoute-t-il encore quelques éléments venant de son bord ventral. Cela fait, le mésenchyme envahit la vésicule tout entière et il n'en reste bientôt plus trace. Quand à l'arc mandibulaire, il ne participe en rien à ces processus, quoi qu'en aient dit certains auteurs ; sa destinée, chez tous les Vertébrés, est de former, outre du mésenchyme, la totalité des muscles de la mastication, innervés par le trijumeau.

Enfin le somite hyoïdien, plus petit que les deux premiers, ne reste épi-

thélial que dans sa partie dorso-interne, qui devient le myotome du droit externe; peut-être pourtant quelques cellules du somite IV interviennent-elles dans la constitution de ce muscle.

Il résulte de cette description sommaire que dans la tête, les seuls nerfs homologues à des racines ventrales du tronc sont ceux des muscles moteurs du globe oculaire, puisque les somites IV, V et VI ne donnent pas de muscles et que les nerfs ventraux des somites VII, VIII et IX forment, ensemble, l'hypoglosse.

Tels sont les faits, relativement simples, qui se dégagent de l'embryologie des Scyllidés, mais maintenant une double question se pose : les neuf somites (six céphaliques, trois occipitaux) représentent-ils vraiment la segmentation primitive de la tête ? Se retrouvent-ils, soit comme entités, soit seulement à l'état de vestiges, dans la série des Vertébrés ? De la réponse qui sera faite à ces questions dépendra toute notre conception de la morphologie de la tête.

Il est incontestable que la formule des neuf somites de Van Wijhe n'est pas applicable à tous les Sélaciens, ni même à tous les Requins : Acanthias a sûrement un somite occipital de plus que Scyllium (C. K. Hoffmann); peut-être même en a-t-il deux et en y ajoutant la cavité céphalique antérieure, le nombre total serait ainsi porté à douze (Miss J. B. Platt) Dans la tête de Spinax il y a, primitivement, au moins onze somites (Braus), dont sept postotiques ; de ceux-ci les quatre premiers s'atrophient et les derniers (IX, X et XI) donnent la musculature hypobranchiale, comme le font les VII^{e}, VIII^{e} et IX^{e} de Van Wijhe. Chez les Raies, les différences sont plus accusées encore : Torpedo marmorata, pour Sewertzoff, possède cinq somites préotiques et huit postotiques et Kastchensko et Killian en comptent même davantage. Enfin Dohrn, dans une série de travaux abondamment documentés et richement illustrés, a démontré le fait, très important, de la polymérie de tous ou de presque tous les somites de Van Wijhe, c'est-à-dire que la plupart d'entre eux, et tout spécialement les préotiques, sont des complexes résultant du fusionnement secondaire d'un certain nombre de petits somites primitifs, plus vaguement individualisés.

A des stades beaucoup plus jeunes que ceux qu'ont étudié Balfour, Marshall, et Van Wijhe, chez tous les Sélaciens, mais spécialement chez les Torpilles, le mésoblaste dorsal de la tête est composé d'un grand nombre de segments, ou plus exactement de groupements de cellules s'ordonnant en épithélium autour d'un point central (fig. 338). Cette disposition n'est que transitoire, et dans la suite du développement, Dohrn constate que le somite hyoïdien résulte de la confluence de trois de ces somites primordiaux, que le mandibulaire en absorbe quatre au moins et le prémandibulaire, deux ou trois. Dans la région postotique, il est impossible de déterminer exactement le nombre des segments de la métamérie primaire. D'autre part les rapports entre les deux métaméries, primaire et secondaire ou définitive, varient selon les familles et même les espèces. La première comporterait, chez les Sélaciens, au moins dix-huit segments qui se combineraient dans la suite de

façon à n'en plus faire que neuf, dix ou onze selon les espèces, et dont plusieurs sont destinés à s'atrophier.

Sans aucun doute, ces faits sont d'un grand intérêt; ils ont malheureusement été le point de départ de spéculations phylogénétiques trop fantaisistes pour être exposées et discutées ici.

Suffit-il vraiment de voir des cellules mésoblastiques groupées en amas plus ou moins épithélial, pour conclure à l'existence, en ce point, d'un métamère au sens morphologique du mot? Semblable aspect indique en réalité l'existence de centres de prolifération et sont l'expression de la croissance du feuillet dans lequel on les trouve. Or, pour en comprendre la signification embryologique, et même phylogénétique, il faut toujours avoir présent à l'esprit qu'aux divers stades, dans la tête, les feuillets ne s'accroissent pas également. Chez les jeunes embryons étudiés par Dohrn et Killian, c'est le mésoblaste qui prolifère et s'accroît; de nombreux centres d'activité cellu-

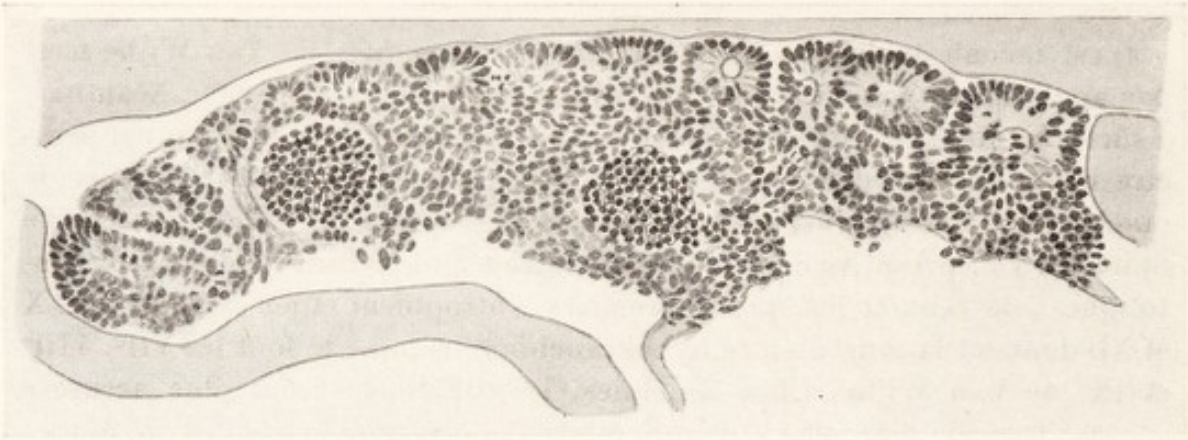


Figure 338. — Embryon de Torpedo marmorata. Coupe sagittale de la tête antérieure (d'après Dohrn). Segmentation primaire du mésoblaste.

laire y apparaissent : ce sont les somites primordiaux. Un peu plus tard, c'est le développement du système nerveux central qui se place au premier plan ; il s'allonge et se dilate ; le mésoblaste situé sous lui, entraîné dans cet allongement, s'étire et se « désegmente » (Filatoff) pour se « resegmenter » plus tard quand les circonstances redeviendront favorables. Les somites définitifs eux-mêmes, s'ils ne sont pas soumis aux actions nécessaires pour provoquer la formation de muscles, se dissocient en cellules lâchement unies qui vont occuper tous les espaces libres.

Telle est l'interprétation ontogénétique de la segmentation du mésoblaste et spécialement de la métamérie primaire, qui n'a probablement aucune portée phylogénétique. En passant en revue ce que l'on connaît des groupes autres que les Sélaciens, nous verrons si elle est susceptible d'être généralisée ou si elle n'est que l'expression partielle de la vérité.

Cyclostomes. — L'étude de la segmentation du mésoblaste dans la tête de l'ammocète, que nous devons surtout à Koltzoff, est fort instructive. Le cerveau reste ici bien plus petit que chez l'embryon de Sélacien du même âge, et sa croissance n'est pas en aussi grande disproportion avec celle des

organes sous-jacents ; l'ensemble du développement en est rendu plus régulier et, par conséquent, plus simple.

Comme chez tous les Vertébrés, le mésoblaste se découpe en somites à partir du point d'union des zones céphalogénétique et notogénétique (Götte). Pour Koltzoff, deux somites apparaissent d'abord ; ils porteraient plus tard, une fois la métamérie établie, les numéros IV et V, en comptant à partir de l'acromérite. Pourtant, de la lecture du texte et de l'examen des figures, il nous semble résulter que ces chiffres doivent être augmentés d'une unité, et

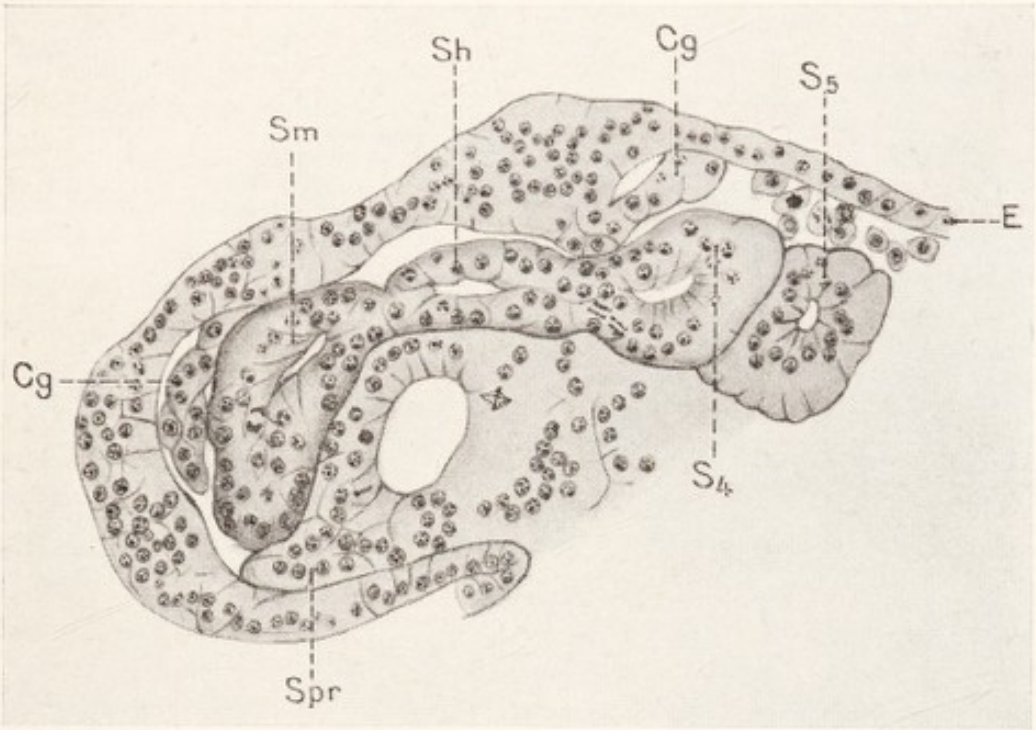


Figure 339. — Embryon d'ammocète. Coupe sagittale de la tête antérieure (d'après Koltzoff). *E*, épiblaste ; *Cg*, crête ganglionnaire ; *Spr*, *Sm*, *Sh*, somites prémandibulaire, mandibulaire, hyoïdien ; S_4, S_5, somites 4 et 5.

que le somite le plus postérieur de la zone céphalogénétique est exactement, non pas le cinquième, mais le sixième.

En coupe sagittale (fig. 339, 340), les somites céphaliques sont très nets, régulièrement placés les uns derrière les autres, sans différence appréciable de forme et de constitution avec les scléromyotomes du tronc. Le prémandibulaire (qui est aussi préchordal et uni à son congénère du côté opposé par un pédicule d'union) est assez petit et reste longtemps en continuité avec l'intestin préoral (fig. 339). Le second est le plus volumineux et les suivants sont de taille uniforme. A partir du mandibulaire, tous se continuent en bas dans une lame latérale commune. Quand se forment les poches viscérales hypoblastiques, au nombre de huit, elles découpent la lame latérale en autant d'arcs viscéraux, selon le mode habituel (fig. 332). Or, une fois les huit sacs viscéraux constitués, chacun d'eux est régulièrement placé en dessous de l'un des huit somites qui suivent le prémandibulaire : branchiomérie et mésodermérie coïncident donc exactement. Quant aux arcs viscéraux, ils se

continuent en bas dans le péricarde, en haut dans une bande insegmentée ayant la structure d'un mésenchyme condensé et, par son intermédiaire, dans le bord inférieur des huit somites branchiaux.

Donc, la tête de l'embryon d'ammocète, à ce stade, possède neuf segments mésoblastiques et huit poches viscérales. Le dixième segment mésoblastique et les huit suivants, édifient de vrais myotomes qui bourgeonnent ventralement, comme tous ceux du tronc. Mais dans la suite, l'appareil branchial s'allonge d'avant en arrière, en dessous de ces myotomes et en

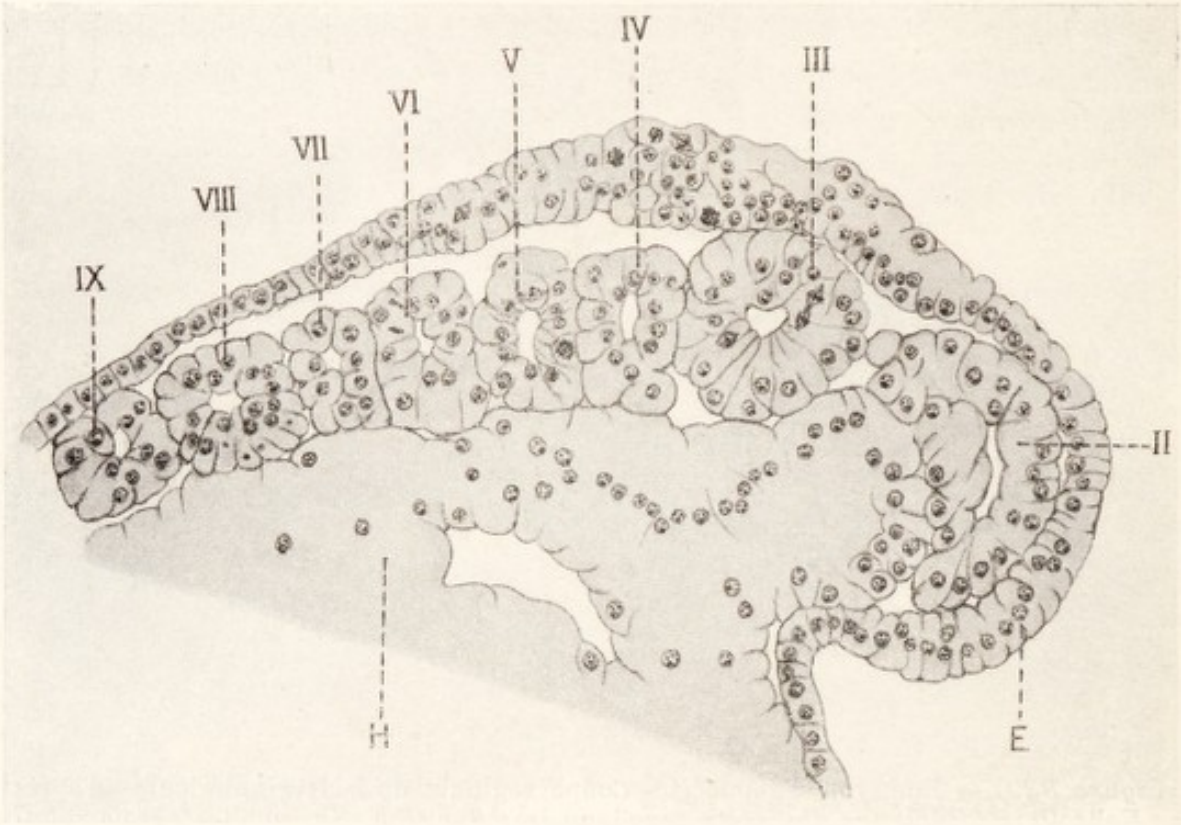


Figure 340. — Embryon d'ammocète. Coupe sagittale de la tête (d'après Koltzoff). II, somite mandibulaire ; III, somite hyoïdien ; IV à IX, somites suivants. *E*, épiblaste ; *H*, hypoblaste.

détache les bourgeons ventraux. Ceux-ci, rejetés vers le bas, se trouvent dès lors placés au plancher du pharynx branchial (fig. 341) avec les filets moteurs qui les innervent ; ils produiront la musculature hypobranchiale, comme le font les somites VII, VIII et IX (de Van Wijhe) chez les Sélaciens, et leurs nerfs sont homologues à l'hypoglosse des Vertébrés supérieurs.

Quelle est la destinée des neuf somites de la tête ? Celle des trois premiers est la même que chez les Sélaciens et, plus généralement, que chez tous les Vertébrés : ils donnent respectivement : la musculature dépendant de l'oculo-moteur commun, du pathétique et de l'oculo-moteur externe, et le mésenchyme de la tête antérieure.

Les suivants (IV à IX) se résolvent également en mésenchyme, toutefois chacun d'eux édifie par son bord dorsal, un petit bourgeon myotomial, qui se dirige en haut et en avant et vient former, avec ses congénères de

droite ou de gauche, une nappe musculaire striée recouvrant le cerveau et les organes des sens. La présence de cette nappe, en relation avec la conformation du crâne, est spécifique des Cyclostomes ; elle n'existe pas dans les autres groupes, pourvus d'une capsule cartilagineuse complète.

Aucune racine motrice ventrale n'innerve les myotomes des somites IV et V ; tous les autres ont la leur, qui supplée à l'absence des deux premières. Quant à la crête ganglionnaire des nerfs craniens dorsaux, son bord postérieur (limite caudale du vague) se trouve au niveau du sixième somite.

Tels sont les faits ; nous n'y ajouterons, pour le moment, que quelques remarques, qui trouveront leur utilisation dans la suite. Les somites de l'hypoglosse, chez l'ammocète (X à XVIII), ne sont pas occipitaux parce que les corps vertébraux correspondants ne sont pas incorporés au crâne. Mais au devant d'eux, il semble bien y avoir neuf segments céphaliques vrais, occupant la région branchiale entière. Bien que leur aspect soit le même, il importe de noter cependant, que les six premiers de ces somites, qui se sont délimités d'arrière en avant, appartiennent, selon toute vraisemblance, à la zone céphalogénétique primitive, tandis que les trois derniers relèvent du mésoblaste notogénétique ; en effet ce sont les somites V et VI, qui, chronologiquement, sont apparus en premier lieu, et, fait plus décisif encore, la crête ganglionnaire cranienne, dont l'étendue est exactement celle de la région céphalogénétique, s'arrête en regard du somite VI.

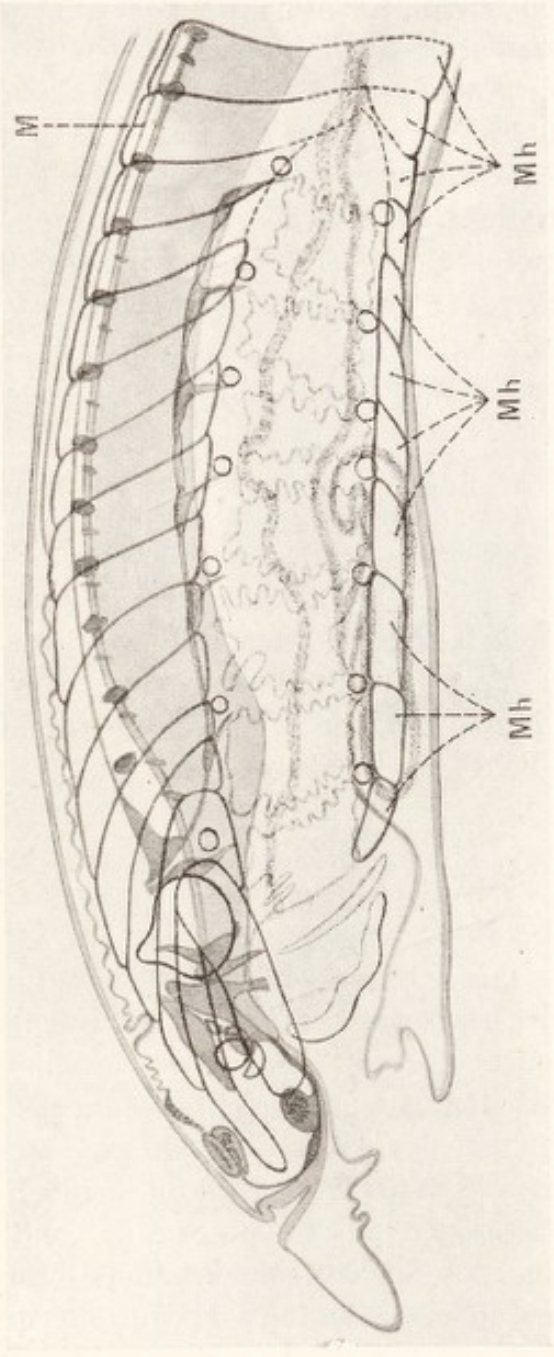


Figure 341. — Jeune larve d'ammocète. Schéma de la myomérie (d'après Koltzoff). *M*, myotomes ; *Mh*, bourgeons myogènes hypobranchiaux.

La différence la plus importante avec Scyllium, est donc que chez l'ammocète, entre ce somite VI et le premier dont le myotome donne un bourgeon hypobranchial, il y a encore trois segments (VII, VIII, IX), troncaux par

leur origine mais incorporés dans la région branchiale. Or nous savons, surtout grâce aux recherches de Braus, que chez Spinax aussi il y a, au devant des myotomes dépendant de l'hypoglosse, dans la région postotique, cinq somites qui s'atrophient avec leur racine ventrale (*t*, *u*, *v*, *w*, *x*, selon la nomenclature de Furbringer-Braus ; *y* et *z* étant les somites de la musculature hypobranchiale).

La tête absorbe donc un nombre de somites troncaux variable selon les groupes et même selon les espèces.

Téléostéens. — Il semble qu'il y ait chez les Téléostéens d'assez grandes variations, mais nulle part on n'a rencontré, jusqu'ici, de dispositions qui se rapprochent de celles des Cyclostomes ou des Sélaciens. Il n'est pas douteux que le mésoblaste préauriculaire soit insegmenté chez la truite et chez bien d'autres formes (Boyer, Willcox, Gregory, Jablonowski). Chez Batrachus tau (Boyer, J. B. Platt), il y a bien dans la tête antérieure des cavités épithéliales, mais elles sont vagues et irrégulières. Chez le Syngnathe, Pollard signale un somite prémandibulaire creux, mais le même auteur n'en trouve pas trace chez Gobius.

En ce qui concerne la région postotique, l'accord n'est pas plus heureux ; il y a des somites occipitaux, sans doute, dont les nerfs moteurs persistent chez l'adulte et deviennent l'hypoglosse, mais au devant d'eux il n'y a rien, si ce n'est, peut-être, un ou deux somites fort éphémères (Boyer, Willcox).

Chez les Murænoïdes, cependant, l'étude a été quelque peu fructueuse (J. Bœke). Sur de jeunes embryons, possédant de sept à quinze somites troncaux, le mésoblaste de la tête antérieure, préotique, se découpe d'arrière en avant en huit segments nets, de structure épithéliale et pourvus d'une cavité, mais assez irréguliers de taille. Le plus antérieur est sûrement prémandibulaire, un pédicule d'union l'unit à son congénère du côté opposé. Un peu plus tard, ces huit segments se confondent et à leur place on trouve trois vésicules à paroi mince, qui correspondent approximativement, par leur topographie, aux somites prémandibulaire, mandibulaire et hyoïdien des Sélaciens, mais qui n'ont aucunement la même destinée. En effet, elles confluent, deviennent irrégulières, leurs parois se disloquent et leur lumière disparaît dans les mailles du mésenchyme, avant toute différenciation des ébauches des muscles moteurs de l'œil. Celles-ci apparaissent, à un moment donné, comme des condensations localisées de cellules lâchement unies, et leur valeur segmentaire ne peut plus que se déduire de leur innervation.

Il y a donc, chez les Murænoïdes, une segmentation primaire du mésoblaste préotique assez analogue à celle que Dohrn a décrite chez les Sélaciens, suivie d'une « désegmentation » qui devient totale après une étape intermédiaire, où les huit somites primaires sont réduits à trois. Cette désegmentation semble coïncider avec une période de grande croissance du cerveau.

Dans la région postotique, Bœke a compté cinq somites, dont les deux ou les trois premiers s'atrophient rapidement ; les derniers sont occipitaux et se comportent comme tels. Il faut toutefois reconnaître que l'exactitude de ces chiffres reste encore douteuse.

Ganoïdes. — Ils sont encore très mal connus. Chez Acipenser ruthenus

(Ostroumoff), les somites prémandibulaire, mandibulaire et hyoïdien existent, sont creusés d'une cavité et donnent respectivement, selon la règle générale, la musculature dépendant de l'oculo-moteur commun, du pathétique et de l'oculo-moteur externe. Derrière eux, un quatrième somite s'ébauche, mais se transforme immédiatement en mésenchyme, tandis que les somites V et VI de Van Wijhe ne se délimitent à aucun stade ; leur place est occupée par du tissu de remplissage. Enfin, en arrière du vague, se trouveraient encore cinq somites (VII, VIII, IX, X, XI), dont les deux premiers s'atrophieraient après avoir ébauché un myotome. Aux dépens des trois autres se développe la musculature hypobranchiale et leurs nerfs prennent la valeur de l'hypoglosse des Amniotes.

Amphibiens et Dipneustes. — Chez les Anoures, il n'y a que des traces vagues des trois premiers somites (Sewertzoff). Chez certains Urodèles (Scott et Osborn), notamment chez Megalobatrachus (D. De Lange), le mésoblaste prémandibulaire et mandibulaire peut se creuser de cavités irrégulières, plus ou moins confluentes ; mais elles sont éphémères, et quand les muscles de l'œil s'ébauchent, ils se forment en plein mésenchyme, par condensation de ses éléments en amas ou en traînées compactes. Il en est exactement de même chez les Gymnophiones (Brauer, Marcus), où l'on peut, en plus, soupçonner l'existence fugace d'un somite hyoïdien.

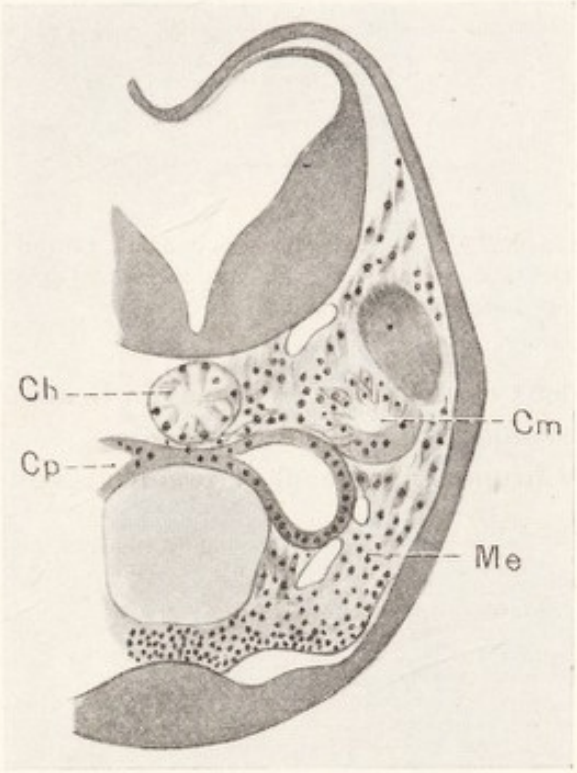


Figure 342. — Embryon de Ceratodus. Coupe de la tête antérieure (d'après Grégory). *Ch*, chorde ; *Cp*, cavité prémandibulaire et pédicule d'union ; *Cm*, cavité mandibulaire ; *Me*, mésenchyme.

Chez aucun Amphibien la région postotique n'est segmentée ; les premiers somites qui apparaissent sont occipitaux et destinés à fournir la musculature de l'hypoglosse.

Les Dipneustes, que tant de caractères rapprochent des Urodèles, montrent des somites prémandibulaire, mandibulaire et hyoïdien nets (fig. 342), pourvus, les deux premiers surtout, d'une assez vaste cavité (Grégory). On a pu en suivre exactement l'évolution et établir les connexions génétiques qu'ont avec eux les muscles moteurs du globe oculaire ; les choses, à ce point de vue se passent exactement comme chez les Sélaciens. Un quatrième somite, tout éphémère, se forme en regard de la plaque auditive épiblastique (somite IV de Van Wijhe). Puis toute trace de segmentation s'arrête jusqu'aux somites occipitaux proprement dits (Sewertzoff).

Amniotes. — Parmi les Amniotes, ce sont les Reptiles qui offrent les dispositions les plus remarquables ; ce sont aussi ceux qui ont été le plus et le

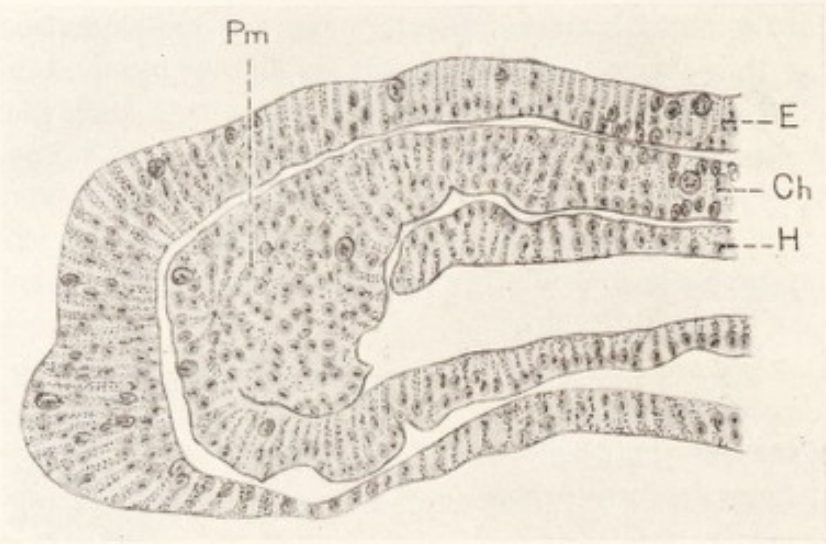


Figure 343. — Embryon de canard. Coupe sagittale de l'extrémité céphalique (d'après Rex). *E*, ectoblaste ; *H*, hypoblaste ; *Ch*, chorde ; *Pm*, Intestin préoral et mésoblaste prémandibulaire.

mieux étudiés (Van Wijhe, Van Bemmelen, Oppel, Corning, C. K. Hoffmann, Davidoff, Filatoff, Johnson).

Chronologiquement, le premier somite, dans l'embryon de Reptile (et il en est de même chez les Oiseaux et les Mammifères), est situé exactement à la limite des zones céphalogénétique et notogénétique (fig. 235). Net et bien délimité, il appartient sans aucun doute à la série des somites occipitaux innervés par l'hypoglosse (Van Wijhe), et doit, dans cette série, porter le numéro I. Un peu plus tard, sur des embryons possédant déjà sept ou huit segments troncaux, il en apparaît un autre, en avant du premier formé (fig. 235). Tout petit, rudimentaire, ses contours ne se voient qu'en arrière et sur les côtés ; en avant il se continue directement dans le mésoblaste insegmenté de la tête. En regard de son extrémité antérieure, se termine la

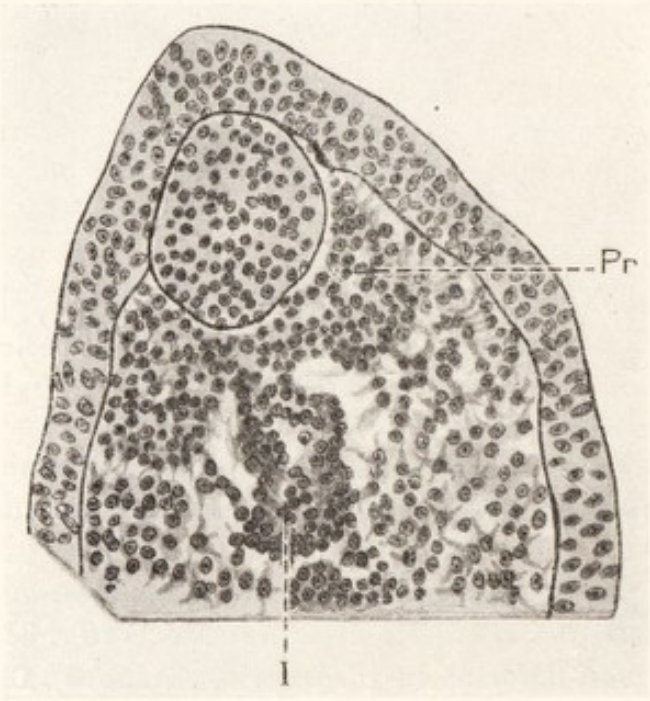


Figure 344. — Embryon de Chelydra. Coupe de la tête antérieure (d'après Ch. E. Johnson). *I*, intestin préoral ; *Pr*, mésoblaste prémandibulaire.

crête ganglionnaire du vague (fig. 299) ; topographiquement, il répond donc au sixième somite de Van Wijhe. A partir de ce point, et jusqu'à l'ébauche de la plaque épiblastique auditive inclusivement, le mésoblaste, très lâche, est ininterrompu. Pourtant il prolifère, et dans les premiers stades de son accroissement, ses éléments se groupent en quatre, cinq ou six petits amas, vaguement épithéliaux, ayant l'aspect des somites primaires de Dohrn. Mais dès que le cerveau entre dans sa période de grande croissance, ces pseudosomites s'effacent, parce que leurs éléments se dispersent (Filatoff) : le mésoblaste qui tendait à se segmenter, se désegmente, et cela définitivement ; toute cette région ne sera plus occupée dans la suite que par du mésenchyme.

Au devant de la plaque auditive, dans la tête antérieure, les segments prémandibulaire, mandibulaire et hyoïdien se montrent, les deux premiers surtout, avec une grande netteté et ont leur destinée habituelle. Le troisième (hyoïdien), outre le muscle droit externe, fournit encore les matériaux du muscle choanoïde, qui a la même innervation que lui, et que l'on rencontre aussi chez certains Mammifères.

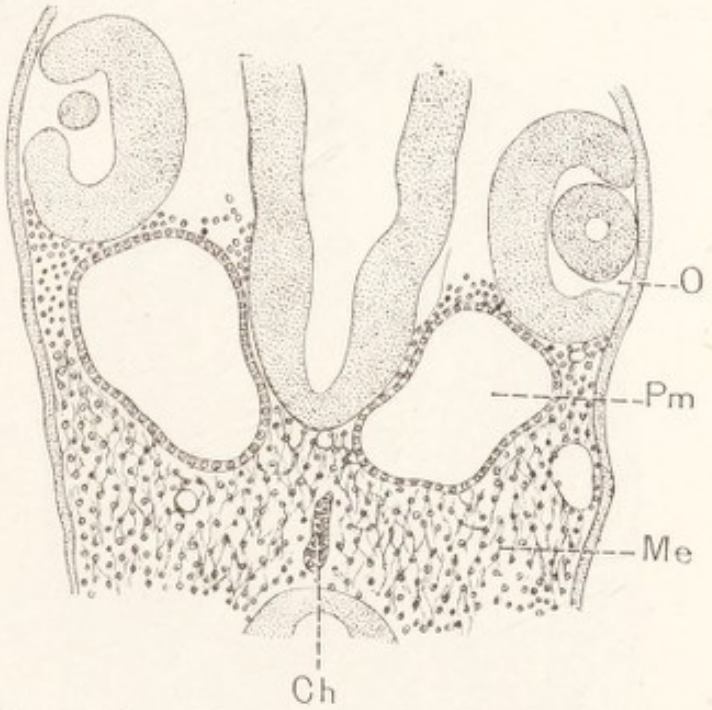


Figure 345. — Embryon d'Anguis fragilis. Coupe de la tête antérieure (d'après Oppel). *Ch*, chorde ; *Me*, mésenchyme ; *O*, œil ; *Pm*, cavité prémandibulaire.

Le somite prémandibulaire, issu du mésoblaste préchordal, acrogénétique comme partout ailleurs (fig. 343, 344), se creuse de cavités irrégulières, qui confluent ultérieurement en une véritable vésicule céphalique, surtout chez les Lacertiens : un pédicule d'union préchordal unit celle de droite à celle de gauche ; il se perdra rapidement dans le mésenchyme ambiant (fig. 344).

Cette grande cavité (fig. 345) plongée dans un mésenchyme abondant issu de sa paroi, s'applique contre le globe oculaire et fournit un bourgeon ventral, ébauche du petit oblique, un dorsal pour le droit supérieur, et un troisième, ventro-latéral, d'où naîtront les muscles droits interne et inférieur. Ce qui reste de sa paroi et sa lumière se confondent ensuite avec le tissu ambiant et disparaissent (Johnson).

Les segments mandibulaire et hyoïdien se forment de façon assez compliquée. Le premier n'apparaît, en tant que cavité délimitée par un épithélium, qu'assez tardivement, à un moment où le mésenchyme est déjà très abondant et il n'est au début qu'une condensation de ce mésenchyme (fig. 346). Puis

une lumière se creuse au centre de cet amas ; souvent elle est double ou multiple, ou bien encore c'est un système de lacunes communiquant entre elles. Mais cet aspect est passager ; le tout se retransforme en mésenchyme banal, à l'exception d'un groupe de cellules qui reste compact, se rapproche du globe oculaire et s'étale sur lui pour devenir le muscle grand oblique. Le somite hyoïdien ne se comporte pas autrement ; mais il est plus vague encore ; il n'en subsiste que deux masses cellulaires condensées, dont l'une donnera le droit externe, l'autre le muscle rétracteur du bulbe ou muscle choanoïde (Johnson).

Il est évident que, en comparaison des Sélaciens, ce développement est fort altéré ; il n'est plus qu'un vestige, un rappel, mais son intérêt n'en est pas moins considérable, parce qu'il ne laisse aucun doute sur l'identité fondamentale des processus chez les Amniotes et chez les Vertébrés inférieurs.

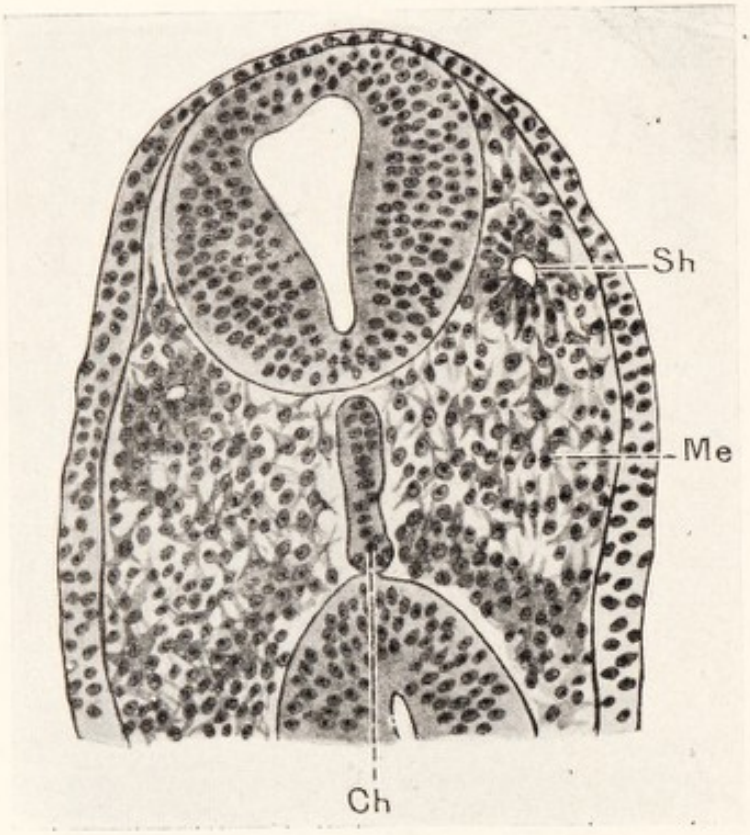


Figure 346. — Embryon de Chelydra. Coupe de la tête antérieure (d'après Ch. E. Johnson). *Ch*, chorde ; *Me*, mésenchyme ; *Sh*, somite hyoïdien (3ᵉ).

En ce qui concerne les Oiseaux (Van Wijhe, Rex), les cavités prémandibulaire et mandibulaire apparaissent et évoluent comme chez les Reptiles ; quant au somite hyoïdien, il n'est jamais qu'une masse cellulaire compacte, plongée dans du mésenchyme abondant.

Chez les Mammifères placentaires, enfin, la segmentation de la tête est exclusivement localisée à la région occipitale ; il n'y a plus de somites ni de cavités préotiques, ou tout au moins ils ne sont plus représentés que par des condensations localisées de cellules, destinées à donner naissance aux muscles de l'œil (fig. 348).

Toutefois, et le fait est fort remarquable, un bon nombre de Marsupiaux font exception à cette règle (E. Fraser) ; on trouve, chez tous les embryons, une belle cavité prémandibulaire (fig. 347) d'un type reptilien très pur, qui en subit les différenciations caractéristiques, et relève de la même origine. Quant aux somites mandibulaire et hyoïdien, ils ne sont jamais que des amas de cellules mésenchymateuses condensées, mal délimités l'un de l'autre.

Miss Fraser, qui a observé la cavité prémandibulaire chez Trichosurus,

Perameles, Didelphys, Macropus, n'en a pas trouvé trace chez Dasyurus, où

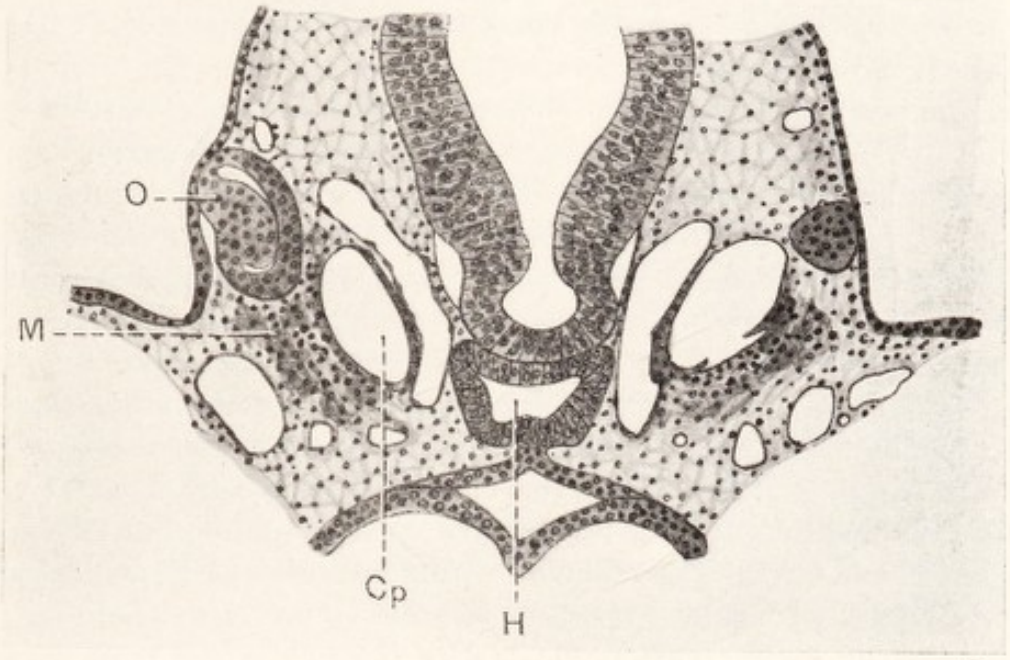


Figure 347. — Embryon de Trichosurus. Coupe de la tête antérieure (d'après E. Fraser). *H*, hypophyse ; *M*, ébauches musculaires ; *O*, œil ; *Cp*, cavité prémandibulaire.

la musculature de l'oculo-moteur commun se développe comme chez les autres

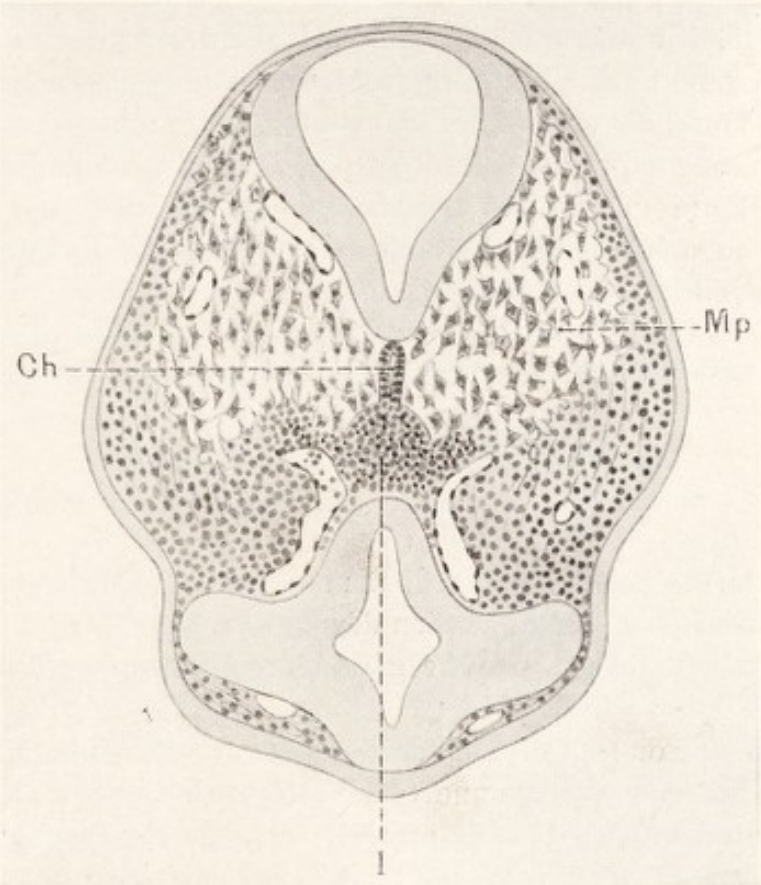


Figure 348. — Embryon de chien. Coupe de la tête antérieure (d'après Bonnet). *Ch*, chorde ; *I*, fond de l'intestin préoral ; *Mpr*, mésenchyme prémandibulaire.

Mammifères. Cette exception, assez inattendue, confirme l'idée que l'apparition de larges cavités dans le mésenchyme de la tête antérieure est un phénomène contingent, lié à certaines conditions physiologiques de l'embryon, que nous ignorons complètement.

Cœlome des arcs viscéraux. — Nous avons déjà dit que ce n'est guère que chez les Sélaciens, et dans les arcs antérieurs, que le mésoblaste latéral se creuse d'une cavité cœlomique réelle. Dans tous les arcs suivants, et chez les autres Vertébrés dans tous les arcs sans exception, le tube cœlomique est remplacé par un cordon épithélial plein (fig. 333), dans lequel se reconnaît à peine une fente virtuelle. Ce cordon, après avoir fourni un peu de mésenchyme par toute sa surface, achève de se différencier en édifiant la musculature striée de l'appareil branchial des Vertébrés à respiration aquatique, ou les éléments homologues des Vertébrés terrestre (muscles innervés par le trijumeau, le facial, le glosso-pharyngien et le vago-spinal).

Notons simplement que, chez les Reptiles et par anomalie chez les Mammifères, le cœlome de l'arc mandibulaire peut être réel pendant une courte période du développement.

En réalité, de tout le cœlome de la tête (cavités céphaliques dorsales, cavités des arcs) il ne persiste que la partie ventrale, occupant la région moyenne et postérieure du champ mésobranchial et qui devient la cavité péricardique. Nous examinerons plus tard, avec plus de détails, la zone mésobranchiale et sa destinée et nous examinerons alors le rôle qu'elle joue dans la formation du cou.

Enfin, il est clair que la question de savoir si les arcs viscéraux correspondent numériquement aux somites mésoblastiques de la tête, ne se pose même plus chez les Vertébrés supérieurs. Sans doute, l'arc mandibulaire apparaît bien encore comme le prolongement des parois de la vésicule de même nom, auquel il n'est uni que par du mésenchyme, mais plus en arrière, l'état rudimentaire ou même l'absence totale de la métamérie dorsale rend inutile toute tentative d'interprétation.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Arrivés au terme de cet exposé, il nous paraît utile de résumer les faits acquis dans une vue d'ensemble, d'en dégager la signification, et de tracer, autant qu'il est possible, la marche générale de l'évolution du mésoblaste dans la tête.

A ce point de vue on doit distinguer, dans l'extrémité céphalique du corps, trois régions : antérieure, moyenne et postérieure ou occipitale. La plaque d'épiblaste épaissi qui constitue la première ébauche de l'oreille interne, est à la limite entre les deux premières ; l'extrémité antérieure de la troisième, est indiquée par le premier somite dont le myotome intervient dans la formation des muscles innervés par l'hypoglosse ou les nerfs qui le représentent

chez les Vertébrés inférieurs (musculature hypobranchiale et racines ventrales correspondantes).

Or, de l'étude faite antérieurement des zones céphalogénétique et notogénétique aux jeunes stades de l'embryogénèse, de la marche même que suit la segmentation dans ces deux zones, enfin de la situation topographique du bord postérieur de la crête ganglionnaire du vague, il résulte que la tête antérieure et la tête moyenne procèdent seules de la zone céphalogénétique, tandis que la tête postérieure tire son origine de la notogénèse et n'est qu'une céphalisation de la partie proximale du tronc. Cette céphalisation, due à l'extension d'avant en arrière de l'appareil branchial d'abord, puis plus tard au développement dans le même sens du squelette rigide de la tête, porte sur un nombre de segments variable selon les groupes, voire les familles, et son étendue est d'une détermination malaisée ; nous y reviendrons d'ailleurs plus loin.

Dans la tête antérieure, le mésoblaste acrogénétique ou prémandibulaire présente une uniformité d'évolution suffisante pour qu'on puisse dire que, des Cyclostomes aux Mammifères (Marsupiaux), il forme un véritable somite (I), pourvu de portions myotomiales, dont la destinée est la même partout. Nous savons (Dohrn, Bœke), que pendant qu'il s'accroît et avant qu'il ne se délimite nettement en un somite, il peut se montrer composé de centres de prolifération dont la succession donne l'image d'une présegmentation transitoire. Mais celle-ci n'est, ontogénétiquement, qu'un signe de croissance active et ne suffit pas à démontrer que, phylogénétiquement, le somite prémandibulaire est polymère et a la valeur de plusieurs segments ancestraux confondus en un seul. Semblable interprétation, pour ceux qui voudront l'admettre quand même, ne sera, dans l'état actuel de nos connaissances, qu'une conception purement spéculative.

Le même raisonnement est applicable en tout point aux somites mandibulaire et hyoïdien. Chacun d'eux a aussi son myotome qui, dans toute la série, donne naissance aux mêmes muscles innervés par les mêmes nerfs.

Les trois somites de la tête antérieure sont donc de véritables entités, suffisamment constantes pour qu'on puisse les considérer comme des métamères de la tête. Si chacun d'eux donne beaucoup plus de mésenchyme qu'un somite du tronc, si le sclérotome n'y a pas la même localisation, ces différences sont d'ordre purement quantitatif et il ne faut pas leur accorder, comme certains l'ont fait (C. Rabl), une importance exagérée.

En regard de la plaque auditive d'abord, puis dans toute la tête moyenne, le mésoblaste dorsal ne prend la forme somitique que d'une façon tout à fait transitoire et dans les groupes inférieurs seulement (Cyclostomes, Sélaciens). A l'exception de l'ammocète (Koltzoff), où chaque somite de cette région forme un tout petit myotome le long de son bord dorsal, ils se transforment tout entiers en mésenchyme et pourraient même être considérés comme d'énormes sclérotomes. C'est à cette évolution spéciale, due à la rigidité du squelette de la boîte cranienne dont aucun muscle ne déplace les pièces, qu'ils doivent leur durée éphémère chez les Sélaciens, et qu'est due l'absence même de leur délimitation dans les groupes supérieurs. Chez les Téléos-

téens et chez les Reptiles (Bœke, Filatoff) ils ne sont que des centres de prolifération mésoblastiques, résolus en mésenchyme avant même qu'ils ne se soient fixés en de véritables somites.

Il est important de chercher à se rendre compte du nombre probable de ces somites de la tête moyenne. Abstraction faite de leur polymérie possible, au sujet de laquelle nous ne pourrions que répéter ce que nous avons déjà dit, leur nombre, certainement peu considérable, est probablement de trois. Ce sont les somites IV, V et VI de Van Wijhe et de Koltzoff, dont le dernier est en regard de l'extrémité postérieure de la crête ganglionnaire du vague (fig. 319) et confiné au point où la tête primordiale (zone céphalogénétique) se continue dans le tronc.

Concluons donc que les données ontogénétiques permettent de dire que le mésoblaste dorsal de la tête primitive des Vertébrés se clive en six somites, dont les trois premiers ont encore un myotome et dont les trois derniers ne sont plus que des vestiges.

Reste à examiner la tête postérieure, ou région occipitale. Elle n'est, nous l'avons déjà dit, qu'une partie du tronc absorbée par la tête. Son histoire ontogénétique, et *a fortiori* phylogénétique, est complexe et encore fort obscure (Gegenbaur, Fürbringer, Braus, Sewertzoff, Froriep, Stöhr, Ostroumoff, Chiarugi, Gaupp, K. E. Schreiner et bien d'autres encore). On peut même dire que c'est cette obscurité qui a fait considérer par certains auteurs, le problème de la segmentation de la tête comme presque insoluble.

Chez les Cyclostomes, du moins chez l'ammocète, le seul qui ait été étudié, les somites VII, VIII et IX de Koltzoff (fig. 339) doivent, dans l'ordre d'idées que nous suivons ici, être rangés parmi les somites occipitaux. Les suivants, dont le myotome participe à la formation de la musculature hypobranchiale, restent toute la vie, chez l'ammocète, en dehors du crâne et leurs bourgeons ventraux seuls sont incorporés à la tête. Ils font transition entre la tête et le tronc définitif.

Cette proposition ressort clairement des faits chez l'ammocète, mais quand on cherche à l'appliquer aux autres Vertébrés, on rencontre de grandes difficultés et on doit se servir, pour aboutir, d'autres critériums que ceux que nous avons utilisés jusqu'ici.

Nous les indiquerons, mais brièvement, parce que ce serait empiéter ici sur le domaine d'un prochain chapitre. A tout somite occipital, comme à tout somite du tronc, correspond un nerf périphérique mixte, naissant de la moelle épinière par une racine dorsale sensitive et une racine ventrale, motrice pour le myotome situé en regard d'elle ; chaque racine sensitive est pourvue d'un ganglion spinal, issu de la crête ganglionnaire troncale.

Quand un somite « s'occipitalise », c'est-à-dire est absorbé par la tête, le nerf perd tout d'abord sa racine dorsale, ébauche du ganglion spinal correspondant, puis, si son myotome s'atrophie aussi, la racine ventrale disparaît. De ces racines, il peut parfois persister des vestiges : ainsi, chez les Mammifères, les trois racines ventrales dont l'ensemble constitue l'hypoglosse, innervent des somites occipitalisés et les racines dorsales de ces trois segments n'existent plus. Par anomalie on peut cependant en retrouver une,

même chez l'adulte (Froriep, Froriep et Beck). D'autre part, il arrive aussi qu'une racine ventrale s'atrophie alors que son myotome persiste partiellement ; celui-ci est alors incorporé dans le territoire de la racine suivante : un hypoglosse à trois racines, par exemple, peut innerver des muscles provenant de quatre myotomes.

Tel est le critérium grâce auquel on peut assister, de stade en stade, à l'incorporation à la tête des somites troncaux voisins. Nous n'en suivrons pas les détails dans tous les groupes de Vertébrés ; cela nous entraînerait très loin, et nous amènerait à discuter des questions qui sont plus du ressort de l'anatomie comparée que de l'embryologie (Cf. Vialleton). Nous nous bornerons à en donner quelques exemples démonstratifs.

L'ammocète a trois somites occipitaux typiques (VII, VIII, IX), qui ont conservé leur racine ventrale. Chez les Sélaciens, les somites VII, VIII et IX de Van Wijhe (somites de l'hypoglosse) sont aussi occipitalisés, car ils perdent leurs racines dorsales, et leurs sclérotomes, au lieu de former des corps vertébraux, concourrent à la constitution de la région occipitale du crâne. Mais il résulte des recherches de Braus, que ces trois somites de Van Wijhe, ne sont en réalité que les derniers d'une série qui, à des stades plus jeunes, ont été plus complètement absorbés encore, puisqu'ils ont perdu leurs deux racines avant de se résoudre en mésenchyme. Chez les Sélaciens, il y a *au moins* cinq somites occipitaux, dont les deux ou les trois premiers (Torpedo) s'atrophient, et les somites VII, VIII et IX de Van Wijhe doivent en réalité porter les chiffres IX, X et XI. Peut-être même, chez les Raies, leur nombre doit-il encore être augmenté d'une ou de deux unités. Chez les Holocéphales, la tête a absorbé trois somites troncaux de plus que chez les Sélaciens. Une évolution semblable ou analogue se retrouve chez les Ganoïdes, les Téléostéens et les Dipneustes.

Les Amphibiens ont, selon toute probabilité, la même formule occipitale que les Sélaciens ; les Amniotes la même que les Holocéphales, les Ganoïdes ou les Dipneustes. Nous sortirions de notre sujet en insistant davantage.

Somites céphaliques et fentes viscérales. — Nous venons de montrer que la tête primitive ne se compose que de six somites, dont le premier est dépourvu de lames latérales et de tout rapport avec l'appareil branchial ; mais que la tête absorbe, dans la suite, un certain nombre de somites du tronc.

Or, le rapport entre la métamérie du mésoblaste dorsal et la branchiomérie est un des problèmes principaux de l'organogénèse de la tête. Nous avons vu que, sérialement, la fente hyo-mandibulaire (futur évent) apparaît d'abord, puis la première fente branchiale, et successivement, plus lentement, les suivantes. Mais, pour les fentes viscérales comme pour les somites mésoblastiques, si la première ainsi que la seconde, la troisième et même la quatrième sont fixes et constantes chez tous les Vertébrés, les suivantes sont très variables. Derrière la fente hyomandibulaire, il y a cinq fentes branchiales chez les Sélaciens, six chez Hexanchus, sept chez Heptanchus, quatre seulement dont une souvent rudimentaire chez les Téléostéens, les Amphibiens et les Amniotes. En d'autres termes, la limite postérieure de l'appa-

reil branchial est variable et même vague, comme on le verra plus loin.

Dès lors, l'idée s'impose à l'esprit que l'appareil branchial est, originairement, un dérivé spécifique de l'hypoblaste de la tête, que son ébauche y est localisée ; il en tire tous les éléments de son innervation, mais il envahit, lui aussi, les parties avoisinantes du tronc, dans des proportions qui diffèrent selon les groupes, amenant ainsi des modifications profondes.

En d'autres termes, il se comporte vers le bas, comme le squelette de la tête le fait vers le haut ; en même temps que les premières vertèbres troncales s'occipitalisent, la partie initiale de l'intestin du tronc se « branchialise ». L'atrophie des somites occipitaux et de leur nerf est la conséquence immédiate de ces deux processus.

Nous avons fixé à six le nombre des somites mésoblastiques de la tête primitive. Il en résulte que le nombre des fentes viscérales primaires ne doit pas non plus être très considérable : quatre très probablement, en comptant l'hyomandibulaire. Mais au point où nous en sommes de notre étude, nous ne pouvons encore que soulever cette question. Pour la résoudre, en effet, la connaissance du développement des nerfs craniens mixtes est indispensable ; le lecteur en trouvera l'exposé dans le prochain chapitre, avec toutes les conclusions que l'on peut légitimement en tirer.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Voir outre les travaux d'ensemble renseignés au chapitre précédent : Agar. *Trans. roy. Soc.*, Edinburgh, XLV, 1906-1907. — Boyer. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, XXIII, 1892. — J. B. Bœke. *Petrus Camper*, II, 1904. — A. Brauer. *Zool. Jahrb. Abt. Anat. u Ontog.*, X, 1897 et *Suppl.* VII, 1904. — Braus. *Morph. Jahrb.*, XXVII, 1899. — Chiarugi. *Arch. ital. Biol.*, XV, 1891. — Corning. *Morph. Jahrb.*, XXVII et XXVIII, 1899. — Davidoff. *Festschr. Kupffer.*, 1899. — D. De Lange jun. *Anat. Anz.*, XLIII, 1913 et *Tydsch. Nederl Dierk. Vereen*, XIV, 1916. — Filatoff. *Morph. Jahrb.*, XXXVII, 1907. — Elis. Fraser. *Proc. zool. Soc.*, London, 1915. — Froriep. *Arch. f. Anat. u. Physiol. anat. Abt.* 1882. — E. Gregory. *Semon's Zool. Forsch.* (*Ceratodus*) 1905. — A. Greil. *Semon's Zool. Forsch.* (*Ceratodus*), 1908 et 1913. — Hatschek., *Morph Jahrb*, XXXIX, 1909 ; XL, 1910. — C. K. Hoffmann. *Morph. Jahrb.*, XXIV, 1896 ; XXV 1897 ; XXVII, 1899 ; *Bronn's Klassen* (*Reptilien*). — Johnson. *Amer. Journ. Anat*, XIV, 1913. — Kastschenko. *Anat. Anz.*, III, 1888. — Killian. *Verhdl. anat. Gesell.*, 1891. — Lamb. *Amer. Journ. Anat.*, I, 1902. — H. Marcus. *Morph. Jahrb.*, XL, 1910 ; *Festsch. R. Hertwig.*, 1910. — Neal. *Anat. Anz.*, XIII, 1897 ; *Journ. Morph.*, XXV, 1914 ; XXX et XXXI, 1918. — Oppel. *Arch. mikr. Anat*, XXXVI, 1890. — Ostroumoff. *Zool. Anz.*, XXX, 1906. — Kath. Parker. *Journ. of Anat*, LI, 1917. — J. B. Platt. *Morph. Jahrb.*, XXV, 1898 ; *Anat. Anz*, VII, 1891. — H. Rex. *Arch. mikr. Anat.*, L, 1897 ; LVII, 1900 ; *Morph. Jahrb.*, XXXIII, 1905 ; XLIII, 1911 ; Scott et Osborn. *Quart. Journ. micr. Sc.*, XIX, 1879. — K. E. Schreiner. *Zeitsch. wiss. Zool.*, LXXII, 1902. — Sewertzoff. *Anat. Anz.*, XXI, 1902 ; *Bull. soc. imp. Natural.*, Moscou, XII. — Van Bemmelen. *Anat. Anz.*, IV, 1889. — Van Wijhe. *Zool., Anz.*, IX, 1886. — Vialleton. *Arch. Anat. micr.*, X, 1908.

CHAPITRE III

DÉVELOPPEMENT DES NERFS CRANIENS ET DE LEURS GANGLIONS

Ainsi qu'on l'a vu au chapitre précédent, le nerf grand hypoglosse n'est pas un nerf de la tête primitive ; il vient du tronc et se compose de racines ventrales ordinaires de la moelle épinière. D'autre part, ce que l'on appelle le nerf optique n'est pas un nerf, mais l'équivalent d'un tractus de substance blanche centrale ; son étude ne peut donc être séparée de celle du globe oculaire et nous l'aborderons avec les organes des sens. Enfin, l'histologie a montré depuis longtemps que les nerfs olfactifs ne sont que partiellement comparables aux nerfs périphériques ordinaires.

Dès lors, les nerfs craniens proprement dits — ou plus exactement les nerfs de la tête — se composent de trois nerfs moteurs, ayant la valeur de racines ventrales et destinés aux muscles moteurs de l'œil (oculo-moteur commun, pathétique ou trochléaire et oculo-moteur externe ou abducens) et de quatre nerfs dorsaux mixtes, non homologues aux nerfs du tronc, et dont les branches motrices sont destinées à la musculature branchiale ou à ses dérivés (trijumeau, acoustico-facial, glosso-pharyngien, vago-spinal).

Les quatre nerfs mixtes sont pourvus de ganglions ayant la structure des ganglions sensitifs, mais diffèrent des ganglions spinaux par d'importantes particularités de leur développement. Ils procèdent à la fois d'une crête ganglionnaire précoce et très épaisse, tout à fait distincte à ce point de vue de celle du tronc, et de placodes épiblastiques, vestiges probables d'organes des sens atrophiés ou rudimentaires (sauf la placode auditive). Les fibres motrices, dont la cellule d'origine est centrale, accompagnent la racine sensitive dès son émergence du système nerveux, et sont donc dorsales en apparence. En d'autres termes, les nerfs mixtes de la tête n'ont qu'une racine, mixte elle aussi, et topographiquement dorsale.

Leurs rapports avec les arcs branchiaux sont très caractéristiques : le trijumeau s'enfonce dans l'arc mandibulaire pour innerver les muscles de la mastication qui en dérivent ; le facial (branche du complexe acoustico-facial) est destiné à l'arc hyoïdien et à la musculature qui en provient ; le glosso-pharyngien se rend au premier arc branchial et fournit à tous ses

muscles ; enfin le vague (le spinal n'en est qu'un rameau) est moteur pour les muscles de tous les arcs suivants, quel que soit leur nombre.

Cette distribution motrice est la même chez tous les Vertébrés ; dans les groupes à respiration aérienne, les muscles branchiaux, lors de l'atrophie des arcs, sont utilisés par l'organisme pour d'autres fonctions, mais leur innervation reste comme un témoignage de leur origine.

Les fibres sensitives des nerfs craniens ont une distribution plus complexe, pour laquelle nous renvoyons aux traités de zoologie et d'anatomie (Cf. Vialleton). D'une façon générale, elles innervent la peau et les muqueuses de la tête tout entière et ramènent aux centres les sensations transmises par le système complexe de la ligne latérale.

Cet ensemble de caractères donne aux nerfs craniens une physionomie propre, qui les différencie radicalement des nerfs spinaux. Aussi leur étude doit-elle être faite en détails et leur signification bien établie ; à ces conditions seulement se dissiperont les dernières obscurités du problème de la tête des Vertébrés, du moins autant qu'il est possible de le faire dans l'état actuel de la science.

PRINCIPES GÉNERAUX DU DÉVELOPPEMENT ET DE L'HISTOGÉNÈSE DES NERFS

Nerfs craniens et nerfs spinaux suivent dans leur développement et leur histogénèse certaines règles communes, qui sont celles de la formation du système nerveux périphérique en général. Il importe donc, au seuil de ce chapitre, que nous les examinions et que nous cherchions quels sont les éléments embryonnaires qui, par leurs différenciations, forment les fibres motrices et sensitives, avec les gaînes de Schwann qui les revêtent, et comment ces fibres, nées en un point donné du corps, gagnent le territoire auquel elles sont destinées.

Une racine ventrale — toujours motrice — est constituée par un ou plusieurs pseudopodes, émis par des cellules de la partie ventrale et latérale du tube médullaire (Balfour, Van Wijhe, Harrison, Debeyre, Held, Kerr, Neal, etc.) ; ces pseudopodes viennent s'étaler sur la face interne de la plaque myotomiale correspondante (fig. 436) ; ils poussent par accroissement propre et s'allongent au fur et à mesure des besoins (Harrison). Les fibres nerveuses motrices sont donc, embryologiquement comme histologiquement, des prolongements de cellules centrales.

Mais il est parfaitement démontré aussi, que dans la grande majorité des cas sinon dans tous — il n'y a que chez les Amphibiens que cela n'ait pas encore été observé — des cellules entières sortent du tube médullaire en même temps que les fibres futures (fig. 437), s'appliquent sur elles et, en proliférant, les suivent dans leur croissance, si même elles ne les précèdent pas. Cette émigration a été nettement reconnue et décrite lors de la formation des nerfs craniens ventraux, moteurs du globe oculaire (Neal) ; dans les nerfs spinaux elle a été signalée depuis longtemps par de nombreux auteurs (Bal-

four, Van Wijhe, Debeyre, Held, etc.). On est actuellement d'accord pour admettre que ces cellules adventices sont des cellules mères des gaines de Schwann (1), mais leur nombre est beaucoup trop limité pour les former toutes.

Les gaines de Schwann doivent donc avoir une autre source, plus importante. L'observation descriptive permettait déjà d'admettre que cette source résidait dans la crête ganglionnaire ; l'expérience a confirmé pleinement cette manière de voir (Harrison). Si l'on détruit, chez la grenouille, la partie dorsale de l'ébauche médullaire, d'où prend naissance la crête ganglionnaire, les racines ventrales se forment et les nerfs poussent, mais ils sont entièrement nus.

Mais ce n'est pas là la seule destinée des cellules de la crête ganglionnaire. Dans la tête comme dans le tronc, un bon nombre de ces cellules deviennent des cellules nerveuses bipolaires ou unipolaires à prolongement en T caractéristiques des ganglions des nerfs sensibles et en subissent l'histogénèse bien connue ; leurs prolongements cellulifuges et cellulipètes se recouvrent de gaines de Schwann. Dans le tronc enfin, un groupe important de cellules des crêtes émigrent au loin dans les tissus et forment les ébauches de tout le système sympathique (cellules, fibres, gaines de Schwann et cellules phæochromes).

Que les nerfs moteurs du tronc reçoivent des cellules de Schwann de la crête ganglionnaire, cela s'explique aisément, puisque les nerfs sont mixtes et que les deux racines se rejoignent sur les côtés du tube nerveux (fig. 435). Mais dans la tête, les nerfs ventraux sont indépendants des nerfs dorsaux mixtes et les occasions de rencontre sont plus rares. Elles existent pourtant : l'oculo-moteur commun croise, à un moment donné, l'ébauche du ganglion ciliaire qui procède de la crête ganglionnaire du trijumeau : c'est en ce point qu'il reçoit les gaines de Schwann qui lui manquent (Dohrn, Neal). Le pathétique, chez l'embryon comme chez l'adulte, n'émerge qu'après décussation à la voûte du métencéphale ; il est là tout près de la crête ganglionnaire du trijumeau, et il en reçoit de nombreuses cellules adventices. L'oculomoteur externe, enfin, presque nu dans les jeunes stades, se couvre aussi plus tard de cellules adventices qui ont une origine analogue.

On voit l'importance considérable qu'a la crête ganglionnaire dans toutes les régions du corps et combien sa destinée est complexe. Elle est, dans le tronc, la source unique des cellules nerveuses des ganglions spinaux ; mais dans la tête, ainsi que nous l'avons déjà vu, elle n'en donne qu'une partie, variable selon le ganglion : le reste est fourni par les placodes épiblastiques.

Il nous faut signaler encore un détail important de son évolution. Qu'elles se détachent précocement de la plaque médullaire primaire, comme dans la tête des Amphibiens, ou plus tardivement de la voûte du tube médullaire (fig. 336), les crêtes droite et gauche sont toujours deux traînées

(1) Froriep croit que ces cellules migratrices sont des cellules nerveuses motrices, destinées à former le sympathique périphérique. L'idée est intéressante et ingénieuse, mais ne peut avoir jusqu'à présent que la valeur d'une simple supposition.

de cellules qui sont appendues à leur lieu d'origine. Mais plus tard, elles s'accroissent, prolifèrent, leurs cellules émigrent plus loin, et elles s'en détachent pour devenir complètement libres (fig. 350 à droite). On peut appeler racine primaire, la bande plus ou moins épaisse de cellules fusiformes qui, dans les jeunes stades, unit la masse principale des crêtes à la paroi dorsale du système nerveux central. Ce n'est qu'après leur rupture que commence la différenciation en cellules bipolaires et en gaines de Schwann. Au fur et à mesure que cette différenciation se poursuit, les cellules sensitives envoient vers le centre leur prolongement cellulifuge (centripète), et tous ces prolongements, revêtus de cellules de Schwann, reconstituent une racine qui est définitive : c'est la racine secondaire. Topographiquement elle est toujours un peu moins dorsale que la racine primaire (comparer fig. 350 et 358) ; de plus, tandis que celle-ci est toujours unique et forme une bande continue, la racine secondaire est toujours multiple et composée de fascicules séparés : elle le restera d'ailleurs chez l'adulte.

Rappelons enfin, que les racines secondaires n'ont pas la même valeur dans la tête et dans le tronc : ici elles sont exclusivement sensitives, donc centripètes ; là, elles sont mixtes et contiennent toujours un grand nombre de fibres motrices dont les neurones d'origine sont centraux.

DÉVELOPPEMENT DES NERFS CRANIENS DORSAUX

Le développement du trijumeau, de l'acoustico-facial, du glosso-pharyngien et du vague, se fait en deux étapes : la formation et l'évolution de la crête ganglionnaire constituent la première ; dans la seconde, les ganglions et les nerfs définitifs s'ébauchent et se répandent dans le territoire auquel ils sont destinés.

Première étape. — Le développement et les débuts de l'évolution de la crête ganglionnaire des nerfs craniens offre les plus grandes analogies dans toute la série des Vertébrés, et si, chez les Amniotes, certains points sont encore obscurs, c'est uniquement parce que les Vertébrés supérieurs ont été l'objet de recherches moins complètes. Longue est la liste des auteurs qui ont consacré leur activité à l'étude de cette question, nombreuses aussi sont les discussions auxquelles elle a donné lieu ; nous ne les résumerons pas, mais nous tâcherons d'exposer les faits et les conclusions qu'ils suggèrent, tels qu'ils nous paraissent ressortir, dans l'état actuel de nos connaissances, de l'ensemble des travaux anciens et récents.

Le rôle de la crête ganglionnaire a été découvert par Balfour, puis précisé par M. Marshall, il y a de longues années déjà ; d'importantes contributions ont été apportées à nos connaissances, dans les divers groupes, par de nombreux chercheurs, notamment : Van Whijhe, Dohrn, His, Kupffer, Froriep, Neal, Mitrophanow, C. K. Hoffmann, Koltzoff, Götte, Beard, B. E. Ziegler et ses élèves Guthke et Klinckhardt, Houssay, Beranek, Chiarugi, Gorono-witch, Sewertzoff, Julia, B. Platt, Corning, Brauer, Bœke, Giglio-Tos, Mar-

cus, Belogolowy, Neumayer, Greil, Johnston, Landacre, Carpenter, Barbieri, Hatta, etc.

Nous avons déjà eu l'occasion, dans un chapitre antérieur, de donner quelques notions d'ordre général sur son origine et son étendue. Elle est beaucoup plus précoce, plus épaisse que dans le tronc. Parfois (Amphibiens, Oiseaux), elle s'ébauche avant la fermeture de la gouttière médullaire, et c'est ce qui nous a permis dans la première partie de ce volume (Voir page 199), de distinguer dans ces plaques médullaires primaires, la source commune des crêtes ganglionnaires droite et gauche et des plaques médullaires secondaires, qui formeront les parois des vésicules cérébrales et, plus tard, les substances blanche et grise qui les composent (fig. 197 et 199). Dans ces formes, le bord dorsal ou racine primaire de la crête est entraîné dans le mouvement de fermeture du tube neural, et quand il est achevé, elles s'unissent à sa voûte sous l'aspect de traînées de cellules fusiformes (fig. 200) ; mais il est d'autres cas, (Sélaciens, Téléostéens), où le tube médullaire se constitue par le reploiement et l'enroulement des plaques médullaires primaires ; dès lors la portion ganglionnaire de celles-ci vient en occuper la voûte (fig. 336) ; ce n'est qu'un peu plus tard qu'elle s'en dégagera et que ses éléments, tout en proliférant, émigreront entraînées épaisses. Entre ces cas extrêmes, il existe des intermédiaires ; ils peuvent se présenter chez des espèces voisines, voire dans des régions différentes chez une même espèce. Toutes ces variations sont d'ailleurs d'ordre purement chronologique, et ne changent rien aux relations morphologiques fondamentales de la crête ganglionnaire et du système nerveux central.

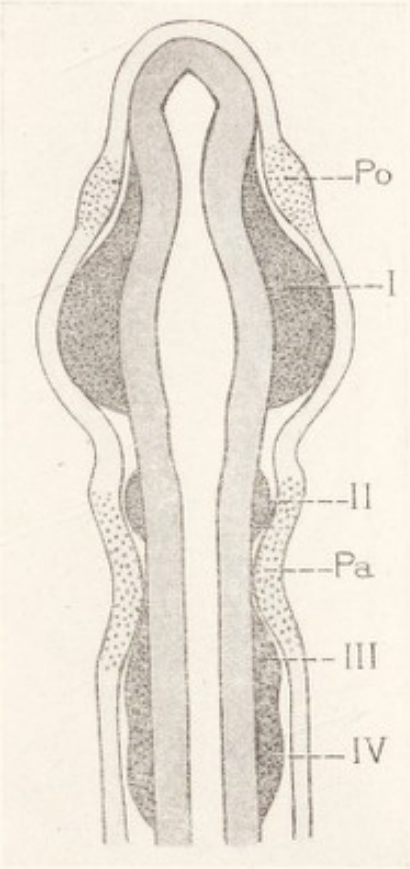


Figure 349. — Embryon d'Hypogeophis (d'après Brauer). I, II, III, IV, crêtes ganglionnaires du trijumeau, de l'acoustico-facial, du glosso-pharyngien et du vague. *Po*, placode ophtalmique ; *Pa*, placode auditive.

Partout la crête est très étendue, et s'allonge progressivement dans le sens cranio-caudal, depuis l'extrémité du prosencéphale futur, au voisinage du neuropore, jusqu'au rhombencéphale, où elle se réduit assez brusquement (fig. 196, 319), pour se continuer, par une traînée commissurale (Balfour), dans la crête ganglionnaire du tronc. Nous avons déjà dit et rappelé à diverses reprises, que l'embryologie des Amphibiens anoures montre à toute évidence que cette commissure siège exactement au point de continuité des zones céphalogénétique et notogénétique, que chez les Cyclostomes et chez les Sélaciens elle est juste derrière le sixième somite, chez les Amniotes en regard du premier somite troncal ; que par conséquent la *crête ganglionnaire*

de la tête occupe exactement toute la voûte deutentérique (zone céphalogénétique) et ne la dépasse pas (fig. 196, 319).

Dans toute son étendue, elle est formée, de chaque côté, d'une masse considérable de cellules, fusiformes ou moulées les unes sur les autres, ayant les caractères de cellules ectoblastiques ; c'est en avant qu'elle est le plus épaisse. Ces masses cellulaires s'étendent dans le sens dorso-ventral, glissant le long de l'épiblaste, entre lui et le mésoblaste qui les séparent du système nerveux et de la chorde.

Chez de nombreuses espèces (Amphibiens) la crête ganglionnaire est continue ; chez d'autres (Sélaciens : C. Rabl, Dohrn, etc.) elle est interrompue au niveau de la plaque auditive, ou plutôt elle est là réduite à sa racine

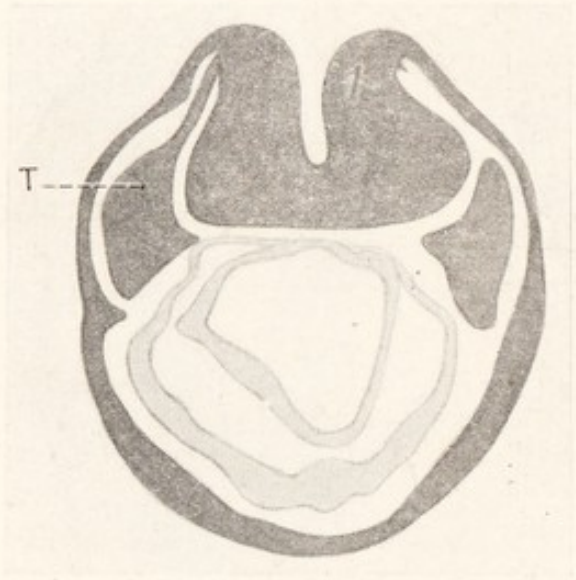


Figure 350. — Embryon de grenouille rousse. *T*, crête ganglionnaire du trijumeau.

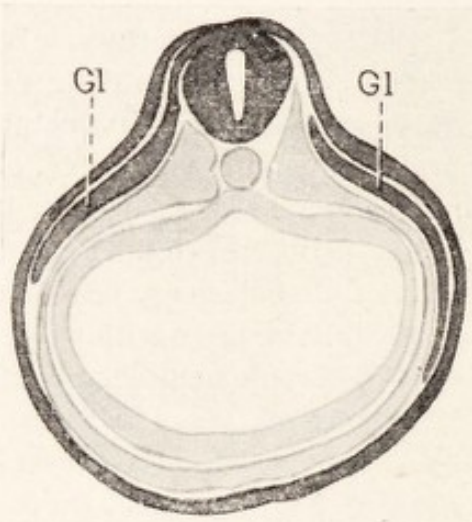


Figure 351. — Embryon de grenouille. *Gl*, crête ganglionnaire du glosso-pharyngien.

primaire. Quoiqu'il en soit, elle ne tarde pas à se scinder en quatre tronçons, placés régulièrement l'un derrière l'autre (fig. 196). Chacun de ces tronçons répond à l'un des nerfs mixtes. En avant est le tronçon du trijumeau, large, épais, occupant toute la tête antérieure ; derrière lui, plus mince et moins étendu, est le segment de l'acoustico-facial ; puis celui du glosso-pharyngien et enfin celui du vague, dont l'extrémité postérieure se continue directement dans la commissure d'union avec le tronc.

A partir de ce moment, chacune des quatre crêtes va poursuivre son évolution propre, dans l'ordre même où elles se sont formées, le trijumeau un peu en avance sur l'acoustico-facial, et ainsi de suite.

Mais cette évolution offre de nombreux traits généraux. L'un de ceux-ci est la rupture de la racine primaire, dont les éléments achèvent d'émigrer et se confondent avec la partie ventrale de la crête (fig. 350 à droite) ; la voûte encéphalique devient donc, à ce moment, complètement libre et se limite par une ligne régulière. Pour le trijumeau, cette rupture est précoce dans le domaine du prosencéphale et du mésencéphale, et ne s'achève

qu'un peu plus tard au niveau du premier neuromère rhombencéphalique (neuromère III de Neal et autres).

Pendant ce temps, toutes les crêtes augmentent de volume par prolifération et continuent de s'étendre vers le bas, toujours en longeant l'épiblaste (fig. 351) ; mais dès qu'elles ont atteint ou dépassé le niveau de la chorde, leurs relations avec le mésenchyme qui se trouve à leur face interne, deviennent plus intimes ; de nombreuses cellules des crêtes pénètrent dans le feuillet moyen, isolées ou par groupes, et s'y dispersent (fig. 354). Pendant un certain temps encore, chez les Anoures, on peut plus ou moins les reconnaître à leur pigmentation plus grande, mais ce critérium ne tarde pas

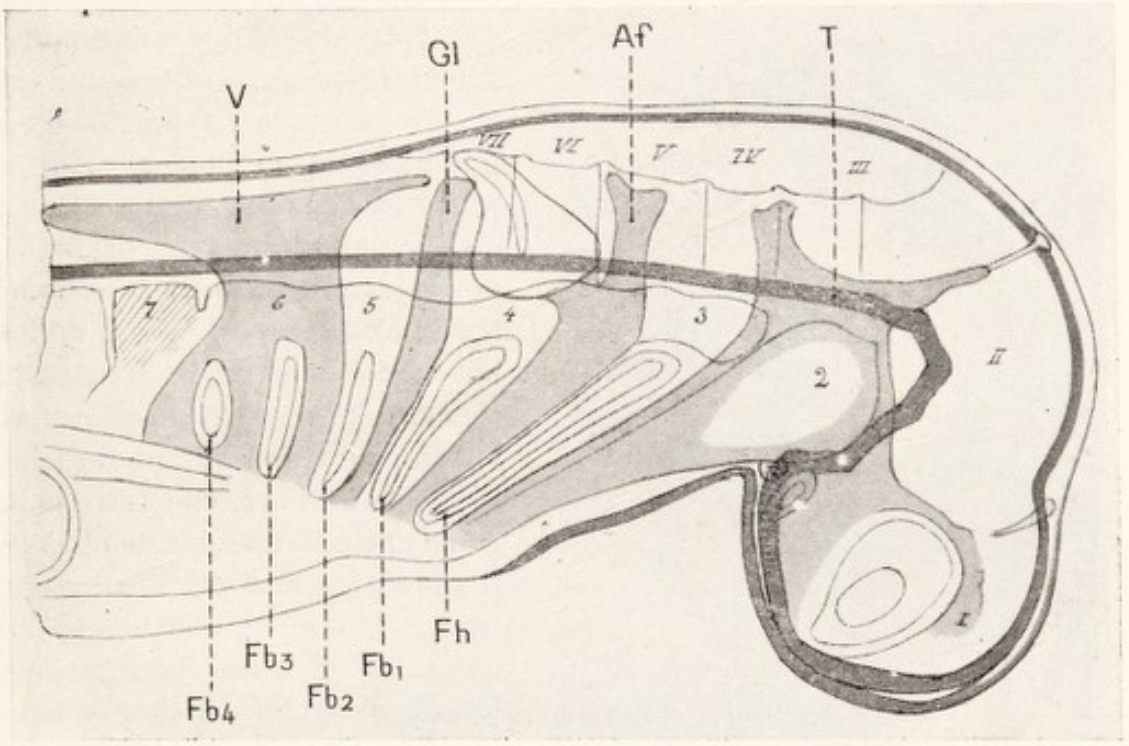


Figure 352. — Embryon de Squalus acanthias (d'après H. V. Neal). I à VII, neuromères ; 1 à 7 somites mésoblastiques. *Fh*, fente hyomandibulaire ; F_{1-4}, fentes branchiales ; *T*, trijumeau ; *Af*, acoustico-facial ; *Gl*, glosso-pharyngien ; *V*, vague ; *C*, commissure.

à devenir insuffisant. Cette interpénétration du mésoblaste et de la crête ganglionnaire atteint son maximum dans la partie tout antérieure du corps, dans la région olfactive et optique ; là le mélange est complet, intime, et la crête ganglionnaire semble disparaître totalement. C'est ainsi qu'il faut comprendre la soi-disant atrophie de la partie antérieure de la crête du trijumeau, qu'ont signalée tous les auteurs qui se sont occupés de la question (Van Wijhe, Kupffer, Dohrn, J. B. Platt, Neal, Gast, etc.).

Plus en arrière, les couches externes des crêtes ganglionnaires restent toujours distinctes ; ce sont elles surtout qui vont nous permettre de retracer l'histoire de chaque nerf en particulier.

A) **Trijumeau.** — La masse principale de la crête du trijumeau, après avoir perdu sa racine primaire, continue à s'accroître et à s'étendre. Le long de son bord ventral, elle se termine par trois digitations (fig. 319, 352) se pré-

sentant comme trois courants divergents que suivent, dans leur trajet, les traînées cellulaires issues de sa prolifération.

L'une, antérieure, se dirige en avant, longeant toujours l'épiblaste et se termine en s'effilant vers le pourtour supérieur de l'ébauche oculaire qu'elle contourne jusqu'à la placode cristallinienne : c'est la portion ophtalmique, ébauche de la branche de ce nom. La seconde, ou portion maxillaire, passe entre l'épiblaste et la face externe du somite prémandibulaire, au devant de la membrane pharyngienne ou de l'orifice buccal primaire, sous la vésicule oculaire ; elle occupe la région qui deviendra le maxillaire supérieur. La troisième enfin, très volumineuse (fig. 353), court sous l'épiblaste le long du somite mandibulaire ou du mésenchyme qui en occupe la place selon les groupes et selon les stades, et de là passe dans l'arc mandibulaire, qu'elle finit par parcourir entièrement jusqu'à son extrémité ventrale ; c'est la portion mandibulaire ; elle a déjà la répartition topographique qu'aura plus tard la branche mandibulaire du trijumeau. Dans l'arc, elle reste comprise entre le mésoblaste et l'épiblaste, et chez de nombreuses espèces conserve longtemps ses caractères distinctifs (Sélaciens, Reptiles) (fig. 337, 356). Elle commence même à entourer l'ébauche musculaire de l'arc, mais bientôt du mésenchyme apparaît, ses éléments se confondent avec lui et elle devient méconnaissable.

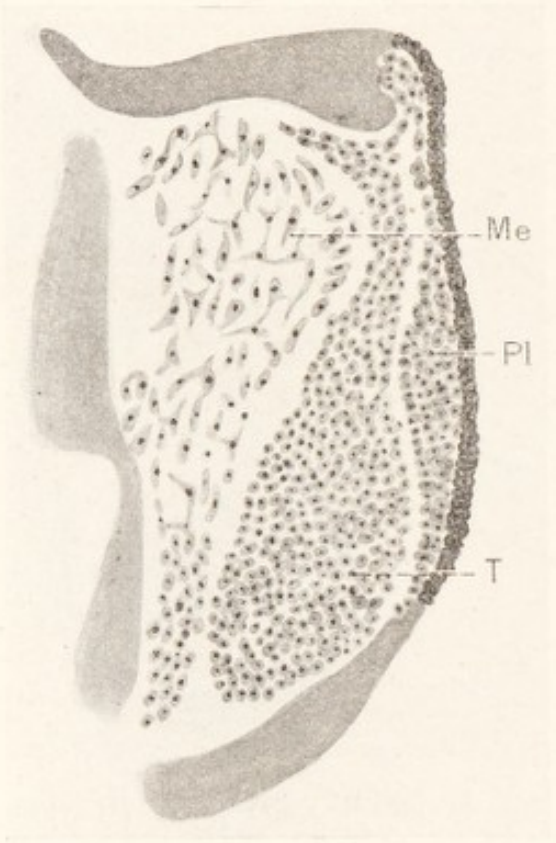


Figure 353. — Embryon de grenouille. Coupe de la tête antérieure. *Me*, mésenchyme ; *Pl*, placode de trijumeau ; *T*, crête ganglionnaire du trijumeau.

B) **Acoustico-facial**. — Sa crête, qu'il serait peut-être plus exact d'appeler simplement crête du facial, moins épaisse et moins étendue d'avant en arrière que celle du trijumeau, mais constituée aussi d'une bande de cellules fusiformes, passe en dehors du somite hyoïdien ou du mésenchyme qui en occupe la place et passe dans l'arc hyoïdien, où elle se comporte exactement comme le fait le trijumeau dans l'arc mandibulaire (fig. 352, 355).

C) **Glosso-pharyngien, vago-spinal**. — Leurs crêtes respectives sont les dernières à s'isoler l'une de l'autre ; chez les Sélaciens, elles restent même confondues dans leur partie dorsale. Celle du glosso-pharyngien, étroite et mince, dirigée de haut en bas, passe dans le premier arc branchial où elle ne tarde pas à se mêler au mésenchyme (fig. 352, 355).

La crête du vague — ou du vago-spinal — plus large, plus épaisse aussi,

plus tardive dans son expansion, descend vers le deuxième arc branchial qu'elle parcourt ; puis sa partie moyenne, parachordale, prolifère et pousse d'avant en arrière, en envoyant successivement de longues digitations dans le troisième arc et dans les suivants (fig. 352) Elle dépasse même le dernier et se termine en un cordon cellulaire qui, courant sous l'épiblaste, longe d'avant en arrière le bord dorso-latéral de la portion postbranchiale du pharynx : c'est le rameau intestinal de la crête ganglionnaire du vague.

Remarques et notions complémentaires. — L'évolution qui vient d'être décrite commence à de jeunes stades et se poursuit au fur et à mesure que les poches viscérales hypoblastiques se forment. Elle présente, comme on a pu le voir, des particularités très intéressantes, qui appellent quelques remarques.

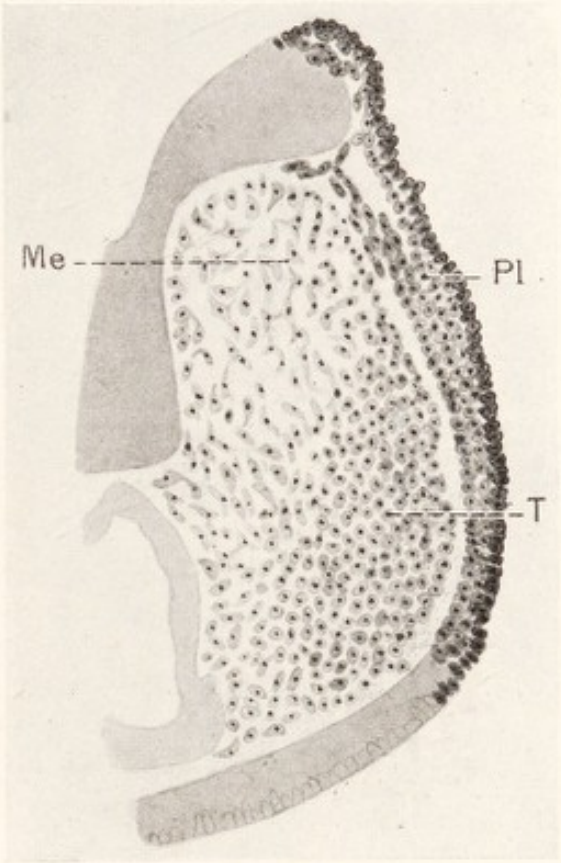


Figure 354. — Embryon de grenouille. Tête antérieure ; même légende que figure 353.

Dans son extension, la crête ganglionnaire de tous les nerfs craniens longe toujours exactement la face profonde de l'épiblaste ; il semble que ce dernier exerce, sur ses couches superficielles, un tactisme particulier. Nous avons vu d'ailleurs que l'épiblaste céphalique a une structure spéciale et ne diffère que par son épaisseur moindre de l'épithélium du tube médullaire : il reste « neural » dans toute son étendue.

On a prétendu (Julia B. Platt, Kupffer, et d'autres) que, de toute la face profonde de l'épiblaste qui recouvre la crête ganglionnaire et ses prolongements se détachent de nombreuses cellules qui se mêlent à celles de la crête et en augmentent ainsi constamment le nombre. A cet ensemble de cellules plus ou moins lâchement unies, d'origine neurale et épiblastique, Miss J. B. Platt a donné le nom de mésectoderme et cette dénomination a été adoptée, dans la suite, par de nombreux auteurs (Dohrn, Brauer, Bœke, Hatta, etc.). Elle l'opposait au mésoblaste proprement dit qu'elle proposait d'appeler, en raison de son origine : mésentoderme. Une grande partie du mésectoderme se mélangerait au mésentoderme pour former un mésenchyme commun, ayant des propriétés uniformes et d'où procéderaient le squelette neural et branchial, les tissus conjonctifs, etc. Une faible partie seulement du mésectoderme serait utilisée dans la formation des ganglions des nerfs craniens. Cette manière de voir a été plus ou moins complètement adoptée par un bon nombre d'embryologistes (Kupffer, Dohrn, Brauer, Bœke, Hatta, etc.). Sans parler des exagérations de Kupffer

qui n'ont plus d'intérêt à l'heure actuelle, on a été jusqu'à dire (Gorono-witch) que la crête ganglionnaire se perd tout entière dans le mésenchyme et n'a rien de neural. Il faut reconnaître que les Téléostéens et les Oiseaux sur qui on a basé cette opinion outrancière sont de ceux où les faits sont particulièrement difficiles à étudier ; néanmoins des travaux plus récents en ont fait justice et prouvé que les ganglions ont, dans ces deux groupes, la même origine que dans tous les autres (Landacre, Barbieri, Chiarugi, etc.).

La notion même du mésectoderme, malgré l'accueil qui lui a été fait, reste extrêmement douteuse. L'apport constant d'éléments épiblastiques, qui en augmenterait l'épaisseur, est loin d'être démontré et ceux qui en ont admis l'existence les ont probablement confondus avec les placodes épiblastiques des ganglions craniens, qui apparaissent un peu plus tard. Ce point reste à vérifier, mais fut-il même exact, il ne contredirait nullement la valeur nerveuse de la crête ganglionnaire.

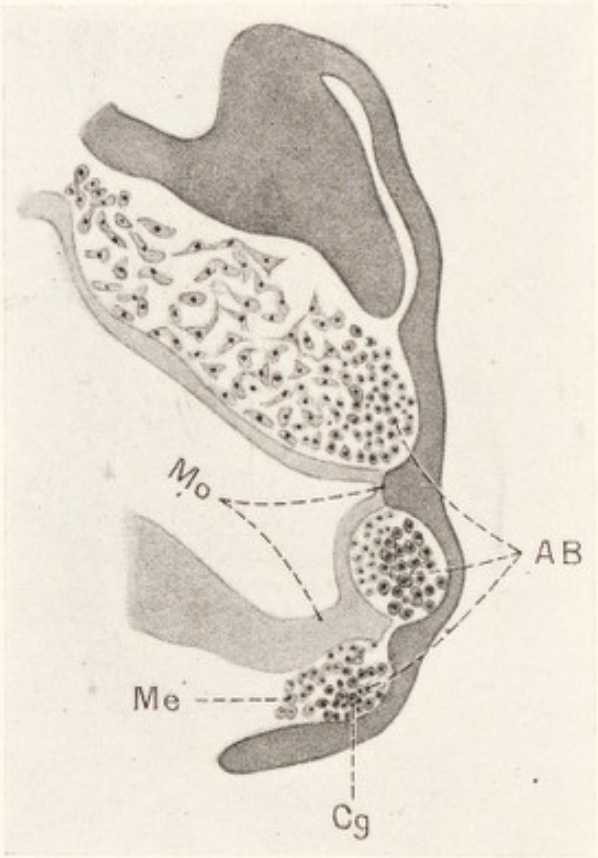


Figure 355. — Embryon de grenouille. Région branchiale. *AB*, arcs mandibulaire, hyoïdien et premier branchial ; *Cg*, crête ganglionnaire ; *Me*, mésenchyme ; *Mo*, membranes obturantes I et II.

Quant à la pénétration d'une partie de cette crête dans le mésenchyme mésoblastique et au mélange intime des deux formations, elle est incontestable (fig. 354, 355) et n'a d'ailleurs jamais été sérieusement contestée. Mais elle n'implique pas nécessairement que les cellules ganglionnaires prennent, de ce chef, les propriétés évolutives du mésenchyme banal ; rien ne prouve qu'elles ne restent pas neurales à un titre quelconque. Nous signalerons plus loin des faits qui tendent à prouver que le soi-disant mésectoderme, comme la crête ganglionnaire elle-même, forme une sorte de système nerveux périphérique primaire, composé de traînées de cellules qui, en se disséminant partout, tracent la voie aux fibres nerveuses futures, les guident dans leur croissance, dirigent leur odogénèse (Dustin), et finissent par les revêtir sous forme de gaînes de Schwann. Le mélange des éléments de la crête ganglionnaire et du mésenchyme ne serait donc nullement, dans cette manière de voir, une atrophie de la crête, mais bien plutôt le début d'une évolution autonome.

Sous quelles influences ces cellules émigrent-elles ainsi vers des buts

déterminés ? Nous l'ignorons complètement et la description pure est impuissante à nous l'expliquer. Mais on peut cependant supposer qu'elles suivent des voies tracées d'avance : celles des corrélations fonctionnelles qui, depuis le début de la segmentation, assurent l'harmonie du développement des diverses parties de l'œuf. Ainsi le système nerveux périphérique se formerait en trois étapes successives : réseau de courants plasmatiques, réseau de traînées cellulaires, réseau fibrillaire.

Seconde étape. Développement des ganglions et des nerfs définitifs. — Nous entrons ici dans un domaine complexe et obscur. On ne connaît à peu près bien que les Cyclostomes, les Sélaciens et les divers Amphibiens ; les Téléostéens et les Ganoïdes ont été moins complètement étudiés, les Amniotes, moins encore. Nous nous efforcerons dans les pages qui vont suivre, de relier entre eux les faits connus qui nous paraissent bien établis et de les présenter sous une forme satisfaisant l'esprit, sans toutefois masquer les lacunes qui existent encore dans nos connaissances.

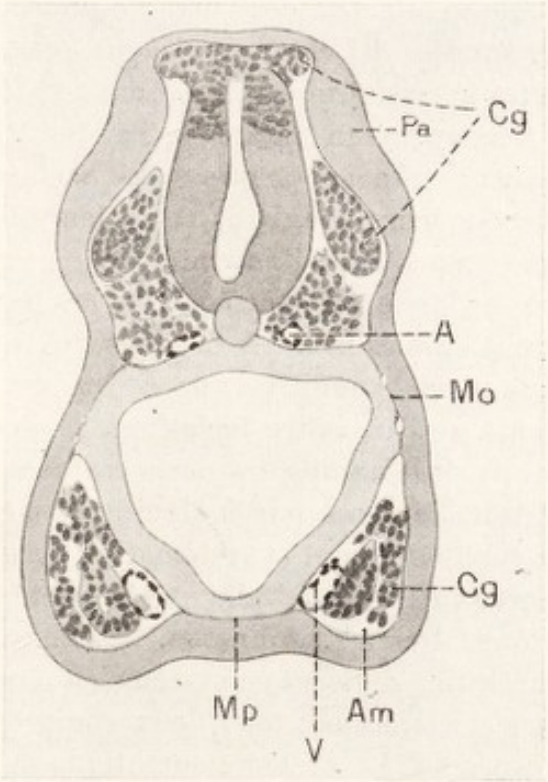


Figure 356. — Embryon de Torpedo ocellata. Coupe de la tête antérieure (d'après Dohrn). *A*, aorte ; *Am*, arc mandibulaire ; *Cg*, crête ganglionnaire ; *Mp*, *Mo*, membranes pharyngienne et obturante ; *Pa*, placode auditive ; *V*, vaisseau branchial.

Trois points fondamentaux caractérisent suffisamment le développement des nerfs craniens pour leur assurer une signification spécifique ; on peut les résumer comme suit : 1° La crête ganglionnaire intervient pour tous, bien qu'à des degrés divers, dans la formation des cellules ganglionnaires, des fibres nerveuses qui en partent et des gaines de Schwann qui les recouvrent ; 2° Mais elle ne forme pas la masse entière des ganglions ; ceux-ci procèdent en partie, et peut-être même en totalité pour certains d'entre eux, de placodes épiblastiques, c'est-à-dire de zones spéciales, localisées, où l'épiblaste s'épaissit et prolifère ; 3° Certains éléments des nerfs craniens, anatomiquement et fonctionnellement définis, envahissent le tronc et occupent des territoires d'innervation nouveaux pour eux.

Les placodes jouent, dans la morphologie des nerfs craniens, un rôle capital et d'autant plus remarquable qu'elles font totalement défaut dans le tronc ; leur étude doit donc précéder toute autre.

L'épiblaste de la tête, surtout dans les jeunes stades, n'a pas la même structure que dans le tronc (Comparer fig. 226 et 229). Cela se reconnaît

très bien chez les Sélaciens (Mitrophanow, Klinckhardt, Guthke) et chez les Reptiles. Son épithélium cylindrique à cellules serrées, riches en protoplasme et dépourvues d'enclaves, lui donnent l'aspect d'un vaste champ sensoriel. Plus tard, ce champ se décompose en champs secondaires multiples, où ces caractères histologiques s'exagèrent encore, tandis que dans les intervalles qui les séparent, ils se perdent peu à peu. Ces champs secondaires sont les placodes et l'on peut distinguer, de chaque côté du plan médian : le champ olfactif, placé près du neuropore ; le champ auditif, situé en regard des somites III et IV, mais qui recule dans la suite ; le champ visuel, d'où naîtra le cristallin et qui est dans la tête antérieure ; le champ branchial qui se découpera en autant de bandes transversales qu'il y aura d'arcs branchiaux ; enfin les champs des nerfs craniens mixtes, comprenant les placodes de leurs ganglions et de leurs territoires sensoriels, notamment celui des organes de la ligne latérale.

Nous laisserons de côté, dans ce chapitre, les champs visuel et olfactif, qui seront étudiés avec les organes des sens correspondants, et nous ne dirons de la placode auditive que ce qui est nécessaire pour l'intelligence des ganglions de l'acoustico-facial ; en revanche nous examinerons, avec quelques détails, les champs des nerfs craniens.

Pour bien en saisir la signification et le rôle, il est indispensable de rappeler sommairement la systématisation anatomique et fonctionnelle du système nerveux de la tête, telle qu'elle a été établie, dans ces dernières années, par Strong, Herrick, Johnston, Landacre et quelques autres. Les neurologistes américains divisent ce système en deux grands groupes d'éléments : somatiques et viscéraux ; tous deux comprennent une partie motrice et une partie sensorielle. Le système somatique moteur est représenté, anatomiquement, par les racines ventrales innervant les muscles myotomiaux ; ce sont l'oculomoteur commun, le pathétique, l'oculo moteur externe et, accessoirement, l'hypoglosse. Le système viscéral ou splanchnique moteur innerve la musculature issue des lames latérales, c'est-à-dire les muscles de tous les arcs viscéraux ; il est composé des branches motrices du trijumeau, du facial, du glosso-pharyngien et du vague. A la même catégorie appartiennent les éléments efférents du grand sympathique.

La partie sensorielle somatique est constituée de deux composants : l'un qui sert à la sensibilité cutanée générale et aboutit à des terminaisons nerveuses libres dans la peau, l'autre, dit de la sensibilité somatique spéciale, est destiné à percevoir les vibrations du monde extérieur : il comprend l'oreille et les organes des sens de la ligne latérale, formant ensemble le système acoustico-latéral.

La partie sensorielle splanchnique comporte également deux composants : d'une part les nerfs aboutissant aux muqueuses par des terminaisons libres intraépithéliales et servant à la sensibilité splanchnique générale ; d'autre part ceux dont l'organe récepteur est un bourgeon intraépithélial (bourgeons gustatifs de la bouche, de l'opercule, des branchies, etc.) utilisé pour la sensibilité viscérale spéciale : gustation, composition de l'eau, teneur en oxygène, etc.

Tels sont les composants nerveux dont on doit, dans chaque segment de la tête, chercher les représentants et dont il faut retracer l'origine embryologique.

Or, si toutes les fibres motrices, somatiques et splanchniques, ont leur cellule d'origine dans le centre et gagnent par leur croissance propre le muscle auquel elles sont destinées, les cellules nerveuses ganglionnaires ont une origine différente pour chacun des systèmes sensoriels. Ce fait, très important, semble bien résulter des recherches de Herrick, Johnston, Landacre, Conger, etc. C'est ainsi que les cellules des ganglions craniens issus directement de la crête ganglionnaire, transmettraient la sensibilité somatique générale (tactile) ; la perception acoustico-latérale passerait par des cellules ganglionnaires nées d'un système de placodes épiblastiques, situées au-dessus du niveau de la chorde dorsale (placodes dorso-latérales) et dont la placode auditive serait en quelque sorte le centre. Enfin, les cellules ganglionnaires servant à la sensibilité viscérale (générale et spéciale car la distinction n'a pas encore pu être faite dans les centres) tireraient leur origine de placodes épibranchiales situées à la partie dorsale de la face postérieure de chaque arc viscéral. Ces placodes ont longtemps été appelées : organes des sens branchiaux (Froriep).

Quant aux deux prolongements de ces cellules ganglionnaires, l'un rejoint le centre par la racine secondaire du nerf, l'autre s'engage dans l'épithélium où il se distribue en passant par les champs sensoriels branchiaux, ophtalmique, mandibulaire et latéral.

Telle est la conception la plus plausible que l'on puisse se faire, à l'heure actuelle, du système nerveux périphérique de la tête. Bien qu'elle ne soit pas encore établie de façon définitive, elle est beaucoup plus qu'un schéma et on peut invoquer en sa faveur des observations très sérieuses. L'existence même des placodes dorso-latérales et épibranchiales est un fait ancien, connu depuis longtemps (Kupffer, Froriep, Koltzoff, etc.), mais le fait nouveau est que l'on aperçoit maintenant leur signification fonctionnelle.

Partant de ces principes, nous allons étudier successivement le mode de développement et la composition des ganglions des quatre nerfs craniens.

Trijumeau. — La crête ganglionnaire du trijumeau se divise tôt en deux parties principales : l'une ophtalmique, l'autre, maxillo-mandibulaire, qui se bifurque elle-même en deux digitations. Chez la plupart des Vertébrés inférieurs, chacune de ces deux parties a son ganglion propre, qui reste indépendant, mais même dans les cas où il y a un seul ganglion (de Gasser), comme chez les Amniotes, il résulte du fusionnement de deux ébauches primitivement indépendantes.

Chez tous les Vertébrés, sur une certaine étendue, le long de la portion ophtalmique de la crête ganglionnaire du trijumeau, l'épiblaste s'épaissit en une placode (fig. 349, 357) que l'on peut appeler placode ophtalmique. Epaisse et saillante chez les Amphibiens anoures, déprimée en cupule chez les Gymnophiones (Brauer, Marcus) et chez les Reptiles, elle est au contraire bien moins volumineuse chez les Sélaciens (R. Gast).

Dans la suite, une grande partie de la crête ganglionnaire se perd dans le

mésenchyme (1), tandis que les cellules profondes de la placode se détachent et viennent s'unir à ce qui en reste (fig. 357) ; ce fait, chez les Amphibiens et chez les Reptiles, ne peut plus être mis en doute. C'est la placode qui va dès lors former, pour ainsi dire à elle seule, l'ébauche du ganglion ophtalmique et il est probable que les éléments de la crête ganglionnaire n'interviendront que pour donner aux fibres et aux cellules qui s'y différencieront, leur revêtement de cellules de Schwann. Ces fibres constitueront, d'une part la racine définitive du ganglion, de l'autre les nerfs ophtalmiques superficiel et pro-

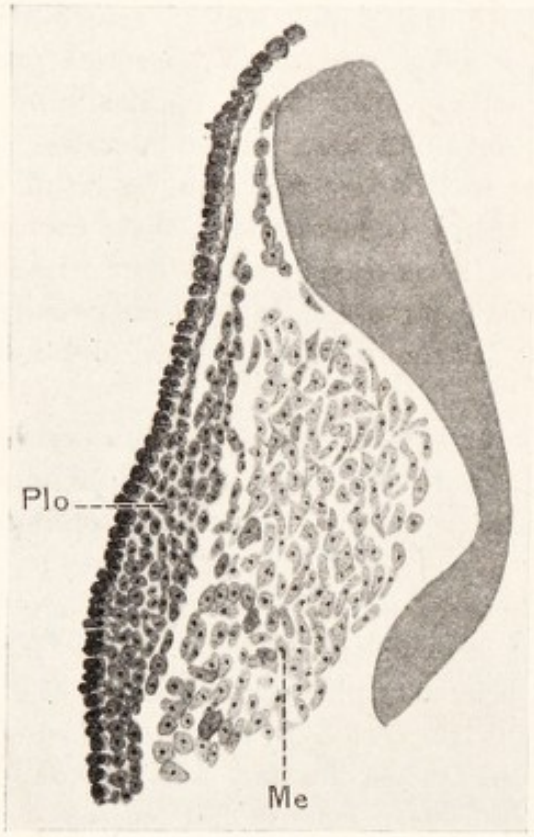


Figure 357. — Embryon de grenouille. Coupe de la tête antérieure. *Me*, mésenchyme ; *Plo*, placode ophtalmique.

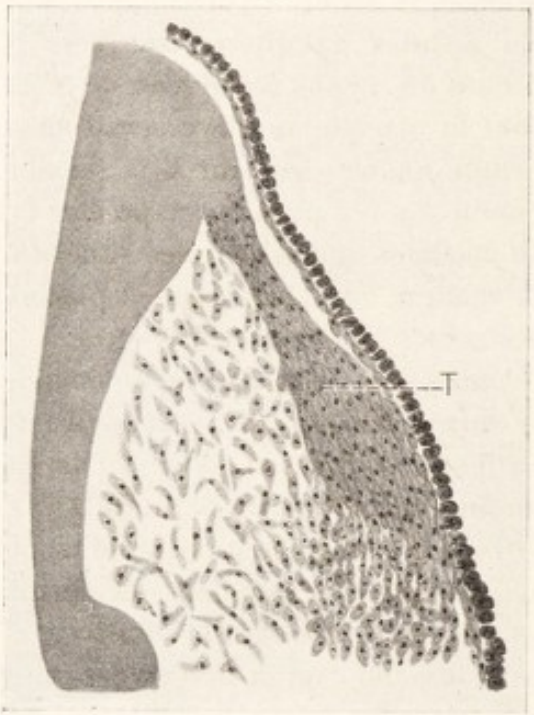


Figure 358. — Embryon de grenouille. *T*, ganglion définitif maxillo-mandibulaire du trijumeau.

fond qui innervent la peau de la tête jusqu'au voisinage du museau (Cf. Vialleton).

Chez les Vertébrés inférieurs, et en tout cas chez les Sélaciens, le ganglion ophtalmique ne paraît pas exclusivement placodique ; il est probablement mixte, des cellules de la crête ganglionnaire intervenant dans sa constitution.

La portion maxillo-mandibulaire a aussi sa placode (fig. 353, 354), large, mais bien moins épaisse que l'ophtalmique. Elle existe probablement chez tous les Vertébrés, toutefois il est incontestable que son rôle dans la formation du ganglion est peu considérable ; même, pour certains auteurs (Brauer, Gast, Dohrn) il serait nul chez les Gymnophiones et les Sélaciens. Malgré

(1) Elle s'y perdrait même tout entière chez les Gymnophiones, mais c'est pour le moins douteux.

de légères différences toujours possibles, on peut dire que le ganglion maxillo-mandibulaire (ganglion II du trijumeau) est composé à l'inverse du ganglion ophtalmique : ses cellules proviennent en grande majorité de la crête ganglionnaire et en petite minorité de la placode (fig. 358).

Par leur situation, les deux placodes du trijumeau appartiennent à la série dorso-latérale. Les ganglions de ce nerf renferment donc des cellules relevant de la sensibilité somatique générale (ganglion maxillo-mandibulaire surtout) et du système acoustico-latéral (la plus grande partie sinon la totalité du ganglion ophtalmique).

Acoustico-facial. — Bien que la crête ganglionnaire soit commune pour les nerfs acoustique et facial, leurs ganglions n'ont pas la même valeur anatomique et leur développement doit être décrit séparément.

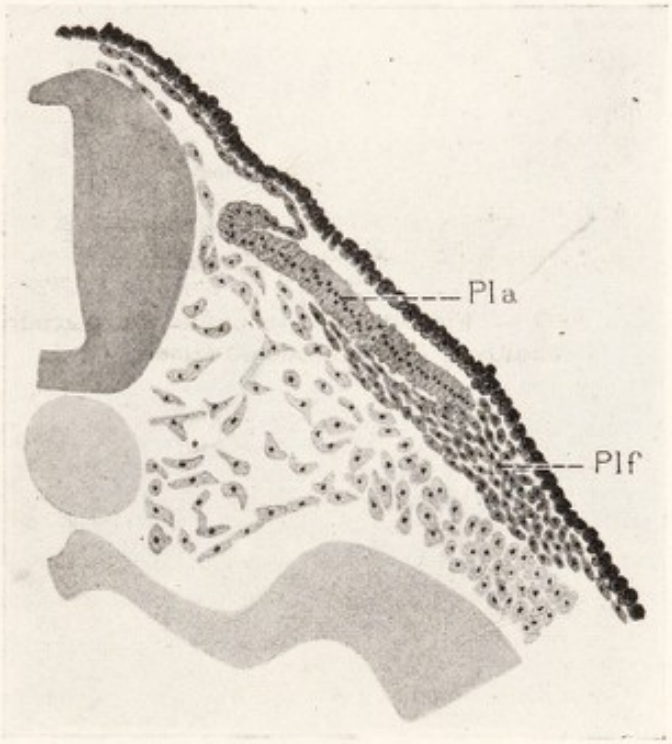


Figure 359. — Embryon de grenouille. *Cg* et *Plf*, crête ganglionnaire et placode auditive. *Mé*, mésenchyme.

Le ganglion acoustique, unique chez les Poissons, double (vestibulaire et cochléaire) chez les Vertébrés supérieurs, est très probablement produit exclusivement par la placode auditive. Celle-ci est une zone d'épiblaste épaissi, siégeant dans la région des somites céphaliques III et IV — ou en un point correspondant — en regard des faces latérales du système nerveux central (fig. 359) ; elle est donc bien au-dessus de la région branchiale et appartient sans conteste possible au système des placodes dorso-latérales, dont elle est le composant le plus caractéristique.

Peu après son apparition, la placode auditive se déprime en une fossette, puis, par un étranglement ventro-dorsal (fig. 359) cette fossette se transforme en une vésicule auditive qui ne communique plus avec l'extérieur que par un étroit canal (fig. 403). C'est aux dépens de l'épithélium de la fossette auditive que vont prendre naissance les cellules des ganglions auditifs et l'épithélium des cavités endolymphatiques de l'oreille interne. Nous ne nous occuperons, dans ce chapitre que de l'origine des cellules ganglionnaires.

Quand la placode commence à se déprimer (fig. 359) la racine primaire de la crête auditive s'est déjà rompue et il n'en reste plus que quelques éléments épars. Alors la partie ventrale de la fossette, ou, plus tard, le fond de la vésicule se met à proliférer ; de nombreuses cellules s'en dégagent et se

rassemblent en un amas volumineux que des traînées réunissent encore à l'épithélium dont il provient. Cet amas et les traînées qui en partent donneront naissance aux cellules du ou des ganglions acoustiques, aux fibres nerveuses et aux gaines de Schwann qui les revêtiront. La crête ganglionnaire, dans ces processus, n'interviendra que dans une proportion très minime et on peut conclure formellement que le ganglion acoustique est un ganglion dorso-latéral pur.

Quant au ganglion du facial, réduit chez les Amniotes où il forme le ganglion géniculé, mais beau-

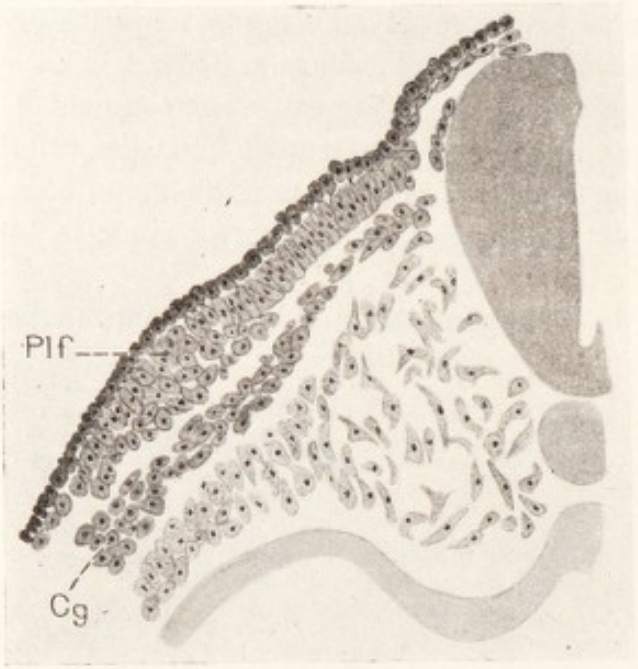


Figure 360. — Embryon de grenouille. *Pa*, placode auditive ; *Plf*, placode du facial.

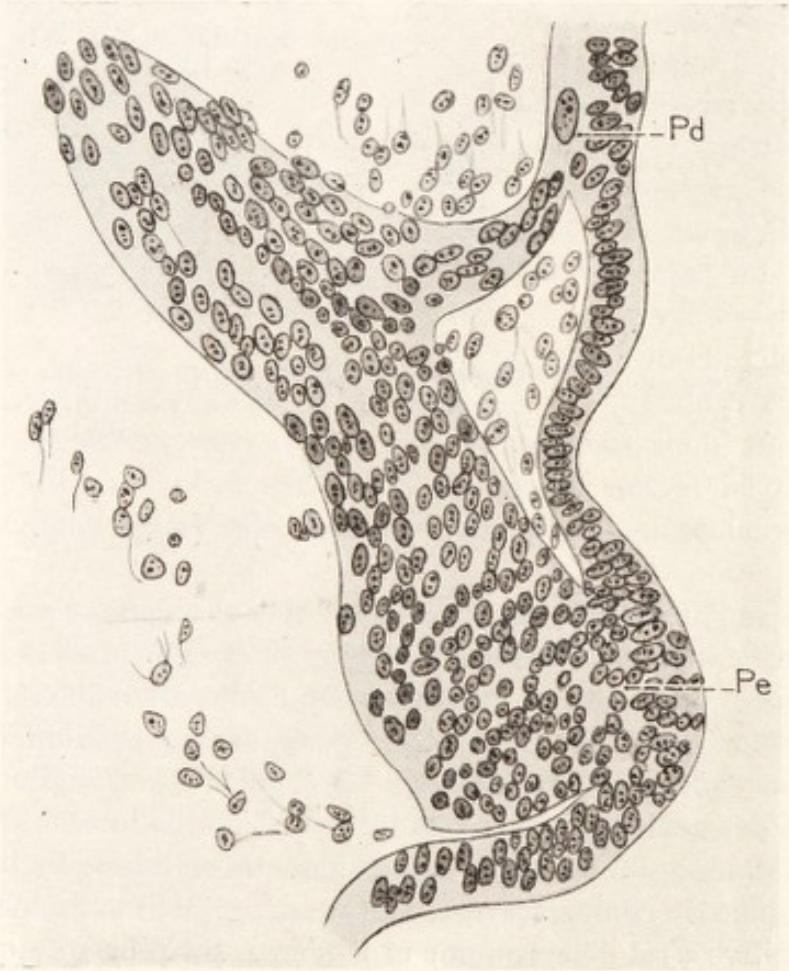


Figure 361. — Embryon de Spinax niger. Région du glosso-pharyngien (d'après Klinckhardt). *Po*, placode dorso-latérale ; *Pe*, placode épibranchiale.

coup plus volumineux chez les Poissons et chez les Amphibiens avant la métamorphose, il est d'origine mixte : une faible partie de ses éléments procède de la région faciale de la crête ganglionnaire, engagée presque tout entière dans l'arc hyoïdien, et tout le reste est fourni par deux placodes : l'une toute petite, située au pourtour cranio-ventral de la plaque auditive et par conséquent dorso-latérale ; l'autre, beaucoup plus volumineuse, située au bord dorso-caudal de la fente hyomandibulaire, est la première placode épibranchiale (fig. 360, comparer aussi fig. 361).

A vrai dire, l'existence des deux placodes n'est pas parfaitement démontrée ; la placode dorso-latérale n'est connue que chez les Poissons et peut-être chez les Amphibiens, tandis que la placode épibranchiale est constante et a été reconnue, depuis longtemps, chez les Mammifères (Froriep).

Elle mérite une mention particulière, en raison de certains détails de son développement sur lesquels nous aurons à revenir dans un autre chapitre. Tous ses éléments ne passent pas dans le ganglion du facial ; après que celui-ci s'est constitué, elle persiste sous forme d'un petit diverticule creux, uni au facial par quelques fins rameaux nerveux et dont la structure histologique démontre la nature sensorielle. Il subsiste longtemps en cet état, même chez les Mammifères (H. Rabl) ; chez les Dipneustes (Pinkus) et les Oiseaux (Vitali), il se maintient toute la vie après s'être détaché complètement de la fente hyo-mandibulaire.

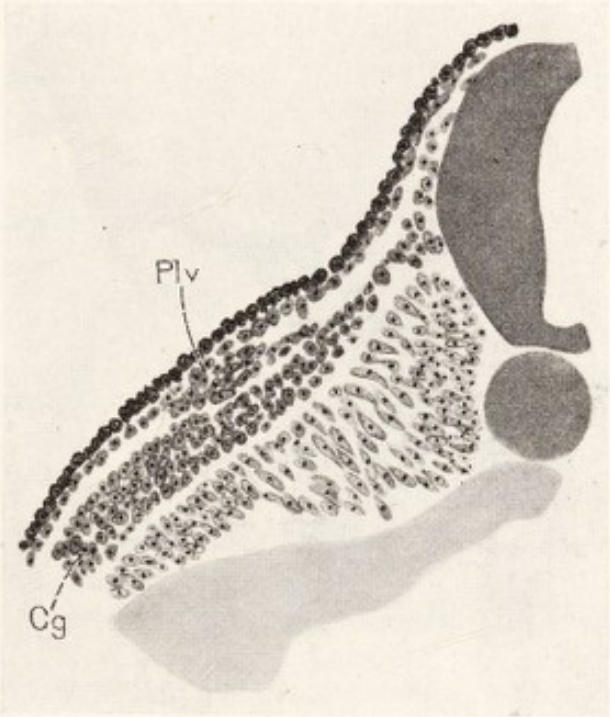


Figure 362. — Embryon de grenouille. Région du vague. *Cg*, *Plv*, crête ganglionnaire et placode dorso-latérale du vague.

Glosso-pharyngien. — Son ganglion a exactement la même origine que celui du facial (fig. 361) dont il est l'exacte reproduction : une petite placode dorso-latérale, une plus grosse, épibranchiale, située au pourtour caudo-dorsal de la première fente branchiale, et une traînée cellulaire venant de la crête ganglionnaire, sont les trois composants du ganglion et des nerfs qui en partiront, avec leurs gaines de Schwann. Ce développement a été bien observé chez les Cyclostomes et les Sélaciens, mais il attend encore confirmation pour les groupes plus élevés dans la série.

Vago-spinal. — Les ganglions du vague sont bâtis sur le même type que ceux du glosso-pharyngien. La participation de la crête ganglionnaire est évidente, et même abondante (fig. 362). La placode dorso-latérale, qui est constante chez les Poissons et les larves d'Amphibiens, mais probablement

absente chez les Amniotes, a sa situation typique, sur le prolongement de celle du glosso-pharyngien. Elle est très allongée d'avant en arrière et donne issue, sur tout son trajet, à de nombreuses cellules ganglionnaires. En arrière d'elle, l'épiblaste reste épaissi en un champ sensoriel qui dépasse la région branchiale et parcourt le tronc tout entier : c'est l'ébauche des organes de la ligne latérale du tronc. Un rameau du vague (rameau latéral) la longe et lui fournit des branches sur tout son parcours (fig. 363).

Le champ de la ligne latérale du tronc doit être considéré comme une extension de la placode épibranchiale du vague et, par conséquent, comme un envahissement du tronc par des éléments nerveux d'origine céphalique (Beard). Harrison a donné une preuve expérimentale de l'exactitude de cette

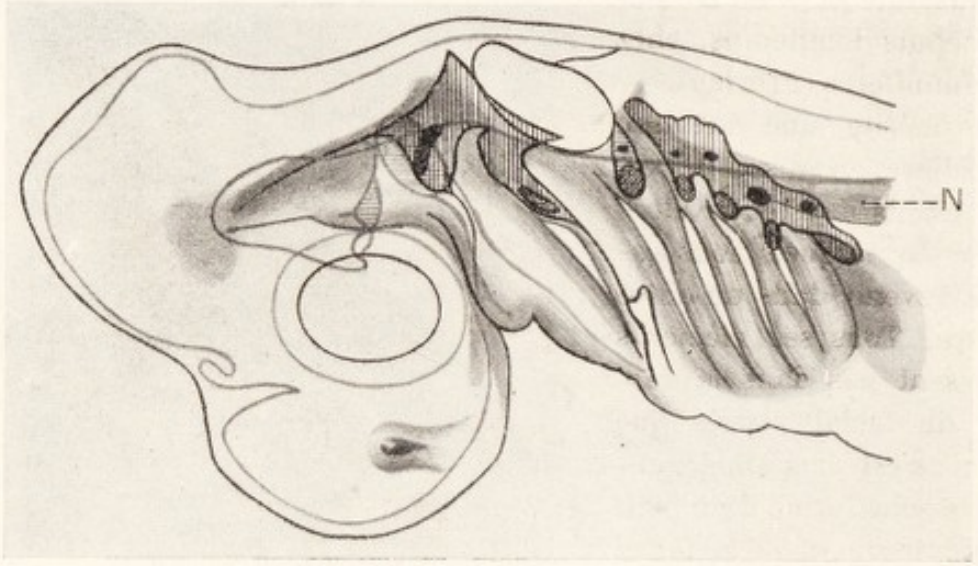


Figure 363. — Embryon de Spinax niger. Vue latérale de la tête (d'après Klinckhardt). Les ganglions du trijumeau, de l'acoustico-facial, du glosso-pharyngien et du vague sont hachurés. Placodes épibranchiales quadrillées. *N*, champ placodique du rameau latéral du vague. Placodes dorso-latérales en noir.

interprétation : si l'on suture la tête d'un embryon de Rana sylvatica au tronc d'un embryon de Rana palustris, les trois bandes de la ligne latérale troncale se forment régulièrement d'avant en arrière, à partir du greffon céphalique et la pigmentation des organes sensoriels, leur couleur, leur aspect sont ceux de R. sylvatica : leur origine céphalique est ainsi irréfutablement démontrée.

Les placodes épibranchiales du vague sont en nombre égal à celui des rameaux branchiaux que le nerf envoie (3, 4, 5 ou même davantage selon les groupes) ; il y en a une au-dessus de chaque fente branchiale à partir de la seconde (fig. 363) et elles évoluent toutes selon le mode habituel. Les ganglions qui en naissent, avec la participation de la crête ganglionnaire, se réunissent souvent en un seul, mais qu'ils le fassent ou non, le dernier composant de la série envoie en arrière un long rameau, qui court le long de la face dorso-latérale de l'estomac et le dépasse même : c'est le rameau intestinal du vague, dont l'existence est constante chez tous les Vertébrés jus-

qu'aux Mammifères. Tout comme pour le nerf latéral, la formation du rameau intestinal équivaut à une prise de possession, par un nerf cranien, d'une partie du tronc.

VALEUR ANATOMIQUE ET FONCTIONNELLE DES DIFFÉRENTS NERFS CRANIENS

La description qui vient d'être faite de l'origine des ganglions, sans être schématique, est bien plus basée sur les Vertébrés inférieurs que sur les Amniotes ; peut-être devra-t-elle subir quelques retouches quand ceux-ci auront été mieux étudiés ; l'avenir en décidera.

Nous avons cependant des éléments suffisants pour systématiser les données acquises et établir la valeur fonctionnelle de chacun des ganglions des nerfs mixtes.

Le trijumeau renferme des fibres motrices viscérales pour l'arc mandibulaire (muscles de la mastication) et des fibres de la sensibilité somatique générale (branches ophtalmiques superficielle et profonde, branche maxillaire, branche mandibulaire). Mais comme ses ganglions procèdent en partie — et même pour l'ophtalmique presque exclusivement — de placodes dorso-latérales, l'innervation des trois lignes d'organes latéraux de la tête devrait lui revenir (lignes ophtalmique superficielle, buccale ou maxillaire et mandibulaire). Or, chez les Poissons et les Amphibiens pendant leur vie aquatique, ces trois lignes dépendent du facial par l'intermédiaire de nerfs qui sont en grande partie confondus avec les branches de même nom du trijumeau.

Il faut donc admettre que les cellules et les nerfs qui dérivent des placodes du trijumeau sont secondairement mis en connexion intime avec le facial et sont en quelque sorte distraits du nerf de la troisième paire. Cette explication est très plausible et rien ne s'oppose à ce qu'elle soit admise. Il reste cependant encore à savoir ce qu'est, au point de vue fonctionnel, la partie du ganglion de Gasser des Reptiles qui procède de la placode ophtalmique et si semblable placode, ayant la même évolution, n'existe pas aussi chez les Oiseaux et les Mammifères. C'est à l'avenir qu'il incombe de nous éclairer sur ce point.

Le nerf auditif et son ou ses ganglions, appartiennent typiquement, par leur origine, au système acoustico-latéral et il n'y a pas lieu d'insister.

Le facial envoie des fibres viscérales motrices dans la musculature de l'arc hyoïdien des Poissons ou dans celle qui la représente chez les Amniotes. Par sa placode dorso-latérale et par l'absorption d'une partie du trijumeau, il est, chez les Poissons et les Amphibiens, un nerf important du système de la ligne latérale de la tête. En outre, il contient quelques filets somatiques sensibles qui viennent de la crête ganglionnaire et se rendent à la partie dorsale du revêtement cutané. Enfin il est sensitif viscéral pour les bourgeons gustatifs de la muqueuse buccale par son rameau branchial, subdivisé en branches palatine et buccale (chorde du tympan), prétrématiques toutes deux puisqu'elles se rendent au devant de l'évent, et par une branche posttrématique,

qui accompagne les fibres motrices et se perd aussi dans la muqueuse branchiale.

Le nerf facial est donc un nerf cranien typique et complet.

Il en est de même du glosso-pharyngien, mais il ne reçoit que peu de fibres des organes de la ligne latérale. Pour le surplus, il comporte : un petit rameau dorsal sensitif somatique, un rameau sensitif viscéral prétrématique et un rameau posttrématique mixte : viscéral moteur pour les muscles du premier arc branchial, viscéral sensitif pour la muqueuse du pourtour antérieur de cet arc.

Le vague, enfin, a exactement la même composition que le glosso-pharyngien. Seulement, il s'est fort étendu vers l'arrière et a absorbé une partie de la sensibilité du tronc : tout le système de la ligne latérale et le rameau intestinal, qui est sensitif splanchnique. Dans toute la région branchiale, à partir de la seconde fente, il envoie une série de rameaux dorsaux somatiques sensibles et de rameaux ventraux splanchniques moteurs et splanchniques sensitifs, en nombre égal à celui des fentes et des arcs qu'il innerve.

L'envahissement secondaire du tronc par le vague est un des faits caractéristiques du développement des nerfs craniens. De même que nous avons vu, dans le chapitre précédent, se produire une occipitalisation des premiers somites troncaux, de même deux des systèmes sensoriels les plus importants de la tête, celui de la ligne latérale et celui des placodes épibranchiales, s'étendent progressivement d'avant en arrière et accaparent des territoires qui ne leur appartenaient pas.

D'autre part, il ressort des faits embryologiques qu'un nerf cranien mixte envoie toujours un rameau ventral, destiné à un arc branchial dont il innerve la musculature et la muqueuse : le trijumeau, dans l'arc mandibulaire, le facial dans l'arc hyoïdien, le glosso-pharyngien dans le premier branchial, le vague dans le second. *Ce sont là les arcs branchiaux primaires ; ils délimitent trois fentes, primaires elles aussi* ; elles sont fixes, stables et constantes dans la série entière des Vertébrés. Toutes les fentes suivantes, en nombre variable selon les groupes (deux, trois, quatre ou même davantage chez les Cyclostomes), sont secondaires et dues à une extension de la région branchiale dans le tronc, entraînant avec elle la formation de nouveaux rameaux branchiaux du vague (fig. 352 et 363).

En résumé, la formule générale de la tête primitive de tous les Vertébrés est la suivante : le mésoblaste dorsal est segmenté en six somites, dont trois seulement possèdent encore un myotome innervé par une racine motrice ventrale ; les trois autres sont éphémères et ne donnent que du mésenchyme. L'hypoblaste, en arrière de l'intestin préoral rudimentaire et de la bouche, forme trois poches viscérales qui s'ouvrent à l'extérieur et deviennent trois fentes : la première, hyomandibulaire non respiratoire, et les deux autres, branchiales à proprement parler. Quatre arcs branchiaux séparent ces fentes les unes des autres et les limitent en avant en arrière : l'arc mandibulaire, l'arc hyoïdien et deux arcs branchiaux vrais. Chaque arc branchial a son nerf propre : le trijumeau, destiné à la région prébuccale et buccale, est

le nerf de l'arc mandibulaire, le facial, le glosso-pharyngien et le vague sont destinés aux trois arcs branchiaux suivants.

Cette formule primitive se complique parce que la tête envahit le tronc, en entraînant avec elle son innervation périphérique. Les fentes postérieures à la troisième, les arcs en arrière du quatrième et les branches du vague correspondantes, sont secondaires et, ontogénétiquement, représentent des néoformations. Notre façon d'interpréter la morphologie de la tête est très différente de celle qu'adoptent la généralité des morphologistes, mais elle est la seule qui cadre exactement avec toutes les données ontogénétiques et nous ajouterons même qu'elle concorde tout aussi bien avec les enseignements de l'anatomie comparée.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Barbieri. *Morph. Jahrb.*, XXXVII, 1907. — J. Beard. *voir Index chap. I*, et *Quart. Journ. micr. Sc.*, XXIX, 1888. — Belogolowy. *Bull. soc. imp. Natural.* Moscou, 1908-1910. — Beranek. *Rec. zool. suisse*, I, 1884. — Brachet. *Arch. Biol.*, XXIII, 1907 ; *Bull. soc. roy. Sc. med. et nat.*, Bruxelles, 1905 ; *Bull. soc. roy. zool. et malac. Belgique, volume jubilaire*, 1914. — Brauer. *Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont. Suppl.*, VII, 1904. — Brohmer. *Ien. Zeitsch. Naturwiss*, XLIV, 1909. — Carpenter. *Bull. Mus. comp. zool. Harvard*, XLVIII, 1906. — Chiarugi. *Arch. ital. Biol.*, XV, 1891. — De Beyre. *C. R. assoc. anat.*, 1907. — Dustin. *Arch. Biol*, XXV, 1910. — R. Gast. *Mitt. zool. Stat.* Neapel, XIX, 1909. — Giglio-Tos. *Anat. Anz.*, XXI, 1902. — Goronowitch. *Morph. Jahrb.*, XXI. 1893 ; *Mém. Soc. imp. Natural*, Moscou, XVI, 1898. — Götte. *Arch. mikrosk. Anat.*, LXXXV, 1914. — Greil. *Semons zool. Forschungsreise*, 1908. — Guthke. *Ien. Zeitsch. Naturw.*, XLII, 1907. — Harrison. *Amer. Journ. Anat.*, V, 1906 ; VII, 1907 ; *Journ. exp. Zool.*, IX, 1911 ; *Arch. mikr. Anat.*, LXIII, 1904. — Hatta. *Bull. roy. Soc.*, London B, LXXXVIII, 1915. — Held. *Die Entwicklung des Nervengewebes der Wirbeltiere*, Leipzig, 1909. — Johnson et Sheldon. *Quart. Journ. micr. Sc.*, XXVI, 1886. — Klinckhardt. *Ien. Zeitsch. Naturwiss.* XL, 1905. — Landacre. *Journ. compar. Neurol.*, XX, 1910 ; XXII, 1912. — Landacre et Conger. *Journ. comp. Neurol.*, XXIII, 1913. — Marcus. *Morph. Jahrb.*, XL, 1910. — Neal. *Journ. Morph.*, XXV, 1914. — Neumayer. *Verhdl. anat. Gesell.*, 1913 ; *O. Hertwig's Handbuch d. vergl. u. exper. Entw.*, 1906. — Pedaschenko. *Anat. Anz.*, XLVII. 1914. — Julia B. Platt. *Quart. Journ. micr. Sc.*, XXXVIII, 1896 ; *Morphol. Jahrb.*, XXV, 1897 ; *Arch. mikr. anat.*, XLIII, 1894. — Vitali. *Internat. Monatsch. Anat. u. Physiol.*, XXX, 1913.

CHAPITRE IV

DÉVELOPPEMENT DES ORGANES DES SENS ET DE L'HYPOPHYSE

Généralités. — Les divers éléments de l'appareil sensoriel n'ont pas tous le même intérêt embryologique : les terminaisons nerveuses libres dans la peau, les muqueuses, les organes profonds ; les bourgeons tactiles, gustatifs ou autres, les organes parfois compliqués de la ligne latérale de la tête ou du tronc : canaux muqueux, ampoules de Lorenzini, etc., ne peuvent entrer dans le cadre de ce traité ; leur étude est du ressort de l'histologie ou de l'histogénèse et leur répartition est du domaine de la zoologie ou de l'anatomie comparée. Pour ce qui les concerne, la tâche de l'embryologiste est terminée quand il a établi l'origine des nerfs qui s'y rendent et de leurs ganglions, ainsi que la nature du feuillet ou du tissu dans lequel ils sont contenus.

Il en résulte que, dans le tronc, le développement de l'appareil sensoriel comporte tout simplement la formation des ganglions spinaux, de leurs racines et des nerfs qui en partent. Mais dans la tête, les trois grands organes des sens spéciaux : œil, oreille, organe olfactif, se surajoutent à ce système et nécessitent une étude spéciale parce qu'ils sont des entités à la fois fonctionnelles et anatomiques. En effet, par la nature même de leurs fonctions, par le degré de développement qu'ils acquièrent, ils exercent sur les tissus avoisinants une influence plus ou moins considérable et s'entourent ainsi d'annexes qui ne sont pas à proprement parler nerveuses, mais qui jouent un rôle complémentaire souvent important. On remarquera que nous n'avons pas rangé dans ce groupe des grands organes des sens, la bouche qui est le siège principal des sensations gustatives. C'est parce que ni la bouche, ni la langue ne sont des organes des sens ; leur fonction essentielle relève d'un tout autre appareil que le système nerveux et les bourgeons gustatifs qui y sont répandus sont de simples complications histologiques.

Il en est autrement des fosses nasales, qui sont le siège de l'olfaction, mais qui, à partir des Amphibiens et surtout chez les Mammifères, ajoutent à leur fonction sensorielle un rôle respiratoire important. Mais ici l'organe olfactif reste l'organe fondamental et ce n'est qu'à la suite de complications secondaires qu'il finit par se loger dans les fosses nasales, développées par-

tiellement aux dépens des parties voisines. Dans les formes supérieures, organe olfactif et fosses nasales forment un tout dont les parties ne peuvent être séparées, ni anatomiquement, ni embryologiquement.

Néanmoins, les organes sensoriels, à quelque système qu'ils appartiennent, offrent un certain nombre de caractères anatomiques et histologiques communs et on peut, ainsi que l'a fait depuis longtemps Retzius, les subdiviser en organes des sens primaires et secondaires.

L'organe primaire est le plus simple, le plus primitif aussi ; on le rencontre fréquemment chez les Invertébrés, notamment les Annélides, mais il n'est plus représenté, chez les Vertébrés, que par l'organe olfactif. Morphologiquement, il n'est qu'une placode épiblastique dont certaines cellules, dites principales ou sensorielles, sont de vrais neurones, à la fois récepteurs des sensations et conducteurs vers le centre par un long prolongement en forme de fibre nerveuse. Le corps de ces cellules, contenant le noyau, reste inclus dans l'épithélium, maintenu en place et soutenu par les éléments voisins, indifférents.

Chez les Vertébrés, tous les territoires sensoriels autres que l'olfactif, rentrent dans le groupe des organes secondaires. Leur origine est toujours dans une placode, mais ici les cellules nerveuses proprement dites, les cellules perceptrices, émigrent, quittent l'épithélium et se réunissent en des ganglions interposés entre l'organe et le centre : elles restent unies au premier et se mettent en continuité avec le second par des prolongements cellulipètes et cellulifuges.

Quand à la placode elle-même, devenue l'organe des sens secondaire, il ne s'y trouve plus que des ramifications terminales neurofibrillaires, cheminant entre des cellules épithéliales qui peuvent affecter des formes et des dispositions spéciales en vue d'une perception plus exacte. En résumé, un organe sensoriel secondaire comprend toujours un épithélium récepteur, un nerf sensible et un ganglion nerveux uni au centre par une racine.

Parmi les *grands* organes des sens de la tête, l'oreille est construite exactement sur ce type.

Enfin, on peut encore distinguer, chez les Vertébrés, une troisième catégorie d'organes des sens, comprenant des parties spécialisées du système nerveux central lui-même. L'œil en est le principal représentant, mais il y en a d'autres : le sac vasculaire des Poissons, l'organe pariétal des Sauriens et peut-être même l'épiphyse. Dans tous, les cellules sensorielles, réceptrices, dérivent directement des parois des vésicules cérébrales : la rétine, avec ses multiples groupements cellulaires n'est qu'une partie du cerveau et le nerf optique un tractus de substance blanche.

Il est aisé de trouver le lien phylogénétique qui unit les organes sensoriels primaires et secondaires. Quant à ceux du troisième groupe, que l'on pourrait appeler organes des sens centraux, il est probable qu'ils procèdent d'une formation plus primitive encore, ayant subi son évolution propre.

DÉVELOPPEMENT DE L'ŒIL

On trouve déjà sa toute première ébauche avant la fermeture de la plaque médullaire ; plus tard, quand le prosencéphale se subdivise en ses deux vésicules secondaires, c'est au diencéphale qu'elle se rattache (fig. 364).

L'œil est peut-être, de tous les organes du corps, celui qui présente, la plus grande uniformité à travers toute la série des Vertébrés.

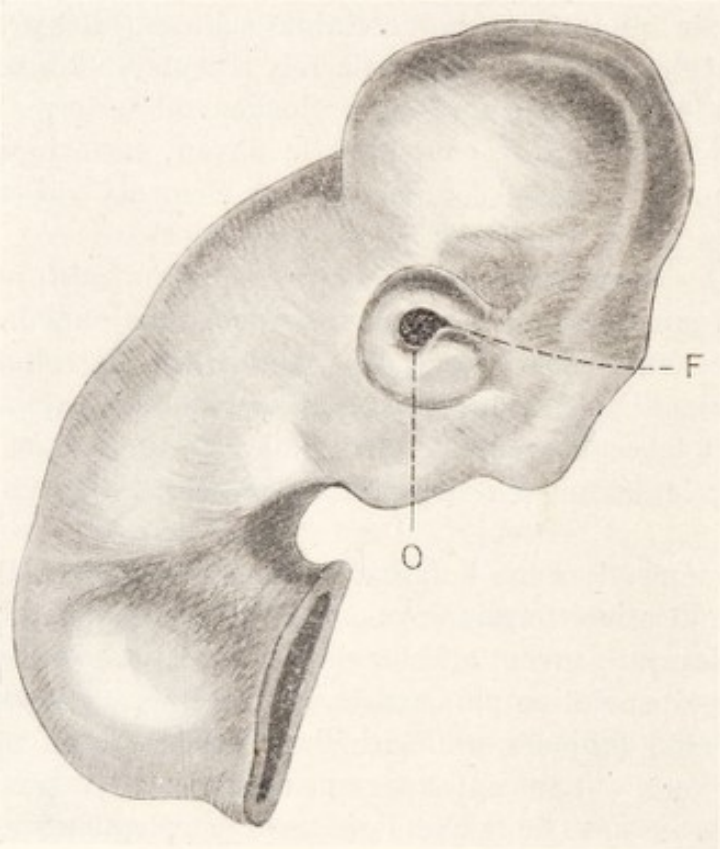


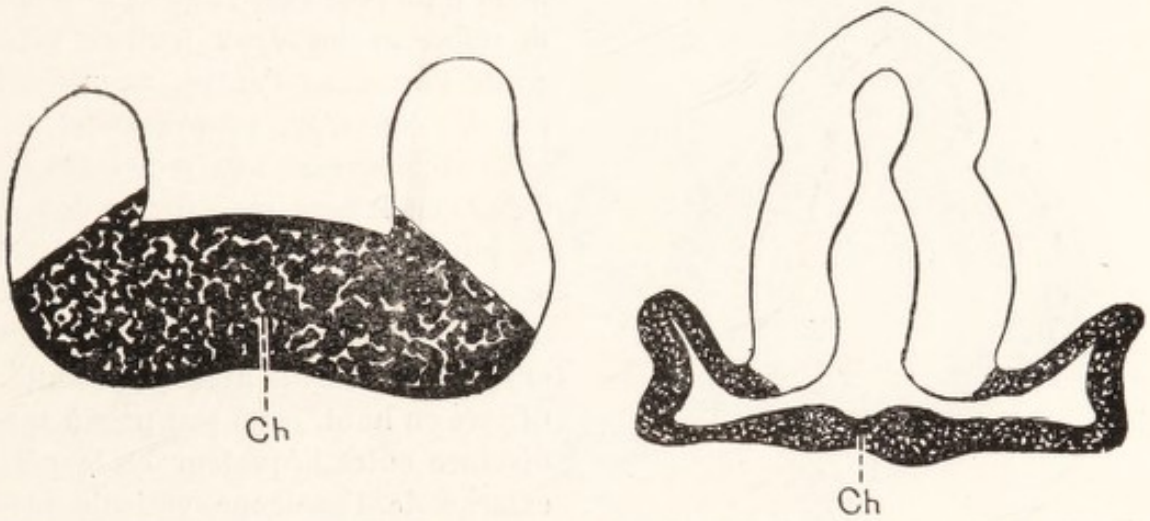
Figure 364. — Embryon humain. Vue latérale du cerveau (d'après Froriep). *O*, vésicule oculaire secondaire ; *F*, fente choroïdienne.

Il y a bien, dans certains groupes, quelques particularités : existence du peigne, du tapis, du muscle hyaloïde, présence de deux fovéas chez certains Oiseaux (Rochon-Duvignaud), mais ce sont là des complications ultimes, tardives, venant se greffer sur le développement général de l'organe. Il y a aussi des espèces dont les yeux sont rudimentaires ou fortement atrophiés : les Cyclostomes, le Proteus parmi les Urodèles, les Gymnophiones, la taupe dans l'ordre des Mammifères, mais cette réduction est de date récente et influe à peine sur les premiers stades du développement.

A son début, l'œil n'est qu'une saillie, une sorte de bosselure des parties latérales du plancher de la gouttière médullaire (fig. 365). On a signalé en ce point, chez les Amphibiens (Eycleshymer), un aspect spécial des cellules de la couche de revêtement qui tapisse le fond de la gouttière ; elles sont cylindriques, élevées, très claires, sauf à leur pôle libre où s'est accumulé tout le pigment. On a attaché à ce détail une importance phylogénétique considérable, en le considérant comme la reproduction d'un stade primitif où l'œil « voyait » par la surface externe de la plaque médullaire. Il est probable que la véritable interprétation est beaucoup plus simple : il a été démontré (Levi, Marchetti), que quand il se produit une évagination quelcon-

que de l'épiblaste ou de la plaque médullaire chez les Amphibiens, la couche de revêtement joue un rôle très actif ; les cellules s'allongent, s'étirent, prennent un aspect claviforme, leur pigment se déplace sous l'influence ou à cause de cet amiboïdisme. Or, l'œil est essentiellement une évagination de la paroi cérébrale et le détail décrit par Eycleshymer est tout simplement l'indice de sa réalisation.

Si les deux bosselures que nous venons de signaler sont bien les ébauches des vésicules oculaires, elles ne représentent pourtant pas à elles seules tout l'appareil visuel. Des recherches descriptives et expérimentales (Stockard, Spemann, Leplat), ont démontré que tout le tissu compris entre elles, au plancher de la gouttière médullaire (fig. 365) interviendra plus tard dans la formation du chiasma des nerfs optiques et constituera le bourrelet chiasmatique situé à la limite du diencéphale et du télencéphale, dont le versant



Figures 365 et 366. — Schémas de l'ébauche optico-oculaire chez les Amphibiens (d'après Leplat). *Ch*, chiasma primaire.

antérieur est la lame terminale (comparer fig. 329 et 366). Il y a donc une ébauche commune, primaire, pour les nerfs optiques en dedans et les vésicules oculaires en dehors ; on peut l'appeler ébauche optico-oculaire (Leplat).

Dans la suite, les parties latérales (oculaires) de cette ébauche se développent et s'accroissent, en même temps que le tube médullaire se ferme et que les vésicules cérébrales se délimitent. Elles prennent ainsi l'aspect de deux larges vésicules, évaginées du diencéphale, à large cavité délimitée par un épithélium cylindrique stratifié et dont le fond convexe vient s'appliquer contre l'épiblaste (fig. 367). La bande chiasmatique unit entre eux, dans le plan médian, les pourtours inférieurs de ces deux vésicules appelées vésicules oculaires primaires.

Bientôt, un étranglement de plus en plus profond sépare la vésicule oculaire de la paroi cérébrale ; il n'est pas circulaire et respecte toujours la bande chiasmatique : très marqué en haut, en avant et en arrière, il est interrompu en bas (fig. 364, 368) et la bande chiasmatique reste tendue horizontalement entre les deux vésicules. Dès ce moment, ces dernières ne communiquent plus avec la cavité diencéphalique que par un pédicule retréci,

parcouru d'une étroite lumière. Au fur et à mesure que la tête grandit, ce pédicule s'allonge (fig. 366) : il deviendra le nerf optique.

Cependant, sur ces entrefaites, la vésicule oculaire primaire s'est transformée ; son hémisphère externe s'est partiellement reployé et est venu s'accoler, par toute sa face profonde, contre la paroi de l'autre hémisphère. Il se forme ainsi une cupule optique, à paroi double, faite de deux épithéliums que sépare une fente virtuelle ; la cavité qu'elle circonscrit est largement ouverte à l'extérieur (fig. 364, 368) ; l'épithélium interne deviendra le feuillet visuel de la rétine, l'externe formera la couche pigmentée et la cavité logera plus tard le corps vitré et le cristallin.

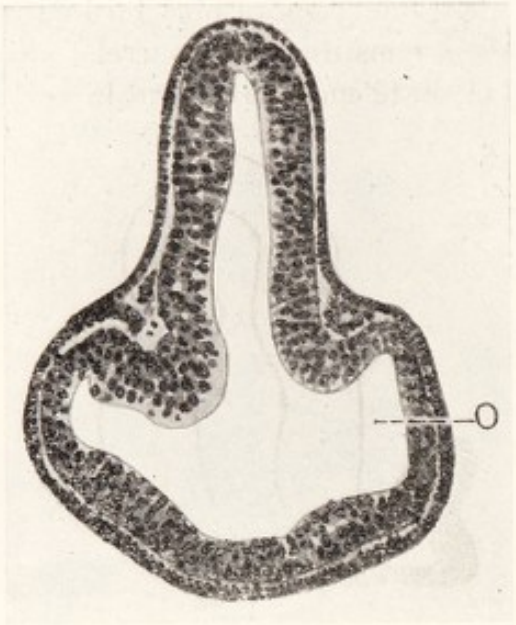


Figure 367. — Embryon de Torpedo. Cerveau antérieur et vésicules oculaires (O) (d'après Froriep).

Mais l'invagination d'où procède la cupule optique ne se fait pas exactement d'un pôle vers l'autre ; le point de réflexion des deux feuillets rétiniens l'un dans l'autre, ne répond pas à l'équateur. Le processus débute et progresse non seulement de dehors en dedans, mais encore de bas en haut, de sorte que quand il est achevé, l'orifice d'entrée de la cupule optique regarde en bas et en dehors et est piriforme : la grosse extrémité, dirigée en haut, est à peu près à mi-distance entre l'équateur et le pôle externe de l'ancienne vésicule primaire, tandis que l'extrémité effilée se prolonge en une fente qui parcourt le pourtour inférieur du pédicule optique et en refoule la paroi : c'est la fente choroïdienne (fig. 364, 368, 370).

Avant d'en poursuivre l'évolution, nous décrirons rapidement le développement du cristallin.

En regard du pôle externe de la vésicule oculaire primaire, l'épiblaste auquel il est accolé s'épaissit en une placode lenticulaire qui, continuant à s'accroître, s'infléchit vers la profondeur, s'invagine, en même temps que la vésicule oculaire se transforme en cupule (fig. 369 *a*). Puis, le feuillet invaginé s'isole de l'épiblaste, qui se reconstitue au-dessus de lui, en une petite vésicule cristallinienne à paroi d'épithélium cylindrique (fig. 369 *b*). Elle occupe l'entrée de la cavité cupulaire (fig. 370) ; mais dans la suite, celle-ci se dilate considérablement, l'espace vitré futur s'agrandit et le cristallin ne reste plus en rapport avec la rétine qu'au niveau de l'iris. En même temps, le cristallin commence à prendre sa structure caractéristique. Les cellules de son hémisphère profond s'allongent et se transforment peu à peu en fibres cristalliniennes, tandis que celles de l'hémisphère cutané persistent comme telles, en un épithélium cristallinien antérieur (fig. 372) ; nous renvoyons pour les

détails de ce développement aux traités d'histologie et au travail très documenté de C. Rabl (1).

C'est au moment où la cavité de la cupule optique commence à se dilater et se décolle de la face profonde du cristallin (fig. 369 *b*), que la première ébauche du corps vitré fait son apparition (Tornatola, Van Pée, C. Rabl, Kölliker). Dans la fente qui les sépare se trouve un feutrage de très fines fibrilles (fig. 371), anhistes, qui ne sont que des prolongements des cellules cristalliniennes et rétiniennes. Ces prolongements, à contours très nets, se ramifient et s'enchevêtrent étroitement ; ils constituent le corps vitré primaire dont l'origine épithéliale ne peut plus faire aucun doute.

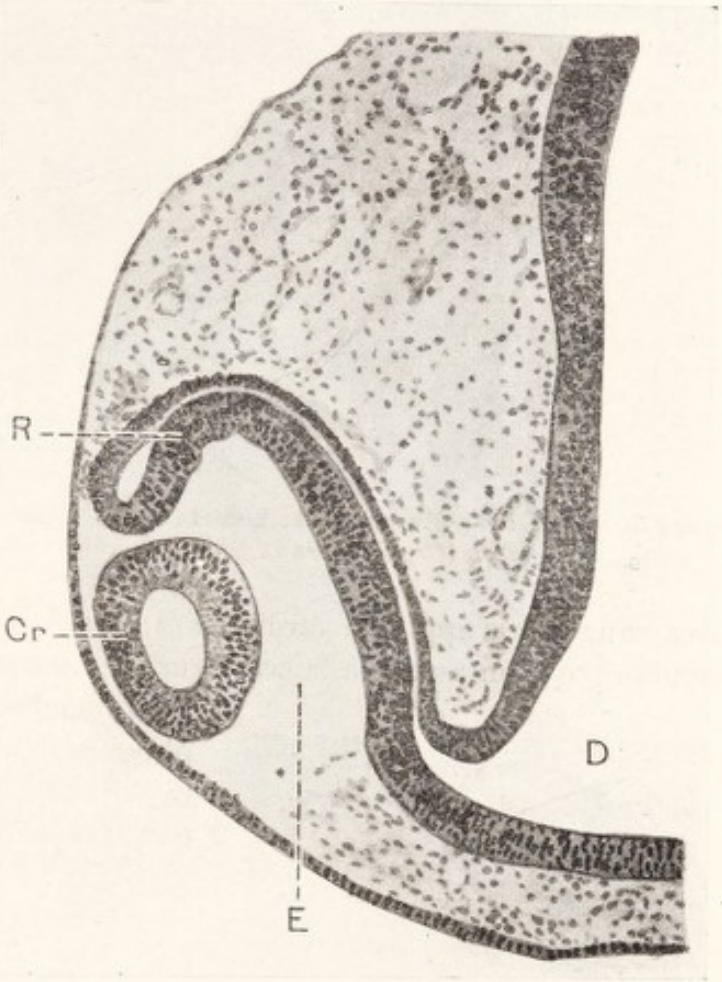


Figure 368. — Embryon de Poulet. Coupe verticale de l'ébauche oculaire (d'après Froriep). *Cr*, cristallin ; *D*, diencéphale ; *R*, rétine ; *E*, espace vitré.

Plus tard, l'espace vitré grandit ; les fibrilles s'allongent et s'effilent encore davantage, mais en même temps de nombreuses cellules du mésenchyme, entraînant avec elles des capillaires sanguins, s'infiltrent dans les mailles du réseau anhiste, et le rendent de moins en moins distinct. Le corps vitré, ainsi compliqué d'éléments venus du dehors, est le corps vitré secondaire. Il va continuer à s'accroître dans de grandes proportions et s'imbibera de plus en plus d'un liquide exsudé des vaisseaux.

Le mésenchyme et les vaisseaux du corps vitré pénètrent dans l'œil par la

(1) La formation du cristallin pose avec une rare précision la question des différenciations spontanées et provoquées. Son origine *paraît* être due à l'excitation produite dans l'épiblaste par la présence de la vésicule oculaire. Pourtant, il est actuellement démontré (Stockard, Mencl, King, Lewis, Eckmann) que parmi les Amphibiens, il y a des formes où le cristallin résulte d'une différenciation spontanée et d'autres où il est une différenciation provoquée ; le fait est intéressant au point de vue du mécanisme de l'hérédité, puisqu'il montre qu'un développement provoqué par une excitation étrangère peut passer dans le patrimoine héréditaire et devenir spontané.

fente choroïdienne, en dessous et sur le pourtour du cristallin (fig. 368, 372). Sur toute la surface de ce dernier, une couche de cellules mêlées de capil-

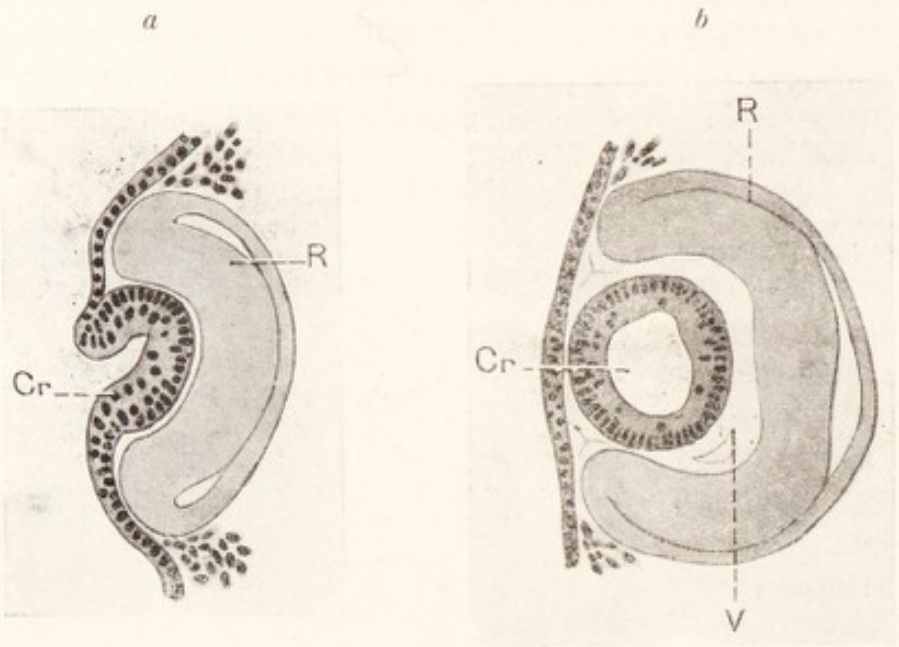


Figure 369 a et b. — Embryon de Lacerta agilis. Deux stades de la formation du cristallin (*Cr*) (d'après C. Rabl). *R*, rétine ; *V*, espace vitré.

laires sanguins s'applique étroitement, lui formant ainsi une membrane vasculaire qui en assurera la croissance. Sa partie antérieure s'appelle souvent membrane pupillaire. Elle s'atrophie quand elle est devenue inutile, mais il peut en persister des vestiges, par anomalie, jusqu'à la naissance.

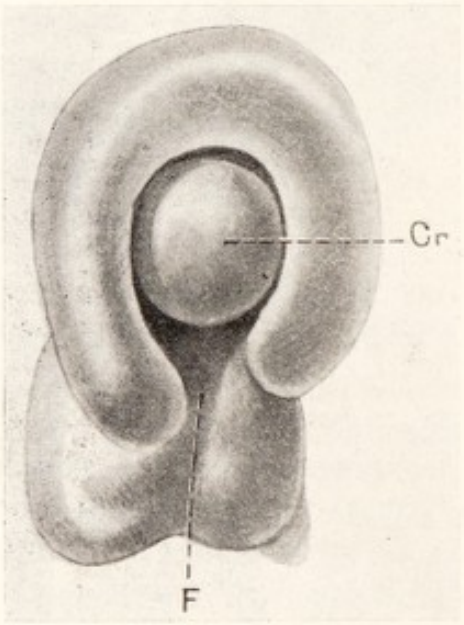


Figure 370. — Embryon de Lacerta vivipara. Reconstruction de la vésicule oculaire secondaire et du cristallin (d'après Froriep). *Cr*, cristallin ; *F*, fente choroïdienne.

Dès que le corps vitré est cellularisé et vascularisé, la fente choroïdienne (fig. 370) commence à se fermer par juxtaposition et soudure de ses lèvres. Ainsi le globe oculaire, qui manquait de paroi inférieure (fig. 368) en acquiert une (fig. 372) et de plus l'orifice pupillaire achève de se délimiter autour du cristallin.

La fermeture de la fente choroïdienne commence en son milieu (Seefelder, v. Szily, Lindhal) et se propage ensuite dans les deux sens. Sur le pédicule optique, il n'en reste plus, comme seul vestige, que le point d'entrée de l'artère centrale de la rétine.

Dès ce moment, le globe oculaire est constitué tout entier ; il est revêtu d'une couche épaisse de mésenchyme vascularisé, aux dépens de laquelle se différencieront la choroïde et la sclé-

rotique ; un prolongement de ce mésenchyme s'étale sur la face antérieure de l'iris embryonnaire et lui donne ainsi sa constitution définitive.

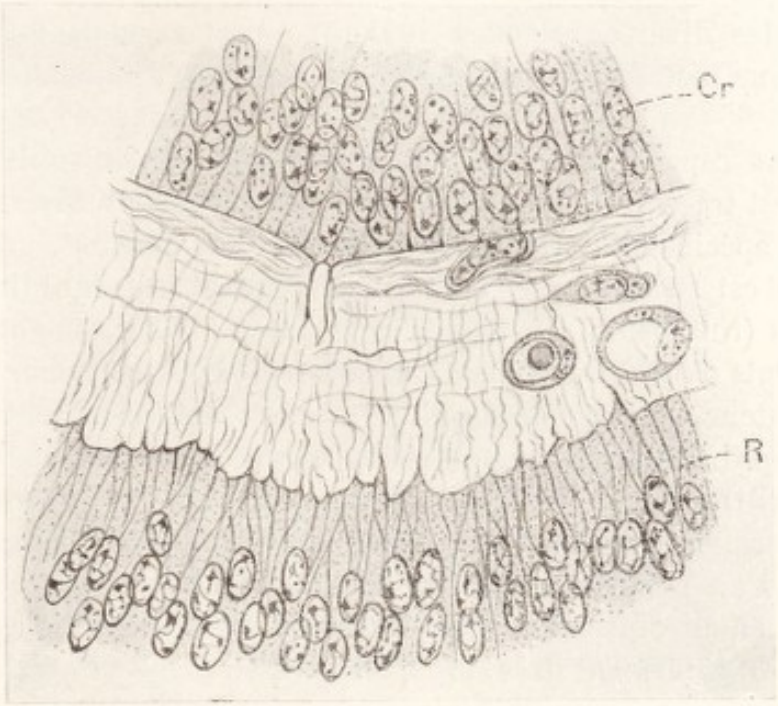


Figure 371. — Embryon de mouton. Coupe de l'espace vitré (d'après Van Pée). *Cr*, cristallin ; *R*, rétine.

Les transformations ultérieures du corps vitré, l'atrophie de ses vaisseaux,

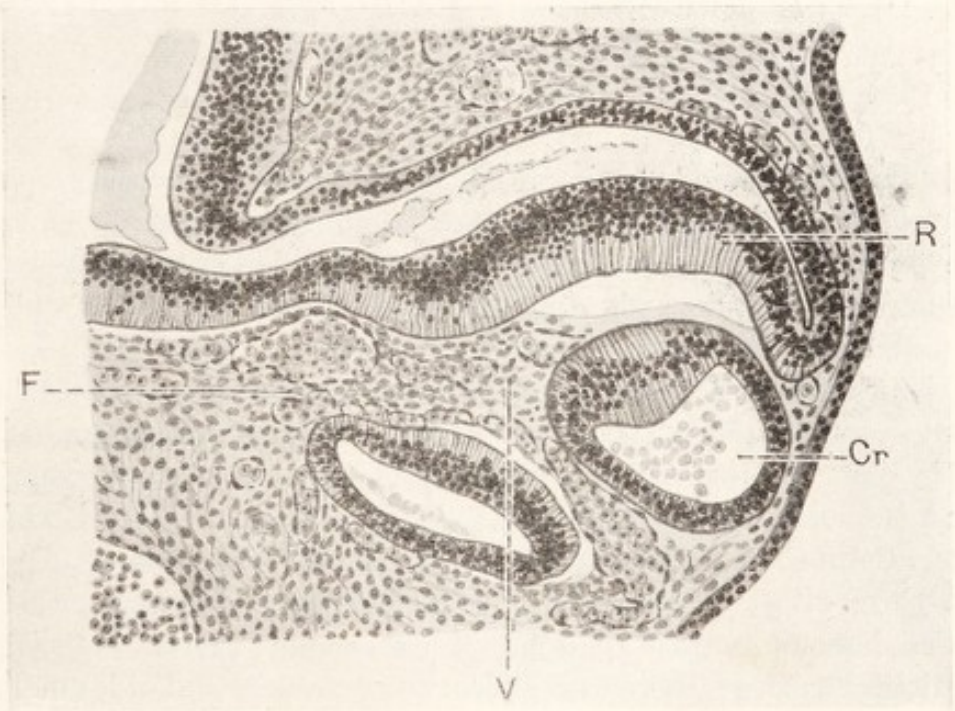


Figure 372. — Embryon humain. Coupe verticale de l'œil (d'après Druault). *Cr*, cristallin ; *F*, reste de la fente choroïdienne ; *R*, rétine ; *V*, espace vitré.

la formation de la cornée, de la chambre antérieure, de la zone de Zinn, etc., ne peuvent nous occuper ici ; le lecteur les trouvera dans les traités d'histo-

logie et d'ophtamologie. Leur étude nous entraînerait à décrire en détail l'organogénèse de l'œil dans les divers groupes de Vertébrés. Les paupières et la conjonctive ne sont que des replis de l'épiblaste renfermant un axe conjonctif ; les diverses glandes de l'appareil lacrymal, fort intéressant au point de vue histologique, n'ont pas d'intérêt spécial en embryologie générale.

Nous dirons cependant un mot du développement du sphincter iridien, parce qu'il est très remarquable et a pu être justement invoqué contre la théorie de la spécificité histogénétique des feuillets. Partout, même chez les Oiseaux où il est strié, il procède de l'épithélium rétinien qui limite le pourtour de l'iris (Nussbaum, Grynfeltt, Leplat, etc.). Voilà donc un cas certain où des éléments d'origine ectoblastique peuvent se transformer en myoblastes. Le dilatateur, ou les fibres qui le représentent, procèdent aussi de la couche de l'épithélium rétinien qui est appliquée contre le mésoblaste (Vialleton, Grynfeltt).

Quant au nerf optique, ses fibres, nées dans la rétine, traversent le pédicule optique jusqu'au chiasma primaire où elles s'entrecroisent avec celles du côté opposé en un chiasma secondaire ou définitif. Les cellules propres du pédicule se transforment très probablement en gaines de Schwann et en névroglie ; au cours de ces différenciations la cavité centrale s'obture complètement.

DÉVELOPPEMENT DE L'ORGANE OLFACTIF ET DES FOSSES NASALES

L'organe olfactif est très simple dans les groupes inférieurs, mais il se complique progressivement jusqu'à devenir, chez les Amniotes et spécialement chez les Mammifères, une véritable annexe de l'appareil respiratoire ; là l'organe primitif n'est plus qu'une partie d'un ensemble complexe, les fosses nasales.

Son ébauche, précoce, coïncide dans son apparition avec celle du cristallin, dont elle est d'ailleurs très rapprochée ; elle devient nettement reconnaissable dans l'épiblaste, immédiatement après que le neuropore s'est fermé ; à ce moment, les trois vésicules cérébrales primaires achèvent de se délimiter. Cette ébauche est une placode, c'est-à-dire une plaque d'épiblaste épaissi, paire, située à droite et à gauche de la ligne médiane, en dehors et un peu en dessous du point qu'occupait le neuropore ; chez les Sélaciens et les Amniotes elle siège, largement étalée, aux extrémités latérales de la voûte stomodæale, au-dessus et en avant de la membrane pharyngienne, sous l'extrémité du télencéphale. Chez les Amphibiens, les Dipneustes, les Téléostéens, où le stomodæum n'existe pas ou bien est rudimentaire, la placode est sur les faces latérales de la tête antérieure, à droite et à gauche de l'ébauche de la bouche, toujours en rapport avec le télencéphale.

La parité de la placode olfactive est aujourd'hui admise sans conteste ; le fait que chez certains Sélaciens (Spinax : Sund) celles de droite et de gauche sont unies par une bande d'épiblaste épaissi, n'a qu'une importance tout accessoire ; cette bande est éphémère et nullement caractéristique. Pourtant chez les Cyclostomes (ammocète) les deux placodes, dès leur apparition, sont confondues en une seule qui s'étale dans le plan médian. On a voulu (Kupffer) déduire de cette disposition des considérations phylogénétiques importantes : l'organe olfactif dériverait du neuropore, l'amphirhinie des Gnathostomes serait une modification secondaire de la monorhinie des Cyclostomes, etc. Ces conceptions doivent être abandonnées ; même chez l'ammocète, la placode olfactive et le neuropore n'ont entre eux aucune relation génétique, leurs seules connexions sont d'ordre topographique (Lubosch) et la placode olfactive impaire est double en principe, puisqu'elle est innervée par deux nerfs qui se forment indépendamment l'un de l'autre.

Peu après qu'elle est apparue, la placode s'épaissit encore et se déprime en fossette (fig. 385) dont le fond se rapproche de la paroi du télencéphale et n'en est séparé que par un peu de mésenchyme. Puis, tout comme dans la placode auditive, ses cellules prolifèrent activement, il s'en détache des traînées minces et nombreuses qui, traversant le mésenchyme, s'approchent du télencéphale et s'unissent à lui, réalisant ainsi des connexions primaires entre l'organe sensoriel et le centre nerveux (Disse et nombre d'autres auteurs). Ainsi sont tracées les voies des nerfs olfactifs futurs.

Mais on sait que les fibres nerveuses définitives ont leur cellule d'origine dans l'épithélium olfactif lui-même ; les cellules placodiques, qui leur serviront de tuteurs dans leur croissance, sont donc toutes destinées à devenir des gaines de Schwann, exclusivement ; ce caractère distingue nettement la placode olfactive de celles des nerfs craniens mixtes, qui fournissent, en outre, des cellules ganglionnaires.

Dans les jeunes stades, la crête ganglionnaire du trijumeau se prolonge jusqu'à l'extrémité du télencéphale, mais aux stades qui nous occupent en ce moment, cette partie terminale de la crête s'est entièrement confondue avec le mésenchyme. Quelques-uns de ses éléments donnent-ils aussi des gaines de Schwann aux nerfs olfactifs ? C'est possible, mais indémontrable. Ce qui est plus plausible c'est qu'ils concourent à la formation du nerf terminal de Locy, nerf satellite de l'olfactif, pourvu de cellules ganglionnaires et de signification encore énigmatique (Tretjakoff, Gawrilenko).

Ces notions générales étant acquises, nous pouvons maintenant examiner l'évolution ultérieure de la fossette olfactive et les complications qu'elle subit dans les différents groupes de Vertébrés.

Cyclostomes. — La placode olfactive impaire, large et étendue, est située juste en avant et au-dessus du stomodæum et de l'orifice buccal futur (fig. 373). Mais en réalité, elle n'est pas olfactive dans toute son étendue. Sa partie inférieure, orale, s'invagine en effet bientôt vers l'arrière en passant sous le système nerveux central, et devient un tube terminé en cul-de-sac : l'ébauche de la portion glandulaire de l'*hypophyse*. Son extrémité opposée,

aborale, donnera seule l'organe olfactif ; le nom de placode olfacto-hypophysaire lui conviendrait donc parfaitement.

A un stade un peu plus avancé (larves de 4 millimètres environ), la lèvre anté-

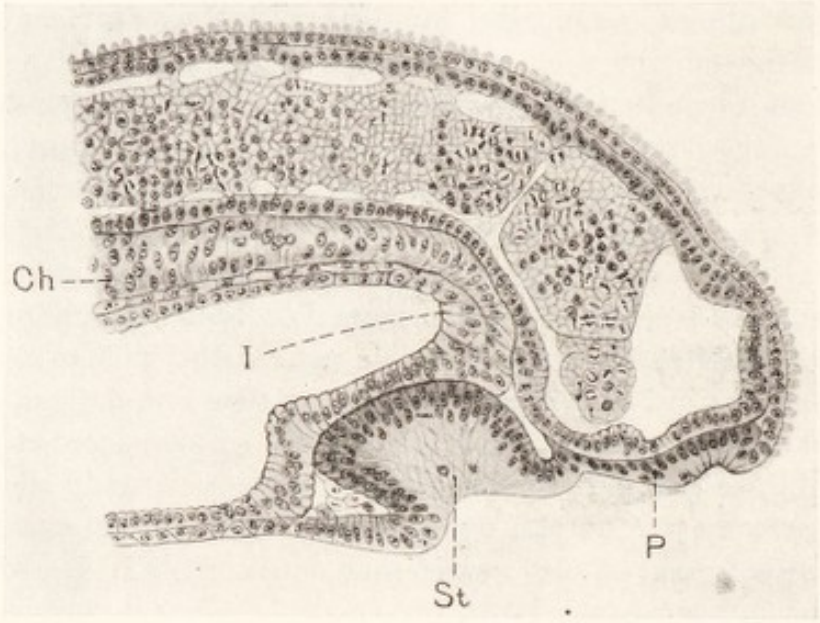


Figure 373. — Embryon d'ammocète, Coupe sagittale de la tête (d'après Koltzoff). *Ch*, chorde ; *I*, intestin préoral ; *P*, placode olfacto-hypophysaire ; *S*, stomodaeum.

rieure du stomodæum, qui s'est creusé et approfondi (fig. 374), se développe considérablement en avant et, dans ce mouvement, rejette au-dessus d'elle

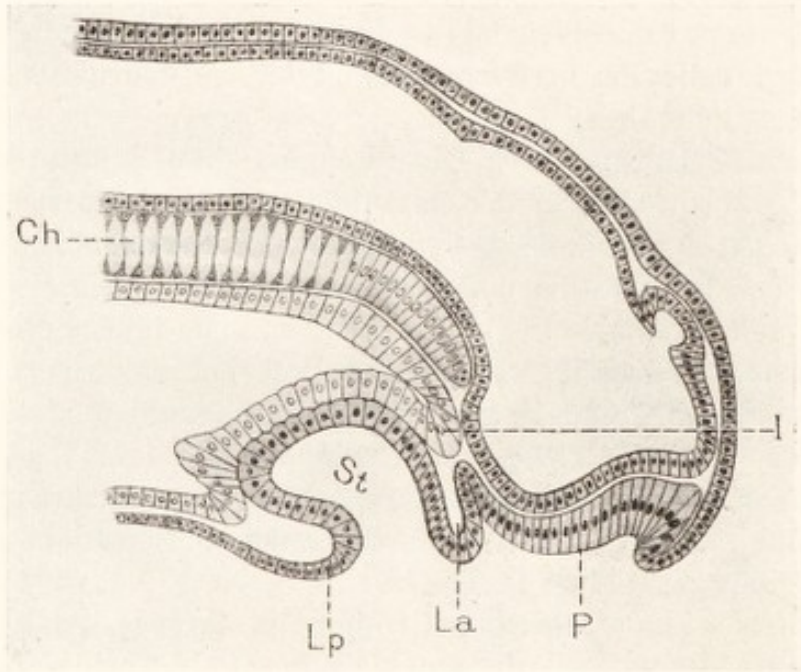


Figure 374. — Embryon d'ammocète. Coupe de la tête (d'après Kupffer). Même légende que fig. 373. *La*, lèvre antérieure ; *Lp*, lèvre postérieure.

toute la placode olfacto-hypophysaire en l'écartant de la bouche. En même temps, la placode tout entière s'est déprimée en une fossette, sorte de vesti-

bule, d'où part, en bas et en arrière le tube hypophysaire, tandis qu'en haut, elle se continue dans un court cul-de-sac formé aux dépens de la portion olfactive proprement dite.

Dans la suite, la projection en avant de la lèvre supérieure s'exagère encore; le vestibule olfacto-hypophysaire reporté sur sa face dorsale, ne s'ouvre plus à l'extérieur que par un orifice rétréci (orifice nasal externe); l'hypophyse s'est encore allongée, l'organe olfactif est maintenant un petit tube dirigé en arrière (fig. 375). La membrane pharyngienne est complètement disparue.

Les dispositions réalisées à ce stade ne se modifient plus que très lente-

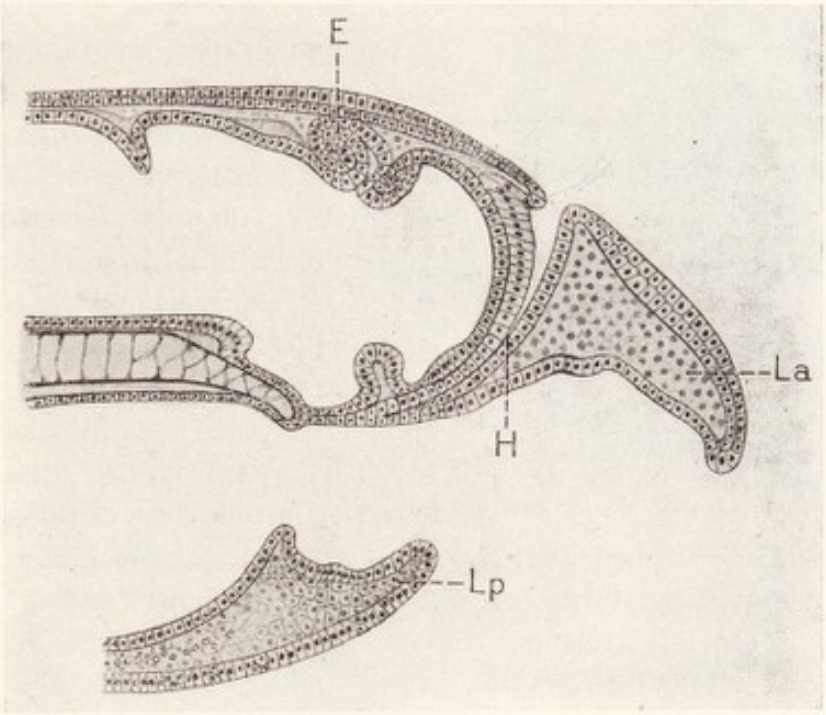


Figure 375. — Embryon d'ammocète. Coupe de la tête (d'après Kupffer). *E*, épiphyse ; *H*, hypophyse ; *La*, lèvre antérieure ; *Lp*, lèvre postérieure.

ment ; le rostre s'allonge et s'écarte progressivement du cerveau, entraînant dans son mouvement l'orifice nasal externe, le vestibule et le tube olfactif. Ce dernier grandit, s'étire, un septum vertical le divise incomplètement en deux moitiés, dont des plissements de l'épithélium augmentent la surface ; ainsi peu à peu, le développement atteint son achèvement par des processus très simples (Cf. Peter).

Le seul fait des connexions qui existent chez l'ammocète entre l'hypophyse et le cul-de-sac olfactif, suffit à montrer que les processus qui viennent d'être décrits n'ont rien de primitif et sont au contraire tout à fait aberrants.

Sélaciens. — Le développement de l'appareil olfactif des Sélaciens est très important, parce qu'il se présente comme le premier terme d'une série qui, par une suite de complications progressives, aboutira aux Mammifères et à l'Homme (K. Berliner, Sund).

Les placodes olfactives, paires, nettes, bien délimitées, se déprimen t très

fortement tandis que de leur face profonde sortent les traînées de cellules qui vont les unir au centre. Chacune d'elles revêt alors l'aspect d'un profond cul-de-sac (fig. 376) qui s'ouvre à l'extérieur par un orifice ovalaire, à bords saillants (fig. 377). Tout l'épithélium de ce cul-de-sac n'est pas sensoriel ; son fond seul l'est, car la placode, en s'invaginant, a entraîné dans son mouvement les parties voisines de l'épiblaste ; ce sont elles qui délimitent les lèvres de l'orifice nasal et le vestibule d'entrée qui conduit à la fosse sensorielle proprement dite.

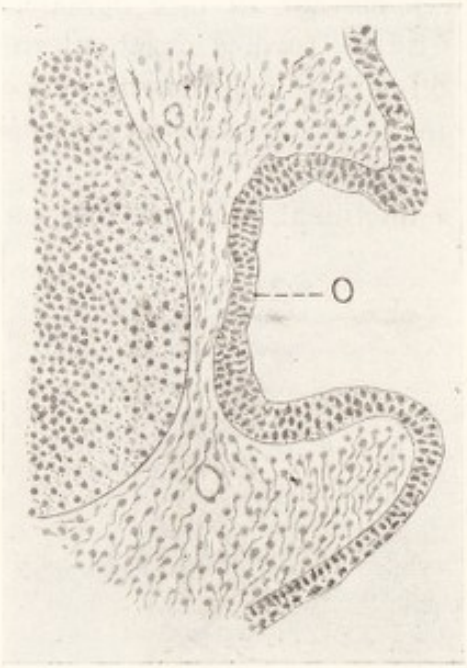


Figure 376. — Embryon d'Acanthias. Coupe de la fossette olfactive (*O*) (d'après Berliner).

L'organe reste longtemps en cet état sans changement notable. Il ne commence à se compliquer qu'à des stades avancés (Acanthias de 3 à 17 centimètres). A ce moment le museau, en se projetant en avant, reporte le sac nasal et son orifice extérieur, sur sa face inférieure, juste au devant de l'entrée de la bouche. Cet orifice, allongé d'avant en arrière (fig. 377), commence bientôt à se rétrécir ; ses lèvres s'épaississent dans leur partie moyenne et se soulèvent en deux replis qui se rapprochent l'un de l'autre jusqu'à se toucher (fig. 378) et finissent même, plus tard, par chevaucher l'un sur l'autre. L'ouverture nasale prend ainsi la forme d'un sablier et elle la conservera jusque chez l'adulte.

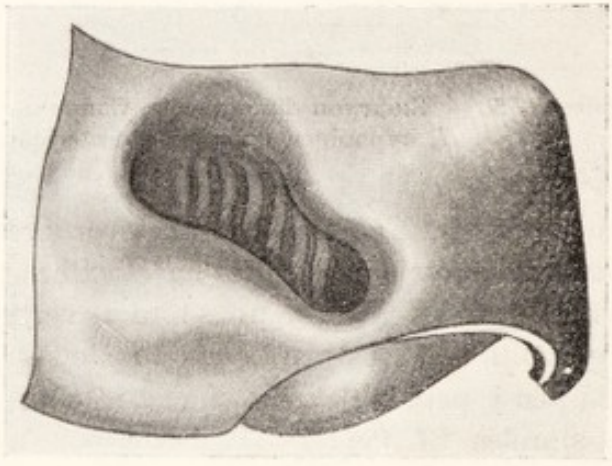


Figure 377. — Embryon d'Acanthias. Vue de la fossette olfactive et des plis de Schneider (d'après Berliner).

En même temps que ces changements se produisent, le fond du sac olfactif (portion sensorielle) se soulève en longs plis saillants en forme de lamelles parallèles entre elles (fig. 378), régulièrement revêtues d'épithélium cylindrique. Ces plis naissent en deux séries successives, interne et externe, qui se confondent d'ailleurs complètement dans la suite. Ils n'auront qu'à grandir et se multiplier pour constituer les lamelles de Schneider caractéristiques de l'état adulte.

Téléostéens. — Le développement du sac nasal est à peu près le même que chez les Sélaciens, mais une étape de plus est franchie (His, Peter,

Gawrilenko). La placode est épaissie en forme de bouton, saillant dans la profondeur ; la couche de revêtement de l'épiblaste, non seulement ne participe pas à sa formation, mais s'atrophie et disparaît dans toute la zone olfactive. Puis, le bouton se creuse et il se forme un sac olfactif largement ouvert à l'extérieur, complètement analogue à celui des Sélaciens. Mais à l'inverse de ces derniers, quand la lèvre supérieure de l'orifice buccal s'accroît pour constituer le museau, c'est vers le haut que, chez les Téléostéens, elle rejette l'organe olfactif. L'orifice nasal externe de ce dernier, est allongé en forme de fente antéro-postérieure. Toujours comme chez les Sélaciens, la partie moyenne de ses lèvres latérales s'épaissit, se soulève, les lèvres s'accolent ; mais au lieu de rester simplement juxtaposées, elles se soudent complètement. De l'orifice primitif, il ne persiste donc que les deux extrémités et le sac nasal est transformé en un canal communiquant avec l'extérieur par deux trous, antérieur et postérieur.

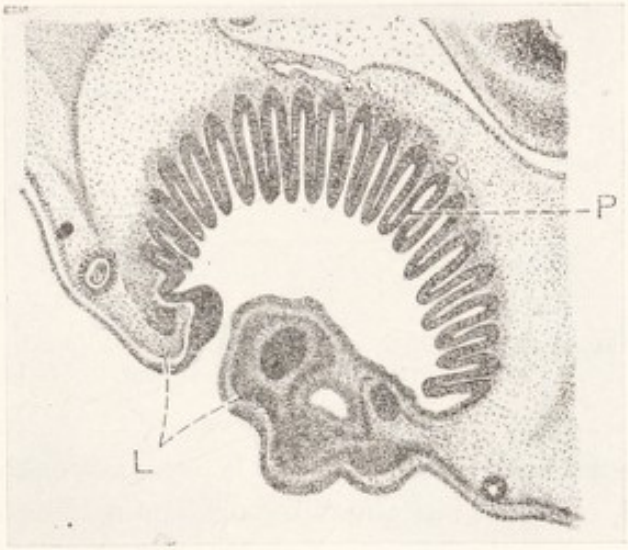


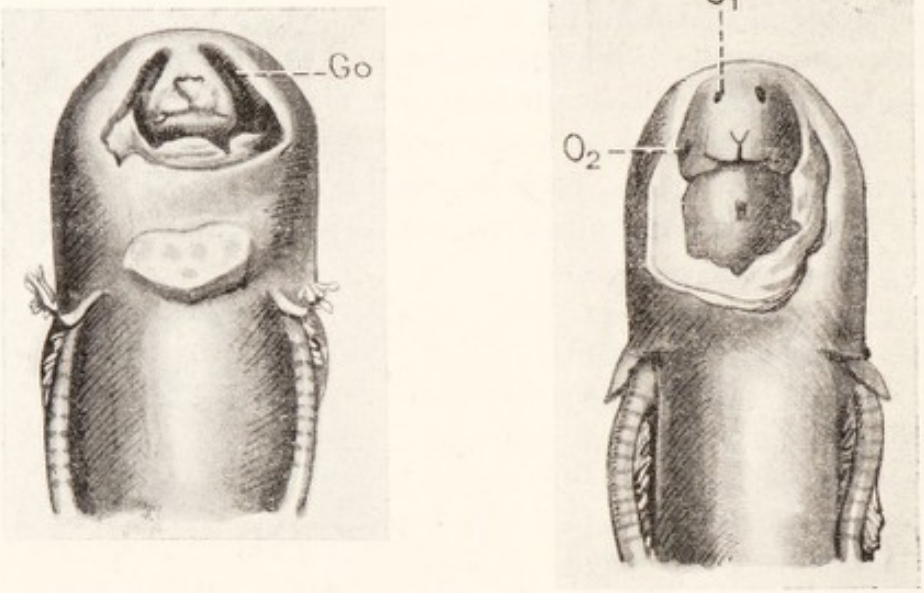
Figure 378. — Embryon d'Acanthias. Coupe de l'organe olfactif (d'après Berliner). *L*, lèvres de la fossette ; *P*, replis de la muqueuse (de Schneider).

L'appareil olfactif définitif des Téléostéens, comme celui des Sélaciens, comporte une portion vestibulaire, revêtue d'épiblaste banal, et une partie sensorielle tapissée d'épithélium spécifique, qui en occupe le fond. Elle se plisse aussi en lamelles nombreuses ; ce plissement, qui achève de donner à l'organe sa constitution adulte, commence très tard. Sur de petites truites de deux centimètres, une première lamelle principale apparaît dans chaque organe ; sur ses côtés de nouvelles lamelles se forment progressivement et lentement.

L'organe olfactif des ***Ganoïdes*** (Balfour, Balfour et Parker, Salensky) est identique à celui des Téléostéens et se développe exactement de même.

Dipneustes. — Dans ses grandes lignes et dans la plupart de ses détails, la formation du sac, puis du canal nasal, procède chez les Dipneustes comme chez les Téléostéens. Une seule différence, d'ordre topographique, est assez intéressante pour être signalée (Kerr). Quand la lèvre supérieure s'allonge et se projette en avant pour agrandir l'amplitude du stomodæum, elle rejette entièrement l'orifice nasal externe vers le bas et celui-ci, sous forme de fente allongée d'avant en arrière, s'ouvre ainsi à la voûte du vestibule de la cavité buccale (fig. 379). Puis cette fente se ferme en son milieu, comme chez les Téléostéens et dès lors le canal nasal s'ouvre à l'extérieur, par un pore antérieur siégeant près du bord de la lèvre, et un postérieur placé à la voûte de la cavité buccale. Entre les deux pores, la paroi inférieure du canal constitue une sorte de palais rudimentaire (fig. 380).

Cette disposition définitive est très exactement celle qui est réalisée, dans les jeunes stades, chez les Amniotes et les processus dont elle est le résultat



Figures 379 et 380. — Larves de Protoptère (d'après Kerr). Voûte de la cavité buccale. *GO*, gouttière olfactive ; *P*, palais ; O_1 et O_2, orifices du canal olfactif.

sont aussi les mêmes. On la retrouve également chez les Amphibiens, mais là, comme nous allons le voir, son origine est toute différente.

Amphibiens. — Chez les Anoures, les Urodèles et les Gymnophiones, chaque sac nasal, qui commence à être utilisé pour la respiration, s'ouvre à l'extérieur au-dessus de la lèvre supérieure par un orifice nasal externe et, à la voûte de la cavité buccale, par un orifice nasal interne ou choane. Le sac lui-même a, chez l'adulte, une structure relativement compliquée. Son développement offre certaines particularités aberrantes et assez difficiles à interpréter ; il est bien connu, grâce aux recherches anciennes de Born, O. Seydel, Burckhardt, Brauer et à celles, plus récentes, de Hinsberg.

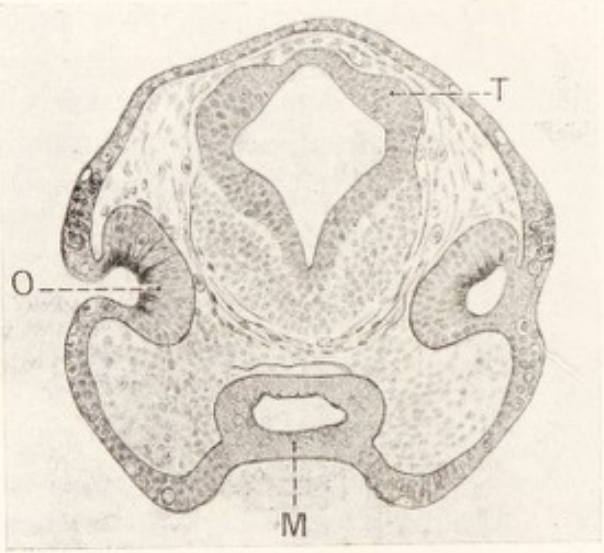


Figure 381. — Embryon de grenouille rousse. Coupe de la région olfactive (d'après Hinsberg). *M*, membrane pharyngienne ; *O*, fossette olfactive ; *T*, télencéphale.

Comme partout, la placode olfactive est précoce, paire et a sa position habituelle ; elle est située sur le côté de la bouche, le long des parois latérales de la tête (fig. 381), juste au

devant et au-dessous de l'ébauche cristallinienne, à laquelle elle est unie par un pont d'épiblaste épaissi dont l'existence est éphémère. Elle se présente au début comme un épaississement lenticulaire du feuillet sensoriel dont la couche de revêtement ne tarde pas à disparaître. Elle se déprime alors en fossette de plus en plus profonde (fig. 381), entraînant avec elle, pour former le vestibule, les parties voisines de l'épiblaste banal.

Mais chez les Amphibiens, il n'y a pas de stomodæum, même rudimentaire, pas de projection appréciable de la lèvre supérieure en un museau, pas de déplacement secondaire du sac olfactif ; la cavité buccale définitive est presque tout entière hypoblastique, tout reste en place et évoluera sur

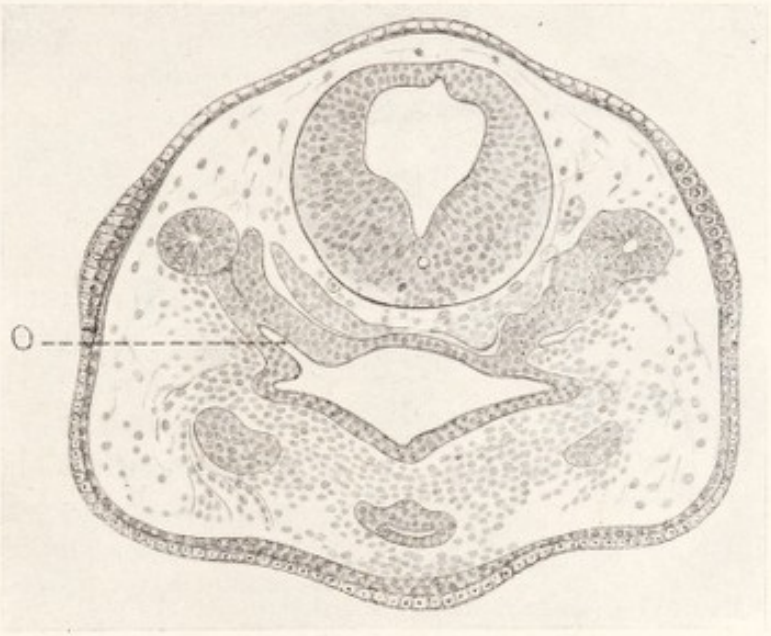


Figure 382. — Embryon de grenouille rousse. Région olfactive (d'après Hinsberg). *O*, ouverture du sac olfactif dans la cavité buccale.

place. C'est à ce fait sans doute, que sont dues les particularités qu'il nous reste à faire connaître.

La placode olfactive — à droite comme à gauche — s'invagine dans la profondeur, en se dirigeant en arrière et en dedans. Son fond, épais et convexe, dépassant la région de la membrane pharyngienne, s'applique contre l'hypoblaste de la voûte de l'intestin buccal et se soude à lui (fig. 382) ; puis les épithélium en contact se résorbent et le canal nasal s'ouvre dans la bouche, assez loin derrière les lèvres (fig. 383). Ainsi se constituent les choanes postérieurs.

Les Amphibiens sont les seuls Vertébrés dont le canal olfactif s'unisse à l'hypoblaste et dont le palais se forme dans la partie de la cavité buccale délimitée par le feuillet interne : il n'est donc pas morphologiquement homologue à celui des Dipneustes et des Amniotes. L'absence totale de stomodæum a complètement modifié le développement et l'a dirigé suivant des voies nouvelles et aberrantes ; ce fait est très intéressant et sa portée, au point de vue de l'embryologie générale, est loin d'être négligeable.

Entre la narine et le choane, le canal nasal subit au cours du développement ultérieur, des modifications lentes et assez compliquées. Il se dilate dans sa partie moyenne, dont l'épithélium sensoriel, épais et stratifié, occupe la voûte et les parties voisines des parois latérales (Burckhardt). La région inférieure de la paroi interne se renfle en un cul-de-sac (cul-de-sac inférieur de Born) qui entraîne avec lui la partie voisine du revêtement sensoriel. Chez les Urodèles, l'aplatissement de la tête provoque un mouvement de torsion de la narine et de toute la partie avoisinante de l'organe olfactif, grâce auquel son pourtour inférieur est reporté en dehors ; ainsi le cul-de-sac inférieur, interne au début, devient externe. Semblable torsion ne se produit ni chez les Anoures, ni chez les Gymnophiones. Ce cul-de-sac est très probablement l'homologue de l'organe de Jacobson des Amniotes ; sa topographie est la même, son mode de formation également. Quant à sa signification fonctionnelle, elle est encore inconnue et ses rapports avec le nerf terminal restent douteux.

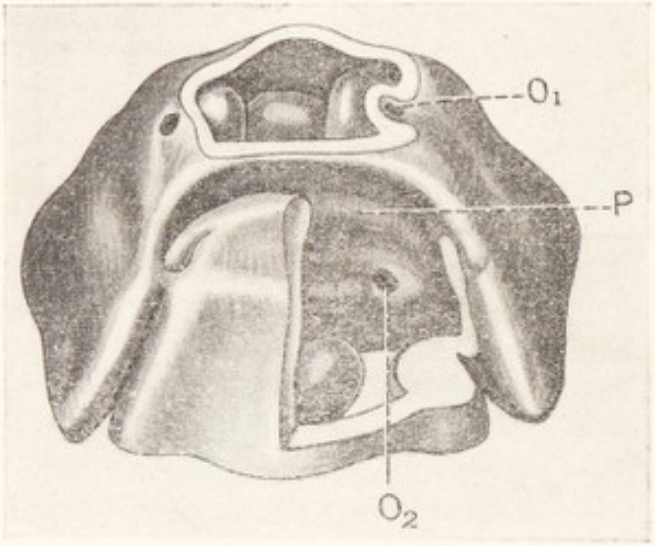


Figure 383. — Modèle de la tête d'une larve de triton, la moitié gauche du plancher de la bouche a été enlevée (d'après Hinsberg). O_1, O_2, orifices du canal nasal ; *P*, palais.

Dans la suite du développement l'organe olfactif, surtout chez les Anoures, envoie d'autres diverticules encore, mais la plupart sont de simples glandes dont le produit se déverse à la surface de la muqueuse et la lubréfie. Nous ne pouvons entrer dans l'examen détaillé de ces complications.

L'apparition de glandes dans l'appareil olfactif est caractéristique des Vertébrés à respiration aérienne. Elles apparaissent pour la première fois chez les Dipneustes, mais font totalement défaut chez tous les Poissons où le sac olfactif est constamment balayé par un courant d'eau.

Amniotes. — Chez les Amniotes et surtout chez les Mammifères, où la fonction respiratoire des fosses nasales atteint son apogée, il est impossible d'en séparer la description de celle de la cavité buccale. Dans leur extension, en effet, les fosses nasales accaparent une partie plus ou moins grande du stomodæum et de plus, les changements qu'elles subissent ou qu'elles font subir aux régions voisines, au cours de leur développement, jouent un rôle considérable dans le modelage de la face.

Nous allons donc exposer, dans une description d'ensemble, en même temps que la formation de l'organe olfactif, celle de la bouche, des lèvres et des maxillaires. Nous nous appuierons à cet effet sur les nombreux travaux

qui ont contribué à élucider la plupart des points importants (His, Born, Hochstetter, Keibel, Peter, Inouye, C. Rabl, etc.).

La placode olfactive apparaît, chez les Amniotes comme dans les autres groupes, au sein de l'épiblaste qui longe les parois latérales du prosencéphale, au devant et au-dessous du cristallin (fig. 384). Elle ne tarde pas à se déprimer en une fossette dont la lèvre externe, en s'abaissant, devient rapidement inférieure et se place, comme l'interne, à la voûte du stomodæum (fig. 385). C'est du fond de la fossette que partent les traînées de cellules qui préludent à la formation des nerfs olfactifs.

Pour avoir une idée exacte des changements qui vont se produire, il est

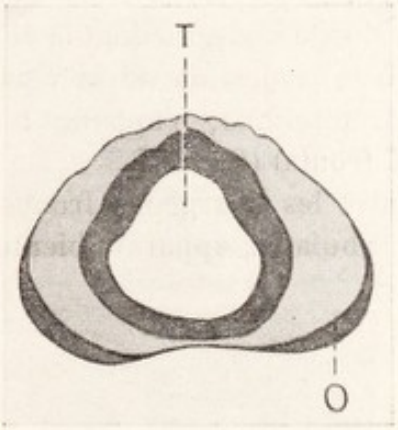


Figure 384. — Embryon humain. Région olfactive (d'après Keibel et Elze). *O*, placode olfactive ; *T*, télencéphale.

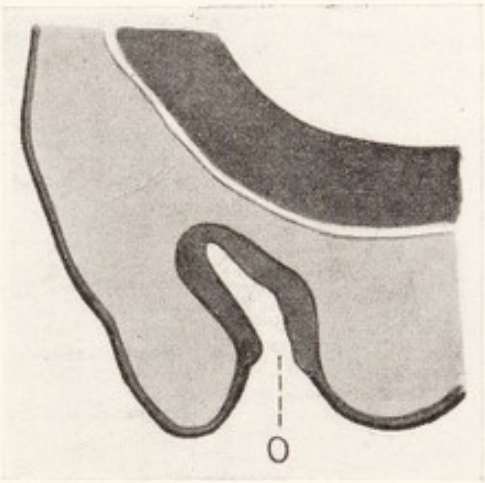


Figure 385. — Embryon de Poulet. Région olfactive (d'après Peter). *O*, fossette olfactive.

indispensable de revenir, avec quelque détail, sur le stomodæum, sa composition et son évolution.

DÉVELOPPEMENT DU STOMODÆUM. MODELAGE DE LA FACE. PALAIS ANTÉRIEUR

Tant chez les Reptiles que chez les Oiseaux et les Mammifères, la courbure nuchale est très accusée et le télencéphale, dans son accroissement, refoulant devant lui l'épiblaste de revêtement, fait en avant et en bas une saillie de plus en plus marquée, qui dépasse la membrane pharyngienne et l'ébauche hypophysaire, et les surplombe (fig. 246, 386). L'épiblaste qui revêt cette saillie forme la voûte du stomodæum.

D'autre part, derrière le pourtour postérieur de la membrane pharyngienne, le champ mésobranchial, soulevé par la saillie du cœur et du péricarde limite en arrière le stomodæum et lui fait une sorte de plancher (fig. 246).

Mais la conformation du stomodæum se modifie quand apparaissent les fentes viscérales et surtout quand les arcs qui les séparent deviennent sail-

lants et visibles extérieurement (fig. 386). L'arc mandibulaire, épais, arrondi, se soulève le long du pourtour postérieur de la membrane pharyngienne et vient, au devant de la saillie cardiaque, se terminer dans le plan médian, à courte distance de son congénère du côté opposé. Bientôt, d'ailleurs, les deux arcs se confondent et une simple raînure persiste comme trace de leur dualité primitive (fig. 387, 388). Les arcs mandibulaires forment donc à l'orifice stomodæal une épaisse lèvre inférieure, placée en regard de la voûte ; la membrane pharyngienne, en train de se résorber à ce stade est au fond d'une sorte de large vestibule (stomodæum) et est cachée par les lèvres qui le délimitent. On donne habituellement, à l'arc mandibulaire, en raison même de ces rapports, le nom de bourgeon mandibulaire ou maxillaire inférieur. Il constitue le plancher du stomodæum dont la voûte, due à la projection de la vésicule télencéphalique, s'appelle bourgeon frontal (fig. 387).

Entre les bourgeons frontal et mandibulaire, apparaît bientôt le

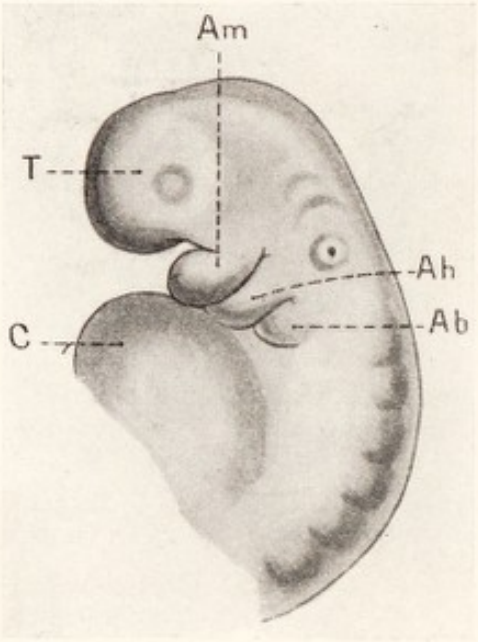


Figure 386. — Embryon humain (d'après C. Rabl). *Am*, *Ah*, *Ab*, arcs mandibulaire, hyoïdien et premier branchial ; *C*, cœur ; *T*, télencéphale.

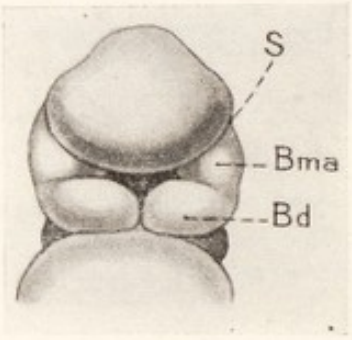


Figure 387. — Embryon humain de la fig. 386, vu de face (d'après C. Rabl). *Bma*, bourgeon maxillaire ; *Bd*, bourgeon mandibulaire ; *S*, sillon oculo-stomodaeal.

bourgeon maxillaire qui n'est, au début, qu'un tubercule né sur le bourgeon mandibulaire (fig. 387). Très court d'abord il forme au stomodæum une paroi latérale, à droite et à gauche. Une gouttière, oblique en haut et en dehors, le sépare du bourgeon frontal et se termine au pourtour inférieur de l'ébauche oculaire, là où, plus tard, seront les paupières et la conjonctive. On peut l'appeler gouttière oculo-stomodæale (fig. 388). De son fond part une crête épithéliale qui s'isolera en un cordon, bientôt creusé en un canal : le canal lacrymo-nasal.

Au stade qui vient d'être décrit, le stomodæum est donc une fente étalée transversalement, limitée en haut par le bourgeon frontal très proéminent, en bas par le bourgeon mandibulaire, latéralement par les bourgeons maxillaires. Son fond est occupé par l'orifice bucco-pharyngien, encore garni de restes de la membrane de ce nom.

La présence des fossettes olfactives va amener de nouvelles complications. Elles sont en effet, par leur développement propre et par l'abaissement de leur lèvre externe (comparer fig. 384 et 385), déplacées vers le stomodæum dont elles occupent la voûte. Chacune d'elles, à ce moment (fig. 389), est une profonde gouttière enfoncée dans le mésenchyme, s'ouvrant en bas par une fente allongée d'avant en arrière : la disposition est tout à fait analogue à celle des Dipneustes (comparer fig. 379 et 389). La situation actuelle des fentes olfactives sur le bourgeon frontal, a pour résultat de découper ce dernier, de chaque côté du plan médian, en deux bourgeons secondaires, nasal interne et nasal externe (Peter), qui ne sont en réalité que les lèvres latérales des fentes olfactives.

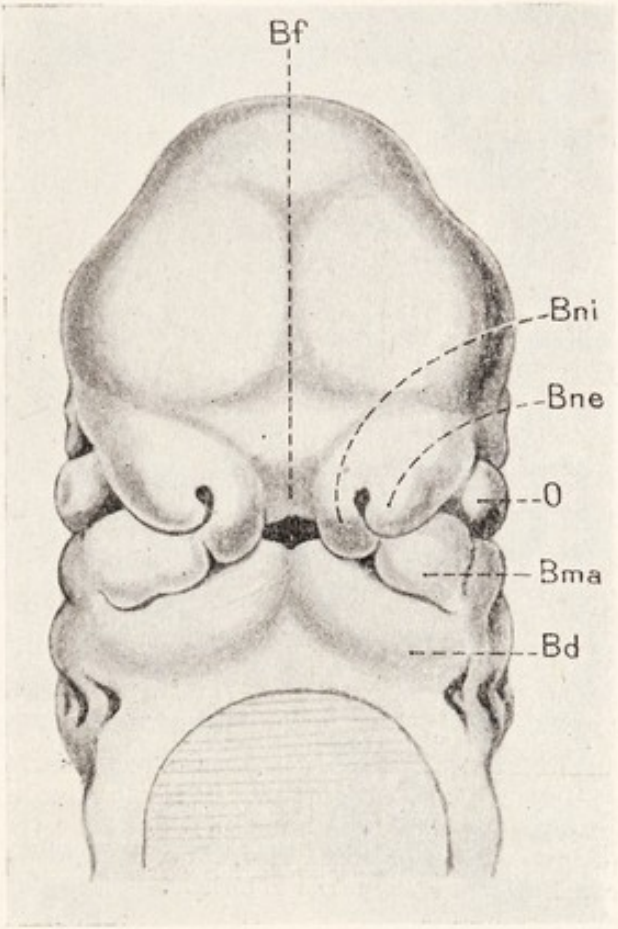


Figure 388. — Embryon humain (d'après C. Rabl). *Bm*, *Bd*, comme fig. 387 ; *Bni*, *Bne*, bourgeons nasaux interne et externe ; *Bf*, bourgeon frontal ; *O*, œil.

Dans la suite, la gouttière olfactive s'étend d'avant en arrière et s'approfondit encore ; la fente par laquelle elle communique avec le stomodæum s'allonge, puis à un moment quelque peu variable suivant les groupes et même les espèces, cette fente commence à se fermer de la façon suivante : de chaque côté, le bourgeon maxillaire se développe de dehors en dedans, passant au-dessus du bourgeon mandibulaire ; il se confond d'abord avec le bourgeon nasal externe (fig. 389) ; puis continuant son trajet, il se soude au bourgeon nasal interne, en fermant, par le fait même, la fente olfactive (comparer fig. 389 et 391). Mais cette soudure n'est pas

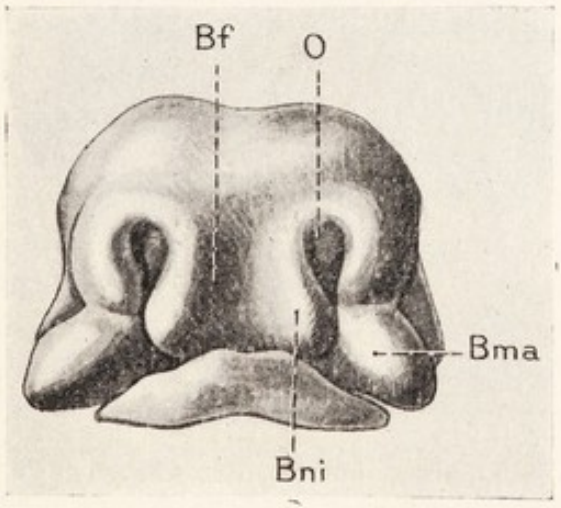


Figure 389. — Embryon humain (d'après Peter). Même légende que fig. 388. *O*, gouttière olfactive.

complète, car elle respecte les deux extrémités de la fente ; celles ci ne sont plus dès lors que les orifices d'entrée et de sortie d'un canal olfactif qui n'est que la gouttière des jeunes stades, fermée en son milieu par coalescence de ses lèvres (fig. 391). L'orifice d'entrée deviendra la narine, l'orifice de sortie est le choane primaire ; entre les deux, le fond du canal olfactif est séparé du stomodæum par une lame de mésenchyme tapissée d'épiblaste sur ses deux faces, que l'on appelle palais primaire. Cette dénomination est pourtant défectueuse ; les Amphibiens seuls possèdent un vrai palais primaire ; chez les Amniotes il vaudrait mieux appeler palais antérieur ou incisif le septum bucco-nasal dû au fusionnement des bourgeons maxillaire et nasal interne.

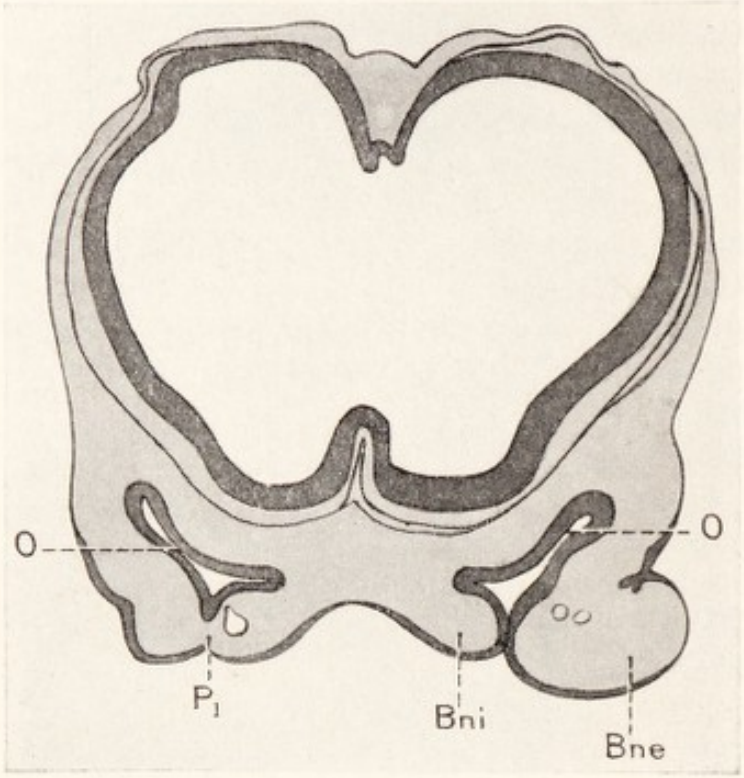


Figure 390. — Embryon humain. Coupe de la région olfactive (d'après Keibel et Elze). *Bni, Bne,* bourgeons nasaux ; *O,* canal olfactif ; P_1, palais antérieur.

Chez les Reptiles et les Oiseaux, le développement se déroule exactement tel qu'il vient d'être décrit. Chez les Mammifères, on observe une légère variante (Hochstetter, Peter), dont l'importance est d'ailleurs toute secondaire. La fermeture de la fente olfactive est plus complète, va jusque et y compris le choane ; seulement à ce niveau elle se borne à un accolement puis à une soudure des

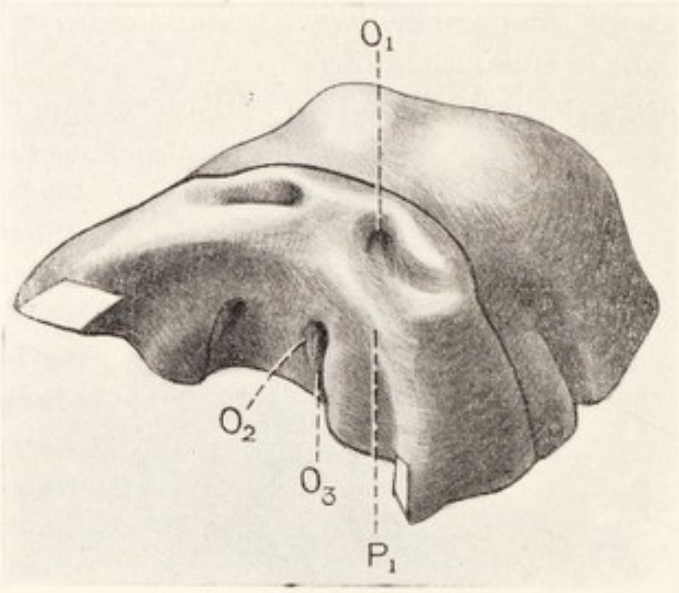


Figure 391. — Embryon humain. Reconstruction de la région olfactive (d'après Peter). O_1, O_2, orifices olfactifs antérieur et postérieur (choane primaire). O_3, gouttière olfactive à la voûte stomodaeale ; P_1, palais antérieur.

épithéliums de revêtement des bourgeons maxillaire et nasal (fig. 390 à droite), tandis que dans le palais l'épithélium se résorbe et les axes mésenchymateux se confondent (fig. 390 à gauche). Le choane n'est donc jamais obturé que par un pont épithélial ; celui-ci s'étire bientôt en une mince lamelle qui se résorbe complètement (lamelle bucco-nasale de Hochstetter) et les dispositions deviennent exactement les mêmes que chez les autres Amniotes.

FORMATION DU PALAIS POSTÉRIEUR ET DES CHOANES DÉFINITIFS. ACHÈVEMENT DES FOSSES NASALES

Au stade où nous en sommes arrivés, les narines et la lèvre supérieure ou maxillaire, le palais antérieur, les choanes primaires et la lèvre inférieure ou mandibulaire sont constitués. Le modelage de la face est ébauché et les parties n'ont plus guère qu'à croître pour qu'apparaisse sa conformation définitive (comparer fig. 387 à 392).



Figure 392. — Embryon humain (d'après Retzius).

A la voûte du stomodæum, devenu maintenant la cavité buccale, les choanes primaires vont cependant reculer jusqu'à occuper leur situation définitive. Chez les Reptiles et les Oiseaux, cela se fait très simplement ; le palais antérieur s'allonge d'avant en arrière par accroissement propre, mais jamais dans de très notables proportions. Au delà des choanes, le canal olfactif qui s'est étendu lui aussi, se prolonge encore sous forme d'une simple gouttière creusée dans la voûte stomodæale et qui va en s'affaissant vers le pharynx pour disparaître avant d'y atteindre. Sa lèvre externe, plus saillante que l'interne, affecte la forme d'une crête qui se nivelle peu à peu. Telle est la disposition réalisée encore chez l'adulte.

Chez les Mammifères, le palais primaire se complique d'un palais postérieur et les choanes reculent jusqu'au méat naso-pharyngien : c'est ce qui reste à examiner.

Au delà des choanes primaires, les gouttières olfactives, profondément engagées dans l'épaisseur de la voûte stomodæale, continuent de s'étendre longuement, jusqu'à ce qu'elles aient atteint le voisinage du pédicule hypophysaire qui marque à peu près la place qu'occupait la membrane pharyngienne (fig. 396). Dans toute cette étendue, elles s'ouvrent dans le stomodæum par deux fentes étroites et allongées, à droite et à gauche de la ligne médiane. Les gouttières sont séparées l'une de l'autre par un septum (fig. 391, 393) qui en avant, dans la région du palais antérieur, se continue directement dans la cloison de séparation des deux canaux nasaux.

Longtemps ces dispositions ne se modifient que par la croissance interstitielle des parties ; le palais postérieur ne se forme que lentement, probable-

ment en raison de l'obstacle mécanique qu'y apporte la langue ; celle-ci en effet s'est développée au plancher de la bouche et y a fait rapidement une saillie considérable (fig. 393). Pourtant, les ébauches du palais postérieur existent à ces stades ; elles sont représentées par deux replis saillants — crêtes palatines — qui naissant de la face interne des bourrelets maxillaires, à partir des choanes, se dirigent en dedans vers le bord inférieur du septum interposé entre les deux gouttières olfactives. Mais dans ce trajet, elles viennent buter contre les faces latérales de la langue qui les arrête et les rejette en bas (fig. 394).

Plus tardivement, poursuivant leur croissance, elles se dégagent, reprennent leur orientation normale, passent sous les fentes olfactives et les ferment toutes deux en se fusionnant totalement entre elles et avec le bord inférieur du septum médian (fig. 395). Longtemps il reste, comme vestiges de cette soudure, des nodules épithéliaux disséminés dans le tissu conjonctif (perles épithéliales de Leboucq). Ainsi se forme le palais postérieur et la voûte définitive de la cavité buccale. La fermeture commence aux choanes primaires et progresse régulièrement d'avant en arrière pour s'arrêter aux choanes définitifs. Au point d'union des palais antérieur et postérieur persiste un canal épithélial mettant en continuité les fosses nasales avec la cavité buccale : c'est le canal de Stenson ou canal incisif. Chez l'Homme, il s'oblitère et ne livre plus passage qu'à une artériole et à un nerf.

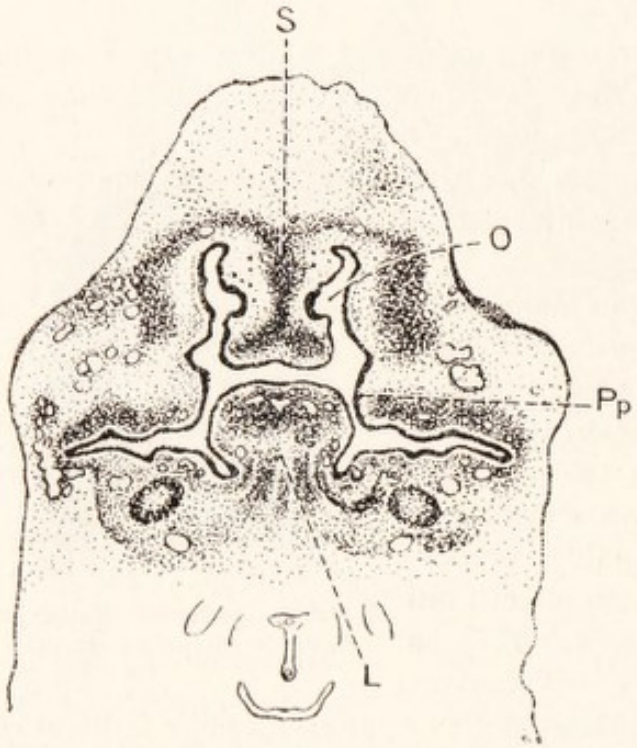


Figure 393. — Embryon humain. Coupe verticale de la bouche (d'après Keibel et Elze). *L*, langue ; *O*, gouttières olfactives ; *Pp*, bourgeons palatins ; *S*, septum.

Quand le palais est achevé, l'ossification du crâne, des fosses nasales, de la bouche, a commencé depuis longtemps (fig. 395) ; il s'ossifie lui-même dans la plus grande partie de son étendue, mais ce qu'on appelle en anatomie le voile du palais a la même origine embryologique que le palais osseux.

Rappelons enfin que les fosses nasales tout entières, des narines au méat naso-pharyngien, se sont formées à la voûte stomodæale ; leur épithélium, aussi bien dans ses portions respiratoire et vestibulaire qu'olfactive, est de l'épiblaste tout comme le revêtement de la voûte buccale définitive. Il est impossible de préciser exactement chez l'adulte l'endroit ou s'ouvrait, chez l'embryon, la membrane pharyngienne, point de continuité de l'épiblaste

dans l'hypoplaste. Ce qu'on peut affirmer, c'est qu'il est au delà du méat naso-pharyngien et de l'isthme du gosier.

Pendant que se forme le palais, les canaux olfactifs et les gouttières qui les continuent se compliquent et poursuivent leur développement. L'orifice des narines prend son aspect définitif. Pendant une longue période, il est le siège d'un processus curieux ; il s'obture, en même temps que la partie voisine du vestibule, par une prolifération de son épithélium qui les comble d'un

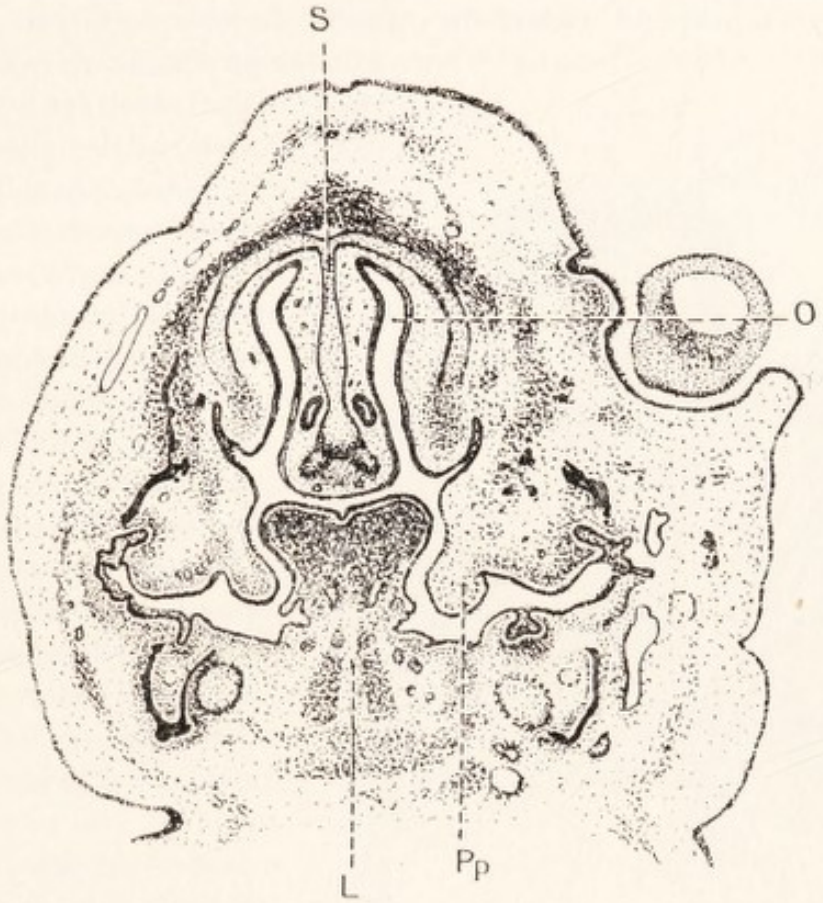


Figure 394. — Embryon humain. Coupe verticale de la région olfactive (d'après Keibel et Elze). Même légende que fig. 393.

véritable bouchon. Bien avant la naissance, la perméabilité se rétablit par dégénérescence sur place des éléments de ce bouchon (Branca).

Dans les fosses nasales proprement dites, l'épithelium olfactif siège à la voûte et à la paroi interne jusque près du palais. Dans la paroi externe il descend beaucoup moins bas et le revêtement général est d'épiblaste ordinaire ; c'est là que vient s'ouvrir le canal lacrymo-nasal et qu'apparaissent les premières glandes de Bowmann.

L'organe de Jacobson (voméro-nasal), se retrouve chez les embryons de la plupart des Amniotes, bien qu'il fasse défaut chez les Reptiles aquatiques, la plupart des Oiseaux et, parmi les Mammifères, chez les Primates adultes. C'est une évagination en cul-de-sac de la paroi interne de la gouttière olfactive, se produisant au niveau des choanes primaires, contre le bord du palais antérieur (fig. 394) ; on le trouve par conséquent, plus tard au niveau du canal incisif. Sa structure est nettement sensorielle et il est innervé par un

nerf voméro-nasal qui n'est qu'un rameau spécial des nerfs olfactifs, et n'a probablement que des relations d'ordre topographique avec le nerf terminal de Locy. Celui-ci, dont la signification est encore incertaine et le développement obscur, se rend dans la peau et la muqueuse des narines (Cf. Johnston, Brookover, Van Wijhe, Dalcq).

Nous ne dirons qu'un mot des cavités pneumatiques des fosses nasales et des cornets. Les premières sont dues à des culs-de-sac de l'épithélium, larges et profonds, qui s'engagent, comme le feraient des ébauches glandulaires, dans le mésenchyme, jusqu'au contact du squelette en voie de formation. Là l'os se résorbe devant eux et il s'y creuse des loges qui deviennent les sinus (Lurge).

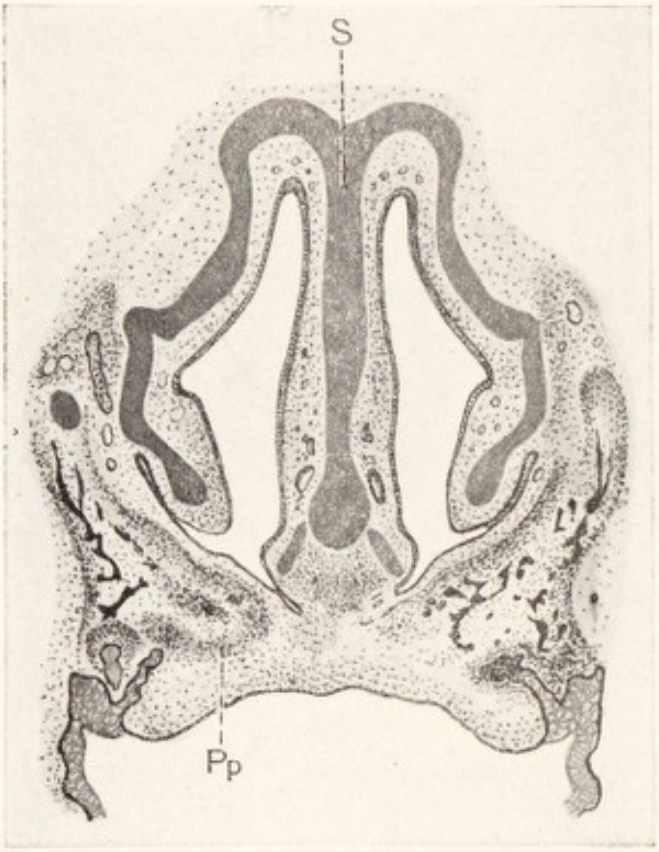


Figure 395. — Embryon humain. Coupe verticale des fosses nasales et du palais postérieur (*Pp*) (d'après Keibel). *S*, septum.

Quant aux cornets, ils sont très variables selon les groupes et même les espèces ; leur étude est du domaine de l'anatomie comparée plus que de l'embryologie. Il en est d'olfactifs et de respiratoires mais tel d'entre eux, respiratoire chez l'Homme par exemple, pourra être sensoriel chez un autre Mammifère où le sens de l'odorat est plus développé. Les cornets ethmoïdaux sont olfactifs partout ; ils naissent de la partie supérieure de la paroi interne des fosses nasales, leur situation définitive sur la paroi externe résulte d'un déplacement secondaire (Peter).

Bec de lièvre, gueule de loup. — Ce sont deux anomalies relativement fréquentes, la première surtout. Le bec de lièvre consiste dans l'absence de formation du palais antérieur ; les bourrelets maxillaire et nasal interne restent écartés l'un de l'autre. Cette malformation peut être bilatérale ou unilatérale, totale ou partielle ; dans ce dernier cas la lèvre seule est fendue ; si elle est totale la fente entame la partie incisive du palais osseux.

La gueule de loup (diastase palatine), est plus rare. Elle consiste en ce que le palais postérieur reste incomplet : les crêtes palatines ne se sont pas soudées entre elles et avec le septum médian. Les fosses nasales s'ouvrent donc dans la cavité buccale par une fente longitudinale et médiane. Mais elle peut affecter divers degrés : l'une ou l'autre des deux crêtes palatines peut avoir évolué normalement ; la gueule de loup est alors unilatérale.

DÉVELOPPEMENT DE L'HYPOPHYSE

La portion glandulaire (buccale) de l'hypophyse est aussi un dérivé du stomodæum ; elle naît de la partie la plus reculée de sa voûte, juste au devant de la membrane pharyngienne (fig. 396). Elle est constante dans toute la série des Vertébrés, à partir des Cyclostomes. A son début, elle est une invagination pleine de l'épiblaste à laquelle, chez les Amphibiens et les Téléostéens, ne participe que la couche sensorielle (fig. 397) ; dans la suite, elle se creuse d'une lumière plus ou moins étendue. Toutefois, chez les Mammifères, le diverticule hypophysaire est creux dès qu'il apparaît et se présente alors comme une sorte de fossette, d'où le nom un peu oublié de poche de Rathke, que lui avaient donné les anciens embryologistes. Partout, il s'insinue sous la voûte du télencéphale et la commissure des somites prémandibulaires et se trouve plus tard dans le mésenchyme qui provient de la dislocation de cette commissure ; il va ainsi, longeant le fond du pharynx, à la rencontre de l'extrémité antérieure de la chorde dorsale.

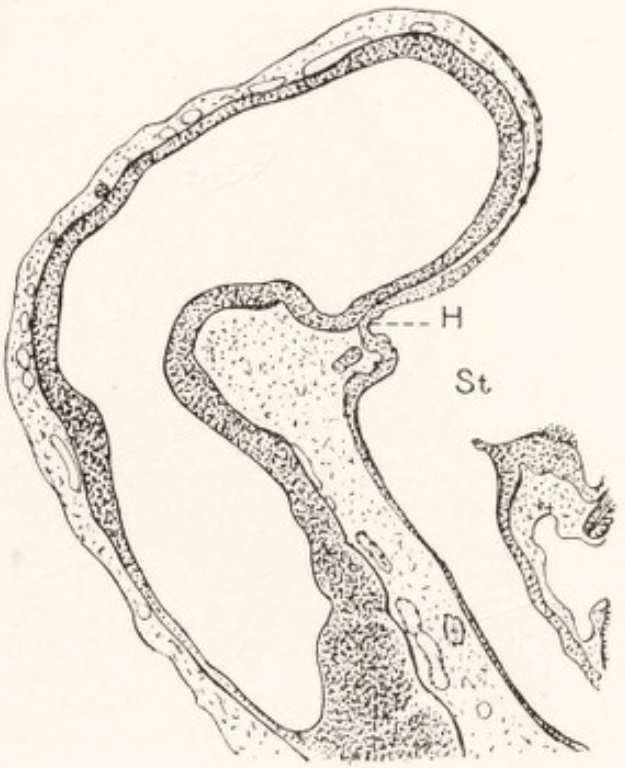


Figure 396. — Embryon de lapin. Coupe sagittale de la tête (d'après W. J. Atwell). *H*, Hypophyse ; *S*, stomodæum.

On a cru longtemps son évolution ultérieure très simple : le cul-de-sac épiblastique, renflé à son extrémité aveugle, viendrait s'appliquer contre le lobe nerveux, renflement de l'extrémité distale de l'Infundibulum diencéphalique. Puis, s'isolant complètement du stomodæum, il se transformerait en une masse épithéliale pleine, une glande à sécrétion interne. Une petite dépression de la voûte bucco-pharyngienne resterait comme trace de son origine et marquerait ainsi l'emplacement de la membrane pharyngienne des jeunes stades.

Si beaucoup de ces faits sont restés exacts, et notamment les derniers, des travaux plus récents ont montré que le développement n'est pas aussi simple. D'ailleurs la question de l'hypophyse s'est complètement transformée dans ces dernières années. On n'y avait vu qu'un organe rudimentaire, un vestige ancestral ; or, il est bien démontré et depuis assez longtemps déjà (Bela Haller), que l'hypophyse, surtout dans sa portion glandulaire, est plus volumineuse, plus compliquée chez les Vertébrés supérieurs que chez les

Poissons et qu'à aucun moment de son évolution elle ne montre de tendance à la régression. Enfin, son importance au point de vue physiologique et pathologique n'est plus mise en doute par personne.

Déjà chez les Poissons, mais bien plus encore à partir des Amphibiens, sa structure histologique est très compliquée et surtout n'est pas uniforme dans toutes ses parties : l'organe se compose de lobes plus ou moins bien délimités, et dont la fonction ne paraît pas être la même. Pour ces raisons, l'hypophyse glandulaire a fait l'objet d'un bon nombre de travaux récents, portant non seulement sur sa structure, mais aussi sur son développement et son organogénèse (Gaupp, Saint-Rémy, A. Weber, Joris, Valenti, Bolk, Wœrde-

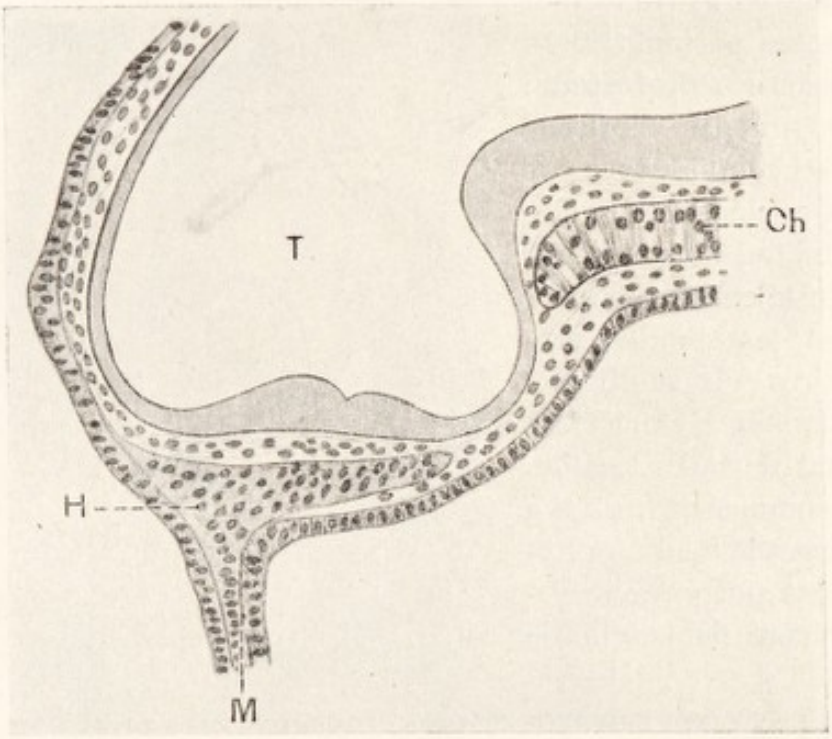


Figure 397. — Embryon de grenouille. Coupe sagittale (d'après Corning). *H*, hypophyse ; *M*, membrane pharyngienne ; *Ch*, chorde ; *T*, télencéphale.

man, Salvi, Reighard et Mast, Smith, Tilney, Baumgartner, Bruni, Miss Parker, Atwell, etc.).

A l'heure actuelle, on s'accorde avec F. Tilney à reconnaître, dans l'hypophyse des Amniotes — et l'on peut y ajouter les Amphibiens (Atwell) — les composants suivants : la portion neurale ou lobe postérieur des anciens auteurs, issue de l'Infundibulum, et la portion buccale ou lobe glandulaire ; celle-ci se décompose elle-même en deux parties : proximale ou juxtaneurale et distale ou lobe antérieur proprement dit. La première, reconnue depuis peu (Bolk, Tilney, Joris), est en contact intime avec la région infundibulaire du cerveau, sur laquelle elle s'étale en nappe ; topographiquement on doit y reconnaître deux zones distinctes : tuberculaire, en rapport étroit avec le Tuber cinereum et infundibulaire ou intermédiaire (lobule de la tige de Joris ?), appliquée sur l'Infundibulum, et qui n'est en réalité qu'une couche épithé-

liale interposée entre la substance nerveuse et ce qui reste de la cavité d'invagination hypophysaire primitive (fig. 398).

Tel est l'organe adulte ; il nous reste à retracer les principales étapes de son développement.

Rappelons tout d'abord que l'extrémité antérieure de la chorde n'a que des rapports de voisinage avec l'hypophyse, que les connexions qui peuvent s'établir entre elles (Wœrdeman) sont secondaires, inconstantes, et ne consistent qu'en des contacts plus ou moins intimes ; elles sont du même ordre que celles décrites par J. P. Tourneux, notamment, mais à des stades trop

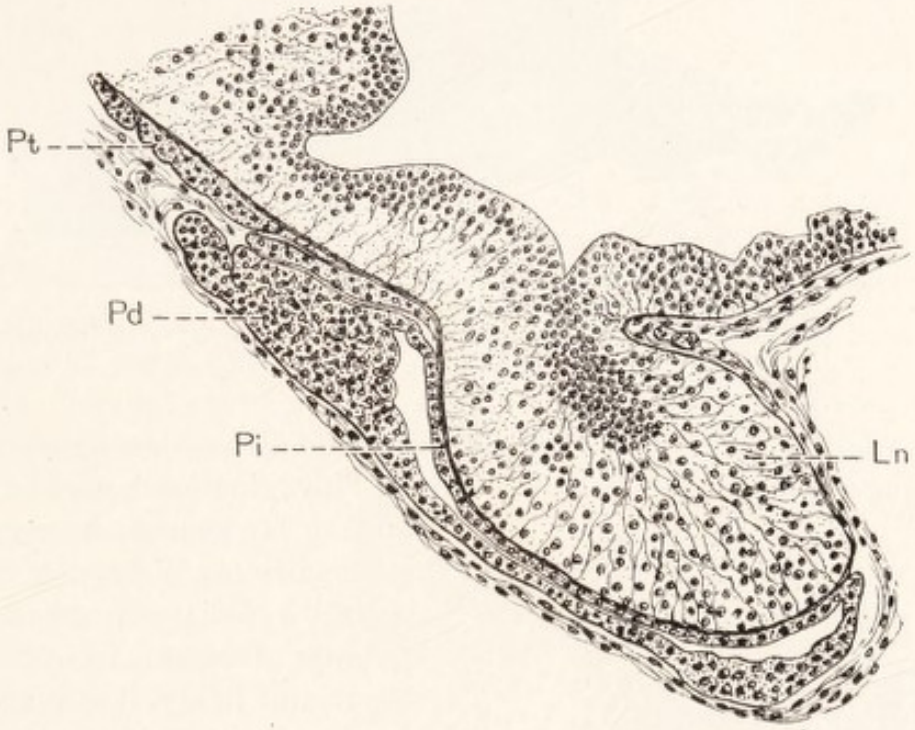


Figure 398. — Embryon de Dasyurus viverrinus. Coupe sagittale de l'hypophyse (d'après Parker). *Ln*, lobe nerveux ; *Pt*, portion tuberculaire ; *Pi*, portion infundibulaire ; *Pd*, portion distale.

avancés pour impliquer des relations génétiques quelconques. Dans cet étroit espace où convergent le fond du diverticule hypophysaire, le fond de l'intestin pharyngien (poche de Seessel), le pédicule d'union des somites prémandibulaires et la chorde dorsale, les limites des organes sont souvent confuses sur les coupes microscopiques et les erreurs d'interprétation aisées.

L'invagination hypophysaire (poche de Rathke) est donc, comme il est dit plus haut, un plissement de l'épiblaste siégeant juste au devant du pourtour cranial de la membrane pharyngienne (fig. 396 et 249). Amia calva, est la seule exception connue à cette situation topographique (Reighard et Mast) ; chez cette espèce elle est rejetée beaucoup en avant, à cause de l'organe adhésif qui s'interpose entre elle et la membrane pharyngienne.

Le petit tube primitif se développe, se dilate à son extrémité distale, et se transforme en un sac à parois d'épithélium cylindrique. On a signalé il y a déjà longtemps que, chez les Reptiles, ce sac était en réalité trifurqué, c'est-à-dire formé de trois lobes, un médian et deux latéraux, unis par un canali-

cule commun à la voûte stomodacale (Gaupp). Chez les Chéiroptères, il est également trilobé (A. Weber) quoique sous une forme un peu différente (fig. 399) et d'ailleurs éphémère. Le même aspect en feuille de trèfle a été



Figure 399. — Embryon de minioptère. Ebauche hypophysaire trifoliée (d'après A. Weber).

observé chez les Sélaciens (Baumgartner). Cette disposition ne signifie nullement que la première ébauche soit triple : l'invagination première est unique et la lobulation sans doute secondaire (A. Weber).

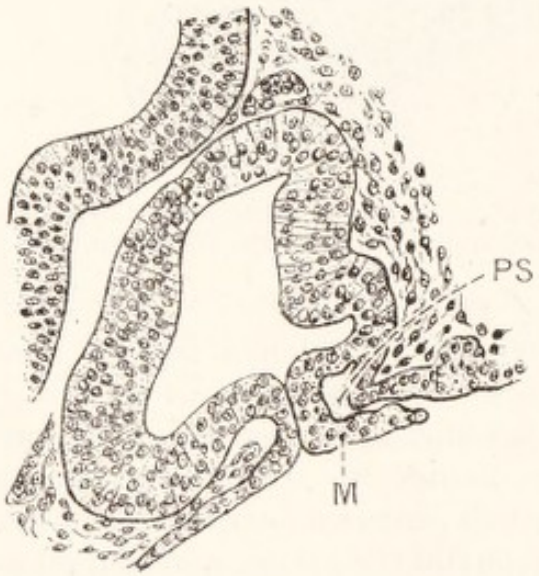


Figure 400. — Embryon de Trichosurus vulpecula. Ebauche hypophysaire (d'après Parker). *M*, reste de membrane pharyngienne ; *PS*, poche de Seessel.

Mais à côté de ce détail on en a reconnu d'autres, très remarquables. Saint-Rémy, il y a un certain nombre d'années déjà, avait observé dans l'hypoblaste de la poche de Seessel, qui n'est autre chose que le dernier vestige de l'intestin préoral, de petites poussées de prolifération d'où sortaient des traînées cellulaires étroitement appliquées sur le cul-de-sac hypophysaire.

Depuis lors, nombre d'auteurs ont confirmé ces observations, et moins prudents que Saint-Rémy, ont admis que la poche de Seessel intervenait, pour une part difficile d'ailleurs à déterminer, dans la composition de l'hypophyse (Valenti, Bruni, Wœrdeman, Miss Parker). S'il en est ainsi, cet organe devient un complexe épi-hypoblastique, comme l'est le thymus de certains Mammifères.

Mais il y a plus encore : pour certains auteurs (Wœrdeman et spécialement Bruni), outre les poches de Rathke et de Seessel, il y aurait encore deux

autres bourgeons hypophysaires : l'un épiblastique, stomodæal antérieur, l'autre hypoblastique, naissant d'un point compris entre les deux poches. Ce serait néanmoins toujours la poche de Rathke qui serait la source principale de l'hypophyse et il semblerait que, des Reptiles à l'Homme, la participation de l'ébauche épiblastique antérieure (à la poche de Rathke) irait en diminuant, tandis qu'augmenterait celle de la poche de Seessel.

On ne peut considérer une évolution aussi compliquée comme actuellement établie, d'autant plus qu'elle a été contestée (Baumgartner, Atwell et d'autres) et que la destinée propre de chacune de ces ébauches, leur rôle dans la constitution de l'organe total, sont interprétés différemment par les auteurs qui les ont observées.

Enfin, récemment, Miss Parker, dans une étude sur le développement des Marsupiaux, a décrit et figuré une série de faits qui tendent à montrer que le développement de l'hypophyse est d'une étonnante variabilité. Chez Dasyurus, la poche de Seessel s'efface totalement et ne joue aucun rôle : l'hypophyse se forme selon le schéma classique. Chez Trichosurus (fig. 400) elle est incorporée dans le canal pharyngo-hypophysaire, c'est-à-dire dans le pédicule qui unit le sac hypophysaire à la voûte du pharynx et on ne sait trop si elle s'atrophie comme lui ou si elle évolue en se confondant avec le reste de la glande. Enfin, chez Phascolarctos et Phascolomys (fig. 401) les deux poches sont incorporées dans l'ébauche hypophysaire, et la poche de Seessel, greffée sur le conduit pharyngo-hypophysaire, s'accroît, se développe et participe pour une part importante à l'édification de la glande définitive.

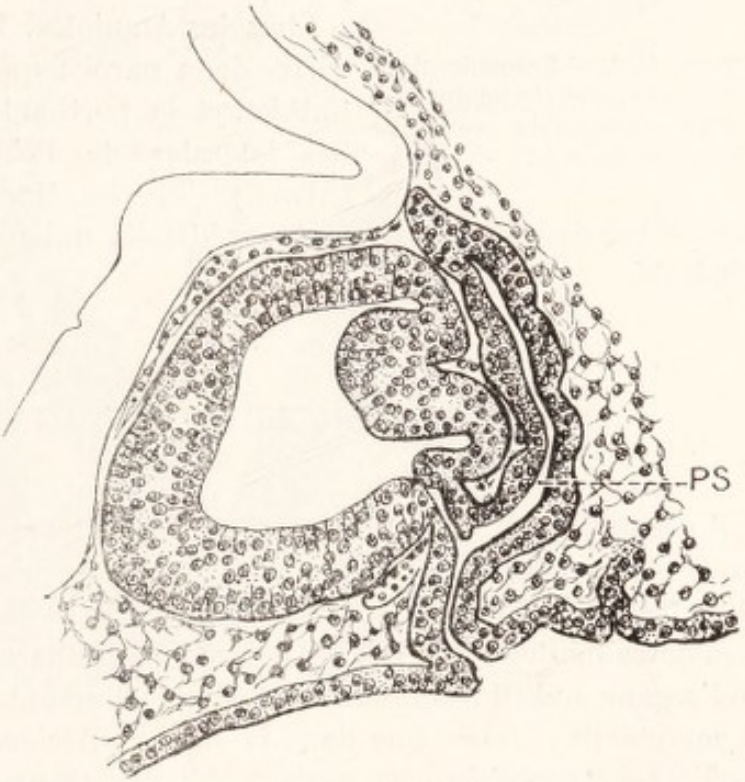


Figure 401. — Embryon de Phascolomys mitchelli. Ebauche hypophysaire (d'après Parker). *PS*, poche de Seessel.

Que conclure de tout cela, sinon que de nouvelles recherches sont encore nécessaires ? Il semble bien en tout cas, qu'aux points où deux feuillets aussi nettement différenciés que l'épiblaste et l'hypoblaste se continuent l'un dans l'autre, leurs propriétés respectives se fondent et se mélangent et que les corrélations de voisinage, seules, décident de leur destinée.

L'organogénèse et la lobulation définitive du sac hypophysaire sont assez compliquées et semble-t-il, assez variables. Chez les Amphibiens anoures (Atwell), le pédicule pharyngo-hypophysaire se rompt très tôt ; le corps de

l'organe prend la forme d'une lame aplatie (fig. 402) étalée transversalement, et dont le bord postérieur vient au contact de l'infundibulum. La partie moyenne de cette plaque deviendra le lobe antérieur proprement dit ou lobe distal de la nomenclature de Tilney. Son bord caudal épaissi en bourrelet et saillant en deux cornes latérales, donnera la portion infundibulaire; enfin ses angles antérieurs se développent aussi en deux cornes qui, après s'être détachées du reste, s'appliqueront sur le Tuber cinereum et seront la portion tuberculaire de l'organe.

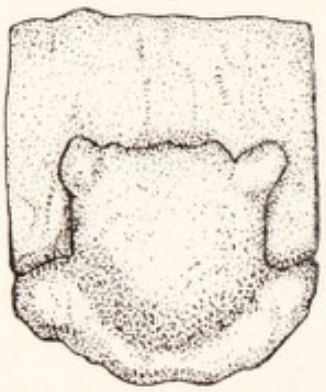


Figure 402. — Reconstruction de l'ébauche hypophysaire d'un embryon de grenouille (d'après Atwell).

Chez les Amniotes, la portion infundibulaire dérive de la paroi supéro-dorsale de la poche de Rathke, et la portion tuberculaire nait des parties latérales de l'ébauche trifoliée primaire (Atwell). Chez les Marsupiaux (Parker) l'évolution diffère de celle-ci par quelques détails qui n'en modifient pas l'allure générale.

DÉVELOPPEMENT DE L'ORGANE AUDITIF

Il est très compliqué, surtout chez les Vertébrés supérieurs, tant dans sa partie sensorielle que dans les annexes qui se forment autour de lui et qui, absentes chez les Sélaciens, prennent à partir des Vertébrés terrestres des caractères inattendus. Chez les Poissons, l'oreille ne se compose encore que de l'organe auditif proprement dit, dérivé d'une placode épiblastique et dont la complexité n'existe que dans la forme extérieure et la structure. Mais à partir des Amphibiens, et surtout chez les Amniotes, cet organe n'est plus qu'une partie de l'oreille, l'interne, et deux autres, externe et moyenne, s'y surajoutent, qui proviennent de la fente hyomandibulaire et du squelette des arcs qui le délimitent.

Mais ces connexions de l'oreille interne avec la première fente viscérale sont tout à fait secondaires, ontogénétiquement comme phylogénétiquement, et elles ne suffisent pas pour faire du tout un ensemble morphologique permettant une description unique. Ce chapitre sera donc consacré exclusivement à l'oreille interne, c'est-à-dire à l'organe percepteur proprement dit, et le développement des oreilles moyenne et externe sera traité plus tard, en même temps que l'évolution de l'appareil branchial.

Les premières phases de la placode auditive, de ses nerfs et de ses ganglions ont été décrites; elles sont les mêmes chez tous les Vertébrés et il est inutile d'y revenir.

Quand la placode s'est déprimée en fossette, puis agrandie en saccule, celui-ci commence à s'isoler de l'épiblaste par un étranglement qui, marchant

de bas en haut, ne le laisse plus communiquer avec l'extérieur que par un orifice étroit, siégeant en regard de son bord dorsal (fig. 403). Le sac auditif, formé d'épithélium cylindrique, est donc, à ce stade, appendu à l'épiblaste par un canalicule épithélial court.

Chez les Sélaciens, cette disposition très primitive persiste jusque chez l'adulte, avec cette modification que le canalicule d'union se transforme ultérieurement en un long tube ; mais celui-ci continue à s'ouvrir à l'extérieur.

Partout ailleurs, le pédicule d'union s'oblitère plus ou moins tôt selon les groupes, puis s'atrophie et le sac auditif devient une vésicule close de toutes parts, plongée dans le mésenchyme. Elle est allongée dans le sens

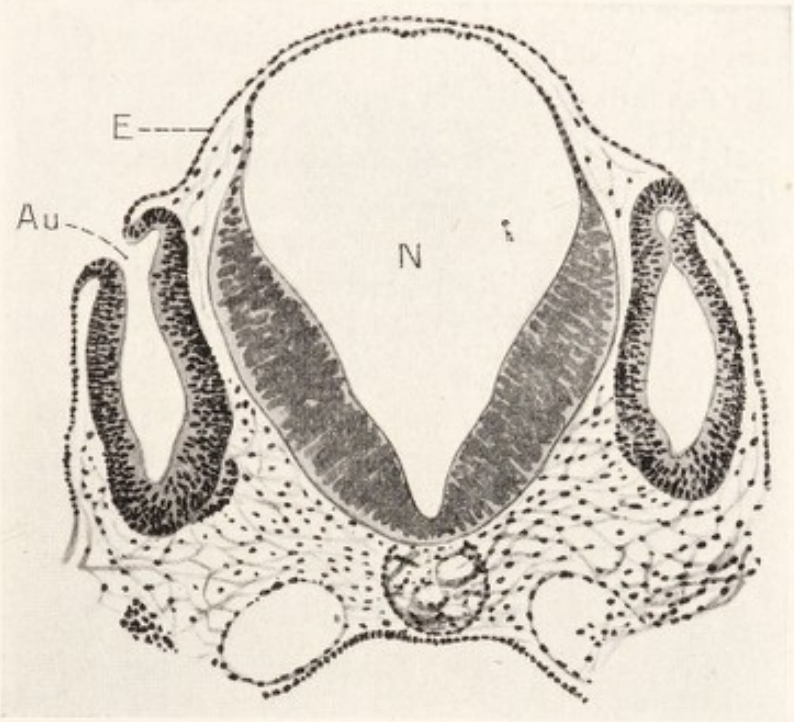


Figure 403. — Embryon de Torpedo ocellata. Ebauche auditive en saccule (*Au*) ; *E*, épiblaste, *N*, cerveau.

dorso-ventral, aplatie de dehors en dedans. On lui donne souvent le nom d'otocyste.

La première modification que subit l'otocyste dans tous les groupes supérieurs aux Sélaciens, consiste dans la formation du canal endolymphatique (Hasse) ; c'est le recessus du labyrinthe ou aqueduc du vestibule des anciens auteurs. On a contesté son existence chez les Ganoïdes et les Téléostéens (von Noorden, R. Krause) ; il y existe cependant, mais très court et rudimentaire (J. Wenig, Fineman).

Il apparaît comme une évagination en cul-de-sac de la paroi dorsale de la vésicule auditive (fig. 405), qui se développe en un long tube en se dirigeant vers le cerveau contre lequel il vient se terminer par un petit renflement (fig. 409). Il se détache très exactement du point d'où naissait le pédicule d'union de l'otocyste à l'épiblaste. Chez les Amphibiens, le canal endolymphatique semble être le prolongement direct de ce pédicule. Chez les

Reptiles et les Oiseaux (Fineman, Keibel), il n'en est pas exactement ainsi (schémas fig. 404), mais néanmoins le canal endolymphatique se présente comme un diverticule secondaire né du point de continuité de l'otocyste avec le pédicule épiblastique. Cette relation peut être aisément reconnue, même chez les Oiseaux, où l'isolement de l'otocyste est précoce, mais où un petit cône épithélial reste, pendant un certain temps encore, comme un vestige du pédicule. Chez les Mammifères ce point de repère fait complètement défaut.

Balfour, il y a de longues années, avait cru pouvoir établir l'homologie du canal endolymphatique et du tube qui, chez les Sélaciens, laisse l'otocyste en communication avec l'extérieur. Cette question a été discutée de nouveau dans ces derniers temps (Fineman, Perovic et Aust, Keibel) ; et il semble bien résulter des faits décrits que l'opinion de Balfour reste exacte : il importe en somme assez peu que le canal endolympha-

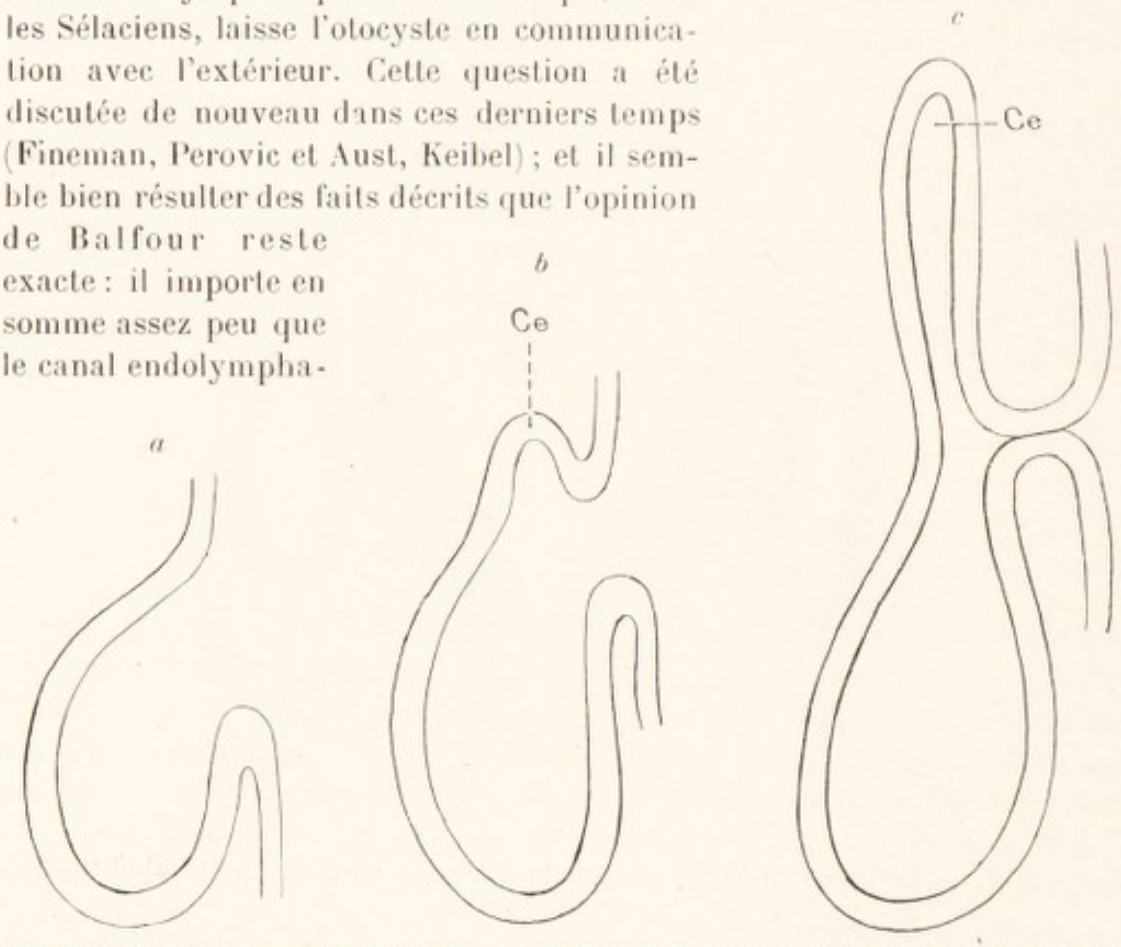


Figure 404, a, b, c. — Trois stades de l'isolement de la vésicule auditive et de la formation du canal endolymphatique (*Ce*) (schématique).

tique soit un diverticule du canal d'union épiblastique ou soit ce canal lui-même : l'interprétation reste la même.

Peu après le stade qui vient d'être décrit, l'otocyste se dilate et en raison de l'inégalité de croissance de ses parties, l'embouchure du canal endolymphatique se déplace et finit par se trouver à peu près au milieu de sa face interne (fig. 405).

Puis un étranglement divise l'otocyste en une partie dorsale et une ventrale. De la première naîtront l'utricule et les canaux demi-circulaires ; de la seconde le saccule et, selon les groupes, un diverticule plus ou moins allongé de ce dernier, la lagena, ou bien un long tube enroulé en spirale, le canal cochléaire.

Le développement de l'utricule et des canaux demi-circulaires est fort ana-

logue chez tous les Vertébrés, car à part les Cyclostomes qui n'ont que deux de ces canaux, dans tous les autres groupes il y en a trois, orientés dans les trois directions de l'espace. En revanche, l'évolution du saccule n'est complète que chez les Mammifères qui sont seuls à posséder un canal cochléaire complet.

Le processus de formation des canaux demi-circulaires est connu depuis fort longtemps (Rathke). Les nombreux travaux publiés depuis lors n'ont ajouté que des détails peu importants (Valentin, Böttcher, von Noorden, Norris, Willy, Hellmann, R. Krause, Denis).



Figure 405.

Chez les Mammifères (Denis) qui peuvent servir de type, l'ébauche des canaux verticaux est la première en date ; celle du canal horizontal y succède d'ailleurs rapidement.

Quand l'embouchure du canal endolymphatique gagne le milieu de la face interne de l'otocyste, ce déplacement n'est pas dû à une sorte de migration, mais bien à ce que le pourtour supérieur (dorsal) de la vésicule auditive pousse un vaste diverticule qui s'élève sous forme d'un sac, aplati verticalement, et sagittalement orienté. Tout de suite après, un second diverticule, sorte de poche aplatie de haut en bas, naît du milieu de la paroi externe de l'otocyste, juste au-dessus de l'embouchure du canal endolymphatique et se

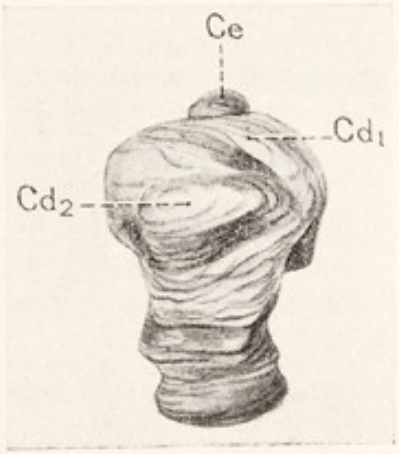


Figure 406.

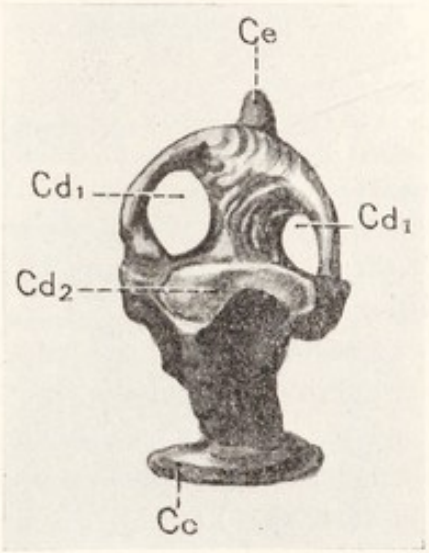


Figure 407.

projette en dehors (fig. 406). Le diverticule supérieur est l'ébauche commune des deux canaux verticaux, l'inférieur donnera naissance au canal horizontal.

Le diverticule supérieur est, nous l'avons dit, un sac aplati. En deux points placés l'un derrière l'autre, ses parois épithéliales, interne et externe, s'accolent, se soudent, et les cellules émigrant à partir des points de soudure,

deux perforations se produisent (fig. 407) ; le sac est ainsi transformé en deux canaux arqués, marginaux, confluant par une de leurs branches en un canal commun. De par leur origine même, ils sont d'abord dans le même plan sagittal, mais bientôt l'antérieur pivote autour de la branche commune et s'oriente frontalement (fig. 408). Dès ce moment, la disposition définitive des canaux demi-circulaires verticaux est réalisée.

Dans le diverticule inférieur, horizontal, un processus analogue se passe, mais en un point seulement, en son centre. Là les parois se soudent, puis se

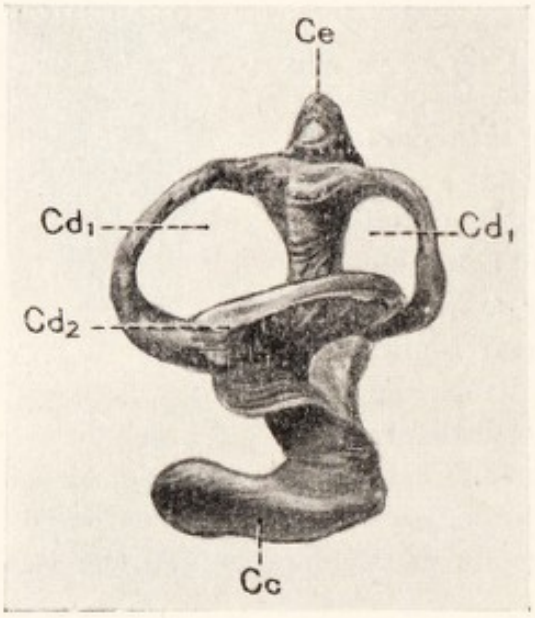


Figure 408.

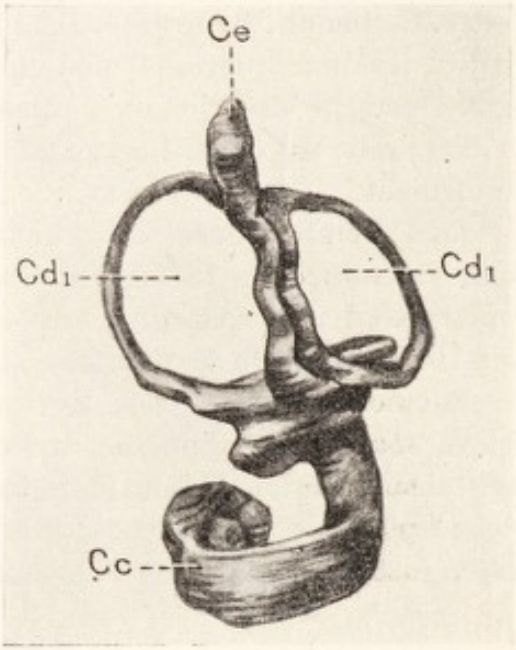


Figure 409.

Figures 405 à 409. — Cinq stades du développement de l'oreille interne chez le murin (d'après Denis). *Ce*, canal endolymphatique ; Cd_1, canaux demi-circulaires verticaux ; Cd_2, canal demi-circulaire horizontal ; *Cc*, canal cochléaire ou lagena dans les figures 407 et 408.

résorbent, et il ne reste que le pourtour du sac, transformé en un canal (fig. 407).

Ce qui reste de la partie supérieure de l'otocyste, après que les canaux demi-circulaires en sont nés, devient l'utricule.

En même temps que s'achèvent les canaux, un étranglement, faible chez les Sélaciens, mais de plus en plus accusé au fur et à mesure qu'on s'élève dans la série des Vertébrés, sépare l'utricule du saccule, qui ne communiquent plus que par l'intermédiaire d'un canal ou sinus utriculo-sacculaire, dans lequel s'ouvre aussi le canal endolymphatique (fig. 409). Du saccule part en bas un diverticule qui est la lagena. Cette disposition persiste, sans grand changement, chez les Amphibiens et les Téléostéens, jusqu'à l'état adulte. Chez les Cyprins le sinus utriculo-sacculaire devient un canal assez long, mais la lagena reste rudimentaire.

A partir des Sauropsidiens, des complications apparaissent. Utricule et saccule sont séparés par un canal relativement étendu et étroit, et la lagena, chez les Crocodiliens et les Oiseaux, s'agrandit et se recourbe en crochet

(comparer avec fig. 408). Enfin, chez les Mammifères, cette courbure s'exagère et la lagena s'enroule en spirale pour constituer le limaçon épithélial définitif (fig. 409).

En même temps, le canal utriculo-sacculaire se modifie. Il s'allonge et se coude au point d'embouchure du canal endolymphatique, qui paraît ainsi se diviser en deux branches qui aboutissent l'une au saccule, l'autre à l'utricule : on sait qu'il n'en est pas autrement chez l'adulte.

Ainsi se constitue l'oreille interne épithéliale, le système de cavités et de canaux renfermant l'endolymphe et les otolithes. Elle subira dans la suite une histogénèse très compliquée ; dans le canal cochléaire se formera notamment l'organe de Corti.

Chez l'adulte, l'oreille épithéliale baigne dans des espaces périlymphatiques qui la séparent des parois cartilagineuses ou osseuses de la loge dans laquelle elle est contenue. Ces espaces prennent naissance dans le mésenchyme. Dès que les canaux demi-circulaires se sont ébauchés et que l'utricule et le saccule ont commencé à se séparer, toute l'oreille interne siège dans un tissu conjonctif embryonnaire à mailles extrêmement lâches, qui comble tout l'espace compris entre elle et l'ébauche cartilagineuse de la capsule auditive. Plus tard la partie centrale de ce tissu subit une sorte de fonte, se liquéfie et ses cellules dégénèrent, à l'exception de quelques rares tractus. Au contraire, le mésenchyme se condense en couches denses sur le périchondre d'une part, sur l'oreille épithéliale de l'autre, en formant ainsi des parois à l'espace central qui est l'espace périlymphatique. Il est en continuité avec les espaces subduraux et sous-arachnoïdiens du cerveau par l'aqueduc du limaçon et, probablement aussi, par l'aqueduc du vestibule.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Voir les divers traités d'embryologie, les *Eléments de Morphologie* de Vialleton, le *Traité d'Histologie* de Prenant et Bouin.

Atwell. *Anat. Rec.*, X, 1915 ; XV, 1918 ; *Amer. Journ. Anat.*, XXIV, 1918. — Balfour et Parker. *Trans. roy. Soc.* London, 1882. — Baumgartner. *Journ. Morph.*, XXVIII, 1916. — K. Berliner. *Arch. mikr. Anat.*, LX, 1902. — Born. *Morph. Jahrb.*, II, 1876 ; V, 1879 ; VIII, 1883. — Bolk. *Verhdl. Konink. Akad. Wetensch.* Amsterdam, 1911. — Brookover. *Journ. compar. Neurol.*, XXIV, 1914. — Bruni. *Internat. Monatsch. Anat. u. Phys* , XXXI, 1915 ; *Arch. ital. anat., e embri*, XV, 1916. — Burckhardt. *Zeitsch. wiss. Zool.*, LII, 1891. — Denis. *Arch. Biol.*, XVIII, 1901. — Disse. *Anat. Hefte*, IX, 1897. — Eckman. *Arch. Entw. Mech.*, XXXIX, 1914. — Eycleshymer. *Journ. Morph.*, VIII, 1893. — Fineman. *Anat. Hefte*, LIII, 1915. — Gaupp. *Arch. mikr. Anat.*, XXIV, 1893. — Gowrilenko. *Anat. Anz.*, XXXVI, 1910. — Gentes. *Trav. soc. scient.* Arcachon, 1907, 1908. — Göppert. *O. Hertwig's, Handbuch. vergl. u. exper. Entwick.* — Grynfeltt. *Thèse*, Montpellier, 1899. — Hinsberg. *Arch. mikr. Anat.*, LVIII, 1901 ; LX, 1902. — His. *Anatomie menschl. Embryonen*. Leipzig. — Hochstetter. *Verhdl. anat. Gesell.*, 1891, 1892. — Inouye. *Anat. Hefte*, XLV, 1912. — Johnston. *Journ. comp. Neurol.*, XIX, 1909. — Joris. *Mém. Acad. médecine Belgique*, 1908. — Keibel. *Anat. Anz.*, VIII, 1893 ; *Arch. mikr. Anat.*, LXXXIX, 1916. — Kerr. *Textbook Embryology (Vertebrata)*. Londres, 1919. — R. Krause. *O. Hertwigs Handbuch vergl. u. experim. Entwick.*, 1902. — Leplat. *Arch. Biol* , XXX, 1919. — W. H. Lewis. *Amer. Journ. Anat.* — Lindhal. *Anat. Hefte*, LII, 1915. — Lubosch. *Morph. Jahrb.*, XXIX, 1901. — Luna. *Arch. ital. anat. e embriol.*, XIV, 1915. — Peter. *Arch. mikr. Anat.*, LX, 1902 ; *O'Hertwig's Handbuch vergl. u. exper. Entwick.*, 1902. — Parker. *Journ. of Anat.*, LI, 1917. — Perovic et Aust. *Anat. Hefte*, LII, 1915. —

C. Rabl. *Zeitsch. wiss. Zool.*, LXII, 1898, LXVII, 1899. — Reighard et Mast. *Journ. Morph.*, XIX, 1908. — Salvi. *Arch. ital. anat. e embriol.*, I, 1902. — Saint-Remy. *Arch. Anat. micr.*, I, 1897. — Seefelder. *Anat. Hefte*, XLVIII, 1913. — Smith. *Anat. Rec.*, VIII, 1914. — Sund. *Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ont.*, XXII, 1905. — V. Szily. *Anat. Anz.*, XXIV, 1904. — Spemann. *Zool. Jahrb. Suppl.*, XV, 1912 ; *Idem. Abt. f. allg. zool.*, XXXI, 1912. — Stockard. *Journ. exper. Zool* , VI, 1909 ; *Amer. Journ. Anat.*, X, 1910 ; XV, 1913 ; *Anat. Rec.*, VIII, 1914. — Tilney. *Internat. Monatsch. Anat. u. Phys.*, XXX, 1914. — Van Pee. *Arch. Biol.*, XIX, 1902. — Van Wijhe. *Verhdl. Konink. Akad. Wetensch.* Amsterdam, XXI, 1918. — Valenti. *Anat. Anz.*, 1895. — Vialleton. *Arch. Anat. micr.*, I, 1897. — A. Weber. *Bibliogr. anat.*, VI, 1898. — Werber. *Biolog. Bull.*, XXXIV, 1918. — Wenig. *Anat. Anz.*, XXXVIII, 1911. — Wœrdeman. *Arch. mikr. Anat.*, LXXXVI, 1915.

CHAPITRE V

DÉVELOPPEMENT ET ÉVOLUTION DE L'APPAREIL BRANCHIAL ET DU PHARYNX. DÉRIVÉS BRANCHIAUX. LANGUE. FORMATION DU COU.

Depuis la bouche en avant, jusqu'au dernier arc branchial en arrière, des poches viscérales hypoblastiques viennent s'appliquer contre l'épiblaste, légèrement invaginé lui-même en un sillon branchial externe, et de cet accolement résulte une membrane obturante. En principe, la membrane obturante se résorbe et est remplacée par une fente selon laquelle la poche viscérale s'ouvre à l'extérieur. Sauf chez l'ammocète, où des orifices circulaires remplacent les fentes, celles-ci s'étendent parallèlement les unes aux autres, un peu obliquement de haut en bas et d'arrière en avant (fig. 262) tout le long des parois latérales du pharynx. Comme les arcs viscéraux qui les séparent les unes des autres, elles sont donc des formations essentiellement latérales. Entre les extrémités ventrales des fentes droites et gauches se trouve tendu le champ méso-

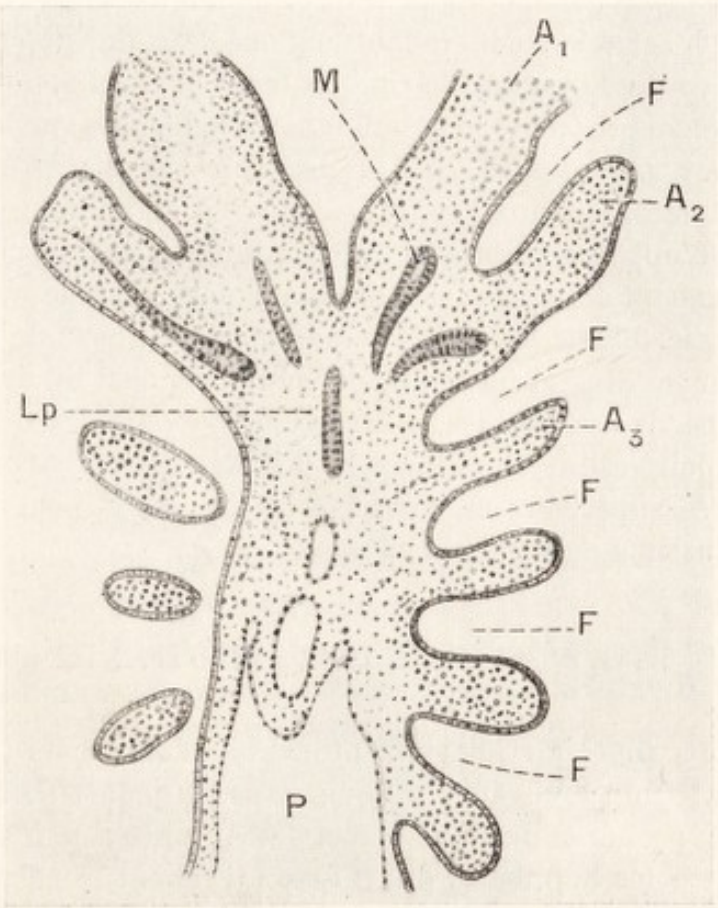


Figure 410. — Embryon de Torpedo. Champ mésobranchial (d'après Vialleton). *A*, arcs branchiaux ; *F*, fentes branchiales ; *Lp*, lame prépéricardique ; *M*, tubes musculaires des arcs ; *P*, péricarde.

branchial, limité en avant par la lèvre inférieure et qui se continue en arrière dans la paroi ventrale du tronc (fig. 410). Dans sa partie antérieure le champ mésobranchial est formé d'une lame de mésenchyme, tapissée inférieurement par l'épiblaste de revêtement du corps et supérieurement par l'hypoblaste qui forme la paroi ventrale du pharynx. C'est la lame prépéricardique (Vialleton). Latéralement, le mésoblaste des premiers arcs branchiaux vient se perdre dans le mésenchyme de cette lame. Très courte dans les jeunes stades, elle s'allonge beaucoup dans la suite et joue, comme on le verra, un rôle important dans le développement du cou.

La partie postérieure du champ mésobranchial est occupée par le cœur et la cavité péricardique, à laquelle aboutissent les arcs branchiaux postérieurs (fig. 410).

Rappelons encore que chaque arc branchial contient, sous son revêtement épithélial (épiblastique en dehors, hypoblastique en dedans, en avant et en arrière), un axe mésoblastique de cellules ou bien épithéliales ou bien simplement condensées en une masse compacte, destinée à fournir la musculature ; cette masse est flanquée en dedans d'un vaisseau branchial (arc aortique), en dehors d'une traînée cellulaire de la crête ganglionnaire ou d'un nerf selon le stade, le tout englobé dans du mésenchyme (fig. 356). Enfin, au bord dorso-caudal de chaque fente et dans son revêtement épiblastique, se trouve une placode ganglionnaire éphémère sur toutes les fentes, mais beaucoup plus durable sur la première où elle peut, dans certains cas (Dipneustes, Oiseaux), se transformer en un organe sensoriel permanent.

L'appareil branchial est constitué sur ce type chez tous les Vertébrés à un moment donné de leur développement : seul le nombre des fentes et des arcs varie. Mais cette variation suit une loi constante : elle ne porte jamais que sur les arcs et les fentes qui appartiennent au domaine du vague. En principe, le nombre des fentes branchiales situées derrière la fente hyo-mandibulaire est de cinq, mais la dernière est toute rudimentaire chez les Vertébrés supérieurs et, chez les inférieurs, il peut y en avoir une, deux, ou plusieurs en arrière d'elle.

TRAITS GÉNÉRAUX DE L'ÉVOLUTION DE L'APPAREIL BRANCHIAL

La voûte du pharynx branchial n'offre guère d'intérêt au point de vue embryologique. On a vu que, dans les jeunes stades, elle donne naissance à l'hypochorde des Poissons et des Amphibiens, à la crête hypochordale éphémère des Reptiles et des Oiseaux (Prenant, Nicolas) ; dans la suite, les changements qu'elle subit sont d'ordre histogénétique : formation de glandes, de follicules lymphoïdes, d'amygdales, etc. Leur étude sort du cadre que nous nous sommes tracé.

Au plancher, dans le champ mésobranchial, apparaissent deux organes importants : le corps thyroïde et la langue, qui feront l'objet d'un paragraphe spécial.

Les fentes et les arcs viscéraux subissent, au cours du développement, des

changements considérables, dont les uns sont communs à tous les Vertébrés, dont d'autres diffèrent considérablement selon qu'il s'agit d'animaux à respiration aquatique ou aérienne. Avant d'entrer dans le détail et de suivre, groupe par groupe, la série de ces changements, il ne sera pas inutile, pour fixer les idées, d'en donner au préalable une vue d'ensemble.

La première poche viscérale, hyomandibulaire, ne manque, en tant qu'ébauche, chez aucun Vertébré ; chez tous, elle s'accole en une membrane obturante à l'épiblaste plus ou moins invaginé à ce niveau ; chez tous, ce dernier feuillet forme là une placode épibranchiale ; chez tous enfin, l'arc mandibulaire et l'arc hyoïdien la limitent en avant et en arrière et ont la même composition.

Mais sa destinée est très remarquable. Chez les Sélaciens seuls et, subsidiairement, chez certains Ganoïdes (esturgeon), la membrane obturante se résorbe et la poche hyomandibulaire devient une fente ouverte à l'extérieur, qui persistera comme telle chez l'adulte. Mais cette fente n'est pas branchiale ; elle ne servira pas aux échanges respiratoires, car elle n'est autre que l'évent. Toute proche du labyrinthe de l'organe auditif, il est très possible qu'elle serve en outre à transmettre à ce dernier certaines vibrations de l'eau.

Chez les Cyclostomes, qui sont au bas de l'échelle des Vertébrés, la fente hyomandibulaire, après s'être ébauchée, s'atrophie sans laisser de trace (Scott, Dohrn, Götte, Koltzoff, Vialleton). La gouttière ciliée qui prolonge sur les parois du pharynx l'entrée de la glande thyroïde et où certains ont voulu voir un vestige de l'évent (Dohrn), n'a sûrement rien à voir avec lui (Götte) et d'autre part, il est à peu près certain que Julin s'est trompé quand il a voulu faire de la première fente branchiale de l'ammocète, l'équivalent morphologique de l'évent des Sélaciens.

Chez les Téléostéens et la plupart des Ganoïdes, comme chez les Dipneustes (Th. H. Bryce), la poche hyomandibulaire ne s'ouvre jamais en fente et s'atrophie aussi sans donner de dérivés.

Enfin, chez les Amphibiens et les Amniotes, donc chez les animaux pulmonés, la première fente, quand elle se perfore, ne le fait jamais qu'à titre provisoire. Toujours elle se referme, par l'intermédiaire d'un septum non plus seulement épithélial comme la membrane obturante, mais pourvu d'un axe mésoblastique et plus tard conjonctif : il donnera chez l'adulte, le tympan ; la poche hypoblastique sera, chez l'adulte, la caisse et la trompe d'Eustache. La fente entière est donc utilisée comme annexe de l'oreille interne et sert à constituer les oreilles externe et moyenne.

Telle est l'évolution générale de l'extrémité antérieure de l'appareil branchial. Si l'on passe à son extrémité postérieure ou caudale, on observe des faits aussi remarquables, mais d'un tout autre ordre.

Il y a longtemps que l'on a décrit (Van Bemmelen) chez les Sélaciens pentanches, un petit organe topographiquement placé au-delà de la cinquième fente branchiale, naissant comme un diverticule épithélial des parties latérales du pharynx et s'étalant sur la paroi dorsale du péricarde. Chez l'adulte, c'est une petite glande, faite de quelques lobules agglomérés. On l'appelait

corps supra-péricardique ; actuellement, on lui donne plus généralement le nom de corps ultimo-branchial (Greil). Bilatéral dans son ébauche, il est souvent unilatéral chez l'adulte et perd, totalement ou partiellement, ses connexions avec l'épithélium dont il dérive. Chez Hexanchus, le corps ultimo-branchial existe aussi, au delà de la sixième fente branchiale (Braus) ; il est probable que chez Heptanchus, il est derrière la septième.

Van Bemmelen, puis de Meuron, avaient considéré ce corps comme l'ébauche abortive d'une poche branchiale hypoblastique succédant à la dernière vraie et qui se transformerait en un nodule épithélial à fonction obscure. De nombreuses recherches embryologiques, non seulement ont confirmé cette manière de voir, mais ont montré qu'un corps ultimo-branchial existe chez tous les Vertébrés, sauf les Cyclostomes et probablement les Téléostéens (1).

Chez les Amphibiens et chez les Amniotes, on trouve, derrière la dernière fente branchiale, séparé d'elle par un arc complet ou représenté seulement par sa branche aortique, une poche hypoblastique typique, bilatérale (en général), mais petite ; elle n'atteint pas l'épiblaste et ne forme pas de membrane obturante ; mais sa nature branchiale est affirmée, même chez les Mammifères (Tourneux, Soulié), par l'existence, derrière elle et la limitant, d'un arc branchial aortique parfaitement constitué. Dans la suite de son développement, l'une de ces ébauches s'atrophie souvent ; mais leur destinée normale est de se détacher du pharynx et de se transformer en corpuscules épithéliaux, véritables glandes à sécrétion interne et connues depuis longtemps sous le nom de thyroïdes latérales. Leur sort final est encore mal établi et nous aurons à y revenir dans la suite.

Enfin, les Dipneustes possèdent un corps ultimo-branchial à gauche, très analogue à celui des Sélaciens.

On voit combien diffèrent le corps ultimo-branchial et la fente hyomandibulaire ; celle-ci aussi s'atrophie souvent, mais jamais elle ne devient une glandule à sécrétion interne, ou selon la nomenclature courante, un corpuscule épithélial.

Entre la fente hyomandibulaire et la poche ultimo-branchiale, se trouve la série des fentes branchiales proprement dites. Chez les Poissons et chez les Amphibiens pendant la vie larvaire, elles évoluent en vue de la fonction respiratoire qui leur est dévolue. Elles grandissent, les arcs s'étalent et se hérissent de branchies en lamelles ou en filaments, dont le nombre, la répartition et la structure varient selon les genres et même les espèces.

Chez les Amphibiens non pérennibranches, l'appareil, très compliqué d'ailleurs, et recouvert d'un opercule comme chez les Téléostomes, persiste, fonctionnel, jusqu'à la métamorphose. A ce moment tout le système des fentes et des filaments branchiaux s'atrophie. Les fentes se ferment et aux dépens de leur épithélium se forment des corpuscules épithéliaux (Maurer), puis la paroi latérale du pharynx se nivelle complètement. Aux dépens des

(1) Il serait désirable, à ce point de vue, que les Téléostéens soient l'objet de nouvelles recherches.

filaments en régression se constituent aussi des amas épithéliaux, mais qui disparaissent très tôt et ne laissent pas de traces.

Enfin, chez tous les Amniotes sans exception, y compris l'embryon humain, les fentes branchiales restent à l'état d'ébauches : chez les Reptiles et les Oiseaux (Verdun et autres), les deux ou même les trois premières peuvent encore s'ouvrir à l'extérieur, par résorption de leur membrane obturante (fig. 426), mais il n'en est déjà plus de même chez les Mammifères où l'occlusion permanente des poches est la règle.

Mais jamais n'apparaissent ni lames, ni lamelles, ni filaments respiratoires ; l'involution de tout l'appareil est précoce et complète. La première fente branchiale disparaît en premier lieu, sans laisser d'autre trace de sa présence que la fossette amygdalienne dans la paroi latérale du pharynx (?) ; sa portion hypoblastique, après s'être isolée de toutes parts dans le mésenchyme, se dissocie et se confond avec lui (Saint-Rémy et Prenant). Les deux suivantes, après s'être fortement dilatées et avoir contribué à former le thymus, se transforment aussi, comme chez les Amphibiens, en corpuscules épithéliaux, habituellement appelés aujourd'hui glandules parathyroïdiennes. La cinquième n'est que le corps ultimo-branchial dont il a été question plus haut.

A côté de ces différences fondamentales, il convient de noter une propriété commune : chez tous les Vertébrés, l'épithélium des fentes branchiales donne naissance au thymus ; toutes les fentes n'interviennent pas toujours, mais il semble qu'on puisse dire, qu'en principe, toutes en sont capables.

Telle est l'évolution générale que suit l'appareil branchial dans la série des Vertébrés. Elle est extrêmement intéressante et importante. Morphologiquement, elle apparaît comme une des meilleures preuves du transformisme que la Science ait pu découvrir. L'identité de son ébauche dans le Phylum tout entier, son apparition chez les Amniotes pour la formation du thymus, imposent à l'esprit l'idée de la parenté originelle de tous les groupes. Sans l'hypothèse transformiste, le développement du pharynx branchial est incompréhensible ; avec elle, au contraire, s'éclaire le lien qui enchaîne ceux de ses aspects qui paraissent le plus divergents.

Il nous reste à le reprendre avec plus de détails, successivement chez les Poissons, les Amphibiens et les Amniotes.

DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL BRANCHIAL CHEZ LES POISSONS ET LES AMPHIBIENS

La fente hyomandibulaire ne retiendra plus longuement notre attention ; seuls les Sélaciens et quelques Ganoïdes possèdent un évent, qui en procède de façon d'ailleurs très simple. D'abord largement étendue dans le sens dorso-ventral, comme toutes les autres, ses bords se juxtaposent et se soudent, de bas en haut, jusqu'à la réduire à un orifice presque circulaire, au niveau duquel, chez l'embryon, apparaissent quelques filaments branchiaux, éphé-

mères, mais dont la présence suffit à démontrer la fonction primitivement respiratoire de l'évent. Concurremment, la poche hypoblastique, d'abord large aussi, se transforme en un canal relativement étroit, qui continue à s'ouvrir dans le pharynx.

Chez les Cyclostomes, la fente hyomandibulaire disparaît sans laisser de traces ; la musculature des arcs qui la limitent trouve son utilisation dans la région buccale (muscles innervés par le trijumeau et le facial). Elle s'ébauche aussi chez les Téléostéens (fig. 290), où elle n'est jamais qu'un cordon épithélial uni à l'épiblaste et qui, dans la suite, se disloque probablement et se perd dans le mésenchyme.

Elle est tout aussi éphémère chez la plupart des Ganoïdes ; mais chez Lepidosteus, on a décrit récemment (F. Müller) des dispositions assez curieuses. L'évent n'est, non plus, qu'un cordon épithélial destiné à s'atrophier ; mais avant cela, son extrémité, accolée à l'épiblaste, s'isole avec la partie adjacente de ce feuillet et, ensemble, se transforment en une petite vésicule, innervée par un rameau du facial et qui vient se loger dans une fossette spéciale de la capsule auditive, où elle persiste peut-être définitivement. Il est très probable que cette vésicule n'est autre que l'organe des sens branchial de la première fente, restant de la première placode épibranchiale après qu'elle a fourni le matériel nécessaire au ganglion du facial. Cette placode deviendrait donc ici un organe des sens secondaire, tandis que toutes les autres s'épuisent à former des cellules ganglionnaires et ne sont des organes des sens vrais qu'au point de vue phylogénétique.

Le cas du Lepidosteus mériterait encore de nouvelles recherches, mais chez les Dipneustes, un organe exactement analogue, et innervé de même, existe aussi jusque chez l'adulte (Pinkus), et ici il paraît bien démontré (W. E. Agar), qu'il procède directement de la placode épibranchiale du facial. L'organe adulte a une structure sensorielle incontestable, mais on ignore complètement sa fonction (1).

Toutes les fentes branchiales, de l'évent au corps ultimo-branchial, sont anatomiquement et fonctionnellement respiratoires chez les Cyclostomes, les Sélaciens, les Téléostéens, les Ganoïdes, les Dipneustes et les larves d'Amphibiens.

Leurs arcs se couvrent de branchies, c'est-à-dire que leur surface se soulève en lamelles ou se prolonge en filaments richement vascularisés et qui assurent à l'hématose une vaste surface. L'étude de leur disposition, de leur nombre, de leur répartition, est du domaine de l'anatomie comparée et nous n'en dirons rien (Cf. Vialleton). Nous nous bornerons à indiquer les caractères essentiels que prennent les poches et les arcs branchiaux.

Les arcs, étroits et presque cylindriques dans les jeunes stades, s'étalent en lames (Comparer fig. 333 et 262) qui se superposent et s'imbriquent ; les

(1) Il serait fort utile que cet organe fût étudié de plus près et chez un grand nombre d'espèces. Nous avons déjà dit et nous y reviendrons, qu'il existe aussi chez les Oiseaux (Vitali) ; chez les Reptiles (Saint-Rémy et Prenant) et les Mammifères (H. Rabl), comme chez les Sélaciens (Maximow), il semble n'exister que chez l'embryon, mais il persiste en tout cas jusqu'à des stades assez avancés.

fentes s'étalent aussi et deviennent des poches aplaties ouvertes à l'extérieur par une fente externe et dans le pharynx par une fente interne. A ce moment, chaque lame se recouvre de branchies. Mais cet étalement ne se fait pas de la même façon chez les Cyclostomes et les Téléostomes.

Chez les premiers, l'arc branchial se développe de dehors en dedans, s'enfonce en quelque sorte dans le pharynx et en découpe les parties latérales en larges sinus superposés (fig. 411). Chaque septum qui les sépare se recouvre de feuillets branchiaux et porte le nom de lame branchiophore ; le squelette qui la soutient est resté en dehors, contre l'épiblaste. Toutes les fentes branchiales avec leurs feuillets respiratoires sont donc internes et d'autant moins visibles de l'extérieur que les fentes externes se ferment jusqu'à ne plus être que d'étroits orifices (Cf. Vialleton).

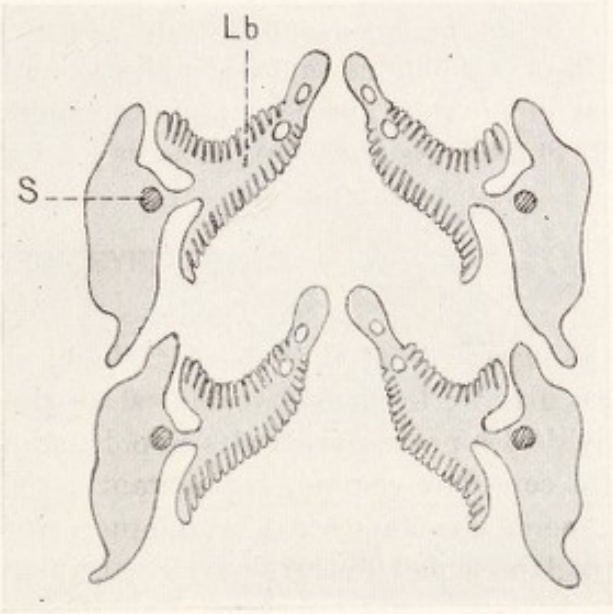


Figure 411. — Embryon d'Ammocète. Coupe d'un segment du sac branchial (d'après Vialleton). *Lb*, lamelle branchiophore ; *S*, squelette.

Partout ailleurs que chez les Cyclostomes, l'évolution des arcs branchiaux est à peu près inverse : c'est vers le dehors qu'ils s'étalent en lames et leurs pièces squelettiques restent internes, en rapport avec le pharynx ; c'est en dehors aussi que se projettent les lamelles et les filaments.

On a beaucoup discuté, il y a quelques années, sur la nature de l'épithélium de revêtement des plissements respiratoires qui hérissent, sous des formes diverses, les arcs branchiaux. Est-il épiblastique ou hypoblastique (Dohrn, Götte, Moroff, etc.) ? Et selon la réponse faite à cette question, on a distingué des ectobranchies et des endobranchies. L'opinion qui semble prévaloir à l'heure actuelle (Greil, Vialleton) est que toutes les branchies sont hypoblastiques, sont des endobranchies. Au moment où se rompt la membrane obturante, l'hypoblaste de la poche viscérale s'insinue sous l'épiblaste du sillon branchial externe, le refoule et le remplace sur toute la région qui deviendra respiratoire ; finalement le bord externe seul des arcs branchiaux est revêtu d'épiblaste.

Les différenciations internes des arcs, la formation du squelette et de la musculature dans leur intérieur, l'établissement de la circulation définitive, ne peuvent retenir notre attention : nous avons reconnu la nature et l'origine de leurs ébauches mais les dispositions qu'elles sont appelées à réaliser, compliquées et variables de groupe à groupe, n'ont guère d'intérêt que pour l'anatomie comparée ou la zoologie. On peut se borner à signaler que les cartilages des arcs, articulés en haut avec le crâne, viennent s'unir, dans la

portion prépéricardique du champ mésobranchial, à une pièce médio-ventrale de néoformation, la *copule*.

Le second arc, hyoïdien, mérite toutefois, une mention spéciale. Chez les Téléostéens, les Ganoïdes, les Dipneustes et les Amphibiens, il s'allonge et s'étale d'avant en arrière en un opercule qui recouvre progressivement les arcs suivants, en formant la paroi externe d'une chambre commune dans laquelle toutes les fentes branchiales viennent s'ouvrir. Le bord postérieur, mince, convexe, de l'opercule s'appelle membrane branchiostège ; elle peut porter des lamelles branchiales sur sa face profonde.

Chez les Amphibiens, la membrane branchiostège se soude à l'épiblaste sur la plus grande partie de son pourtour et la chambre branchiale est ainsi close de toutes parts, sauf en un point où persiste un petit orifice dont la position et l'étendue sont variables selon les espèces : il est même fréquemment unilatéral. Chez les Amniotes, comme on le verra, la soudure est complète et totale, la chambre branchiale est close de toutes parts.

CORPS THYROIDE, THYMUS

Ces organes sont aussi des dérivés du pharynx branchial, encore qu'à des titres divers ; le corps thyroïde est un produit de son plancher ; le thymus procède des poches viscérales hypoblastiques.

On considère comme représentant le corps thyroïde, chez l'Ammocète, un organe de structure assez compliquée, appendu à la paroi ventrale du pharynx dans lequel il vient s'ouvrir par un orifice étroit, situé entre les deuxième et troisième fentes viscérales. Lors de la métamorphose cet orifice se ferme et le corps thyroïde devient une glande close. Son développement est mal connu. Chez Myxine, le corps thyroïde est probablement représenté par une série de vésicules épithéliales disséminées dans le tissu conjonctif de la paroi ventrale du pharynx, autour de l'artère branchiale et surtout derrière elle (J. Schaffer). Chez Bdellostoma (Ch. R. Stockard) les dispositions sont les mêmes chez l'adulte, mais on a pu en observer le développement : à des stades relativement avancés, la paroi ventrale du pharynx se déprime en une longue et étroite gouttière (1) ; des cellules se détachent de l'épithélium qui la délimite et, isolées ou par petits groupes, se disséminent dans le mésenchyme qui entoure l'artère branchiale ; elles prolifèrent ensuite et s'ordonnent en vésicules closes. On n'a pas encore trouvé jusqu'ici de substance colloïde dans ces vésicules, de sorte que leur signification laisse encore quelque doute.

Chez tous les autres Vertébrés, y compris les Amniotes, le développement du corps thyroïde est très uniforme. Il apparaît à des stades très reculés, alors que la membrane pharyngienne existe encore ou vient seulement de se

(1) Cette gouttière ressemble complètement, par son aspect et sa topographie à la gouttière hypobranchiale des Tuniciers et de l'Amphioxus, dont l'homologie avec la thyroïde des Craniotes a été admise il y a de longues années déjà (Ed. Van Beneden et C. Julin).

rompre. Dans tous les cas, c'est une évagination, creuse d'emblée, ou pleine d'abord et se creusant ensuite, de l'épithélium de la paroi ventrale du pharynx (fig. 412). Elle occupe exactement le plan médian, juste derrière l'ébauche de la bouche et au devant du cœur ; elle s'enfonce dans le tissu de la lame prépéricardique entre les extrémités internes des arcs hyoïdiens (Verdun). Ce cul-de-sac, ou ce bouton, s'étrangle, puis s'isole rapidement de son lieu d'origine (fig. 413) ; il prolifère, ses parois bourgeonnent en des diverticules secondaires qui se libèrent plus ou moins complètement. Chez les Téléostéens (Gudernatsch), ces bourgeons s'écartent les uns des autres et en forment d'autres qui se disséminent eux-mêmes dans les tissus ambiants. Jamais, chez l'adulte, la thyroïde n'est un organe conglomeré. Dans les autres groupes, les vésicules restent unies en amas plus ou moins compacts, constituant généralement des lobes latéraux droit et gauche, unis ou

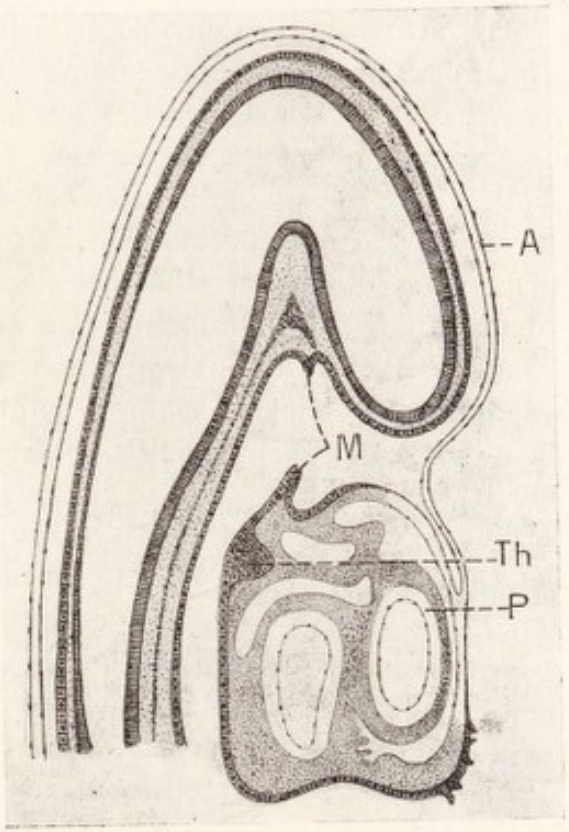


Figure 412. — Embryon de lapin. Coupe sagittale (d'après Verdun). *A*, proamnios ; *P*, cœur et péricarde ; *M*, restes de la membrane pharyngienne ; *Th*, ébauche thyroïdienne.

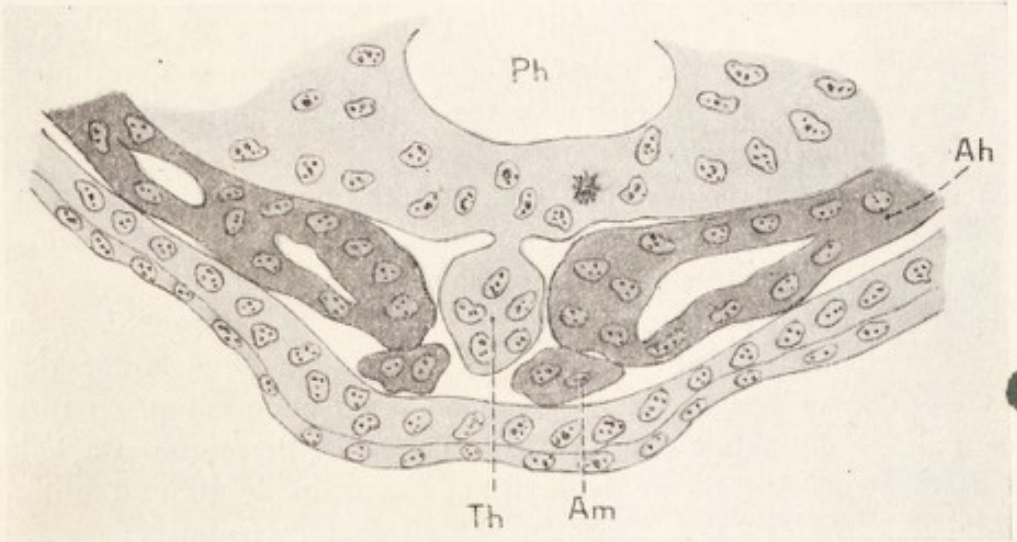


Figure 413. — Embryon de triton. Coupe transversale passant en arrière de la bouche. *Am*, arc mandibulaire ; *Ah*, arc hyoïdien ; *Ph*, pharynx ; *Th*, ébauche thyroïdienne.

non par un lobe médian. La substance colloïde apparaît dans les derniers temps de la vie embryonnaire.

Chez les Poissons et les Amphibiens, il n'y a qu'une seule ébauche thyroïdienne : celle qui vient d'être décrite ; chez les Amniotes, il est possible que les corps ultimo-branchiaux contribuent aussi à son accroissement (thyroïdes latérales) ; ce point sera examiné plus loin.

Le thymus dérive des parties latérales du pharynx ; ses ébauches sont donc paires, comme l'est, en principe, l'organe adulte.

Il n'est pas certain qu'il existe chez les Cyclostomes ; Bdellostoma n'a rien qui lui soit comparable (Stockard) ; chez l'ammocète, on a signalé de petits nodules lympho-épithéliaux siégeant aux parois ventrale et dorsale de chacune des fentes branchiales, à droite comme à gauche (J. Schaffer). Cette description et son interprétation n'ont pas été complètement confirmées (Castellaneta, Salkind, J. Wallin). Salkind n'a retrouvé que les nodules dorsaux et les croit éphémères ; ils se formeraient dans l'épithélium des gouttières ciliées épipharyngiennes (A. Schneider, Dohrn), qui sont elles-mêmes le prolongement de la gouttière pseudobranchiale, où Dohrn voyait à tort la trace de la fente hyomandibulaire. La description de Wallin ne permet pas davantage de se faire une idée exacte de ce que peut être le thymus de l'ammocète, ni même de savoir si l'organe y existe réellement. Le pharynx de cet animal est pourvu de nombreux amas d'aspect lymphoïde qu'il est trop facile de confondre avec du thymus.

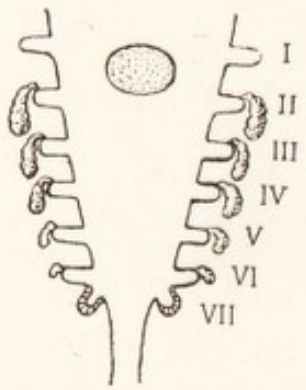


Figure 414. — Schéma des dérivés branchiaux chez Raja (d'après Beard). I à VI, fentes viscérales ; VII, corps ultimo-branchial.

Avant d'affirmer la nature thymique d'une ébauche, il faut d'abord qu'elle soit constante dans sa topographie, qu'elle se présente comme une prolifération épithéliale localisée, qu'elle subisse enfin une histogénèse qui n'est nullement celle des follicules lympho-épithéliaux ordinaires : les cellules épithéliales doivent notamment se transformer en petites cellules thymiques, à la suite d'une série de divisions nucléaires d'un type particulier que l'on a appelé élassotique (Dustin).

Chez les Sélaciens, le développement du thymus est actuellement bien connu (de Meuron, Van Bemmelen, Dohrn, Beard, Vialleton, Fritsch, Hammar, Maximow). Il est très simple d'ailleurs (fig. 414).

Juste en dedans et un peu en avant de la placode épibranchiale du nerf crânien correspondant, donc dans la partie hypoblastique et dorsale de la fente viscérale, on trouve un épaississement de l'épithélium en forme de plaque d'abord, de nodule ensuite : c'est l'ébauche thymique. On l'observe sur des embryons de Raie ou de Scyllium mesurant de 10 à 20 millimètres de longueur. Chez les Raies, chaque poche viscérale, y compris l'évent, a son nodule thymique ; on en compte donc six de chaque côté. Chez la plupart des Requins, l'évent en est dépourvu.

Dans la suite, le nodule de l'évent et celui de la dernière fente branchiale s'atrophient, en ce sens que l'épaississement épithélial se nivelle. Les autres augmentent de volume, se détachent de l'épithélium et s'isolent dans le

mésenchyme, où ils commencent à subir leur histogénèse. Enfin, les quatre ébauches, dont la dernière est toujours plus petite que les autres, se fusionnent en un organe unique qui conserve chez l'adulte la position et la symétrie qu'il a chez l'embryon. Chez certaines espèces (Scyllium) l'ébauche venant de la quatrième fente branchiale s'atrophie aussi et l'organe adulte ne comprend que trois lobes.

La formation du thymus des Téléostéens (Maurer, Hammar) et des Ganoïdes (Ankerswärd et Hammar, Castellaneta) est assez différente de celle des Sélaciens. Chez l'adulte, l'organe est placé au bord d'insertion dorsal de l'opercule et s'étend comme une bande continue au-dessus des fentes branchiales. Jamais il n'est libre dans le mésoblaste ; toute la vie, il reste intra-épithélial (Maurer, Hammar). Son développement est tardif ; il ne commence que longtemps après que les fentes branchiales se sont ouvertes. Son ébauche est une sorte de longue placode, continue ou ne présentant (Salmo) que de vagues indices de branchiomérie, courant tout le long du bord dorsal des fentes et des arcs branchiaux, depuis l'hyoïdien jusqu'au dernier ; elle est recouverte par l'opercule, dès qu'il se forme. Cette plaque d'épithélium s'épaissit encore, du mésenchyme et des vaisseaux la pénètrent et les petites cellules thymiques y apparaissent. Tout le développement et l'histogénèse se font donc sur place.

Dans de semblables conditions, il est impossible de savoir si le thymus des Téléostéens et des Ganoïdes est épi- ou hypoblastique. La placode est trop tardive pour que son feuillet d'origine puisse être déterminé.

Les Dipneustes (Bryce), par le développement de leur thymus, s'écartent complètement des Poissons osseux, pour se rapprocher étroitement — comme ils le font par tant d'autres caractères — des Amphibiens. Malgré que la formation de l'opercule, très précoce chez le Lepidosiren où elle commence avant la perforation des fentes branchiales, gêne un peu l'étude de la topographie thymique, on peut affirmer que l'organe prend naissance sous forme de bourgeons épithéliaux bien distincts, provenant de la partie dorsale des 2e, 3e et 4e fentes branchiales. Peut-être même la première donne-t-elle aussi un bourgeon semblable, mais il est petit et s'atrophie ; celui qui est issu de la quatrième fait de même. Il n'en reste donc que deux qui s'accroissent, s'isolent dans le mésenchyme, puis se fusionnent pour constituer ensemble l'organe de l'adulte qui reste pair et symétrique.

Chez les Amphibiens, le thymus naît également de bourgeons de la paroi dorsale des poches branchiales (fig. 415) qui ne tardent pas à se libérer, mais le nombre de ces ébauches n'est pas le même dans les trois groupes. Chez les Gymnophiones, où il y a six fentes viscérales (sans compter le corps ultimo-branchial), chacune d'entre elles, y compris l'hyomandibulaire, forme un bourgeon thymique ; mais le premier et le dernier s'atrophient. Les quatre qui restent subissent l'histogénèse thymique et ne se fusionnent pas. Les Gymnophiones adultes ont, en effet, quatre petits lobules thymiques isolés à droite et à gauche.

Les Urodèles (Maurer, Drüner, Baldwin) ont cinq poches viscérales et un corps ultimo-branchial (fig. 416) uni- ou bilatéral selon les espèces, et aussi

cinq bourgeons thymiques, dont les deux premiers disparaissent sans rien donner. Les trois autres se confondent en un organe trilobé, isolé dans le tissu conjonctif, derrière l'angle de la mandibule. Pourtant, chez les Salamandrines (Lévini, Greil), le thymus procède tout entier de la cinquième fente et l'existence de bourgeons éphémères sur les autres est pour le moins douteuse.

Chez les Anoures, le développement est encore différent (de Meuron, Maurer, Spemann, Stöhr, Dustin), le thymus se détache de la deuxième fente (première branchiale) par un seul nodule épithélial (fig. 415).

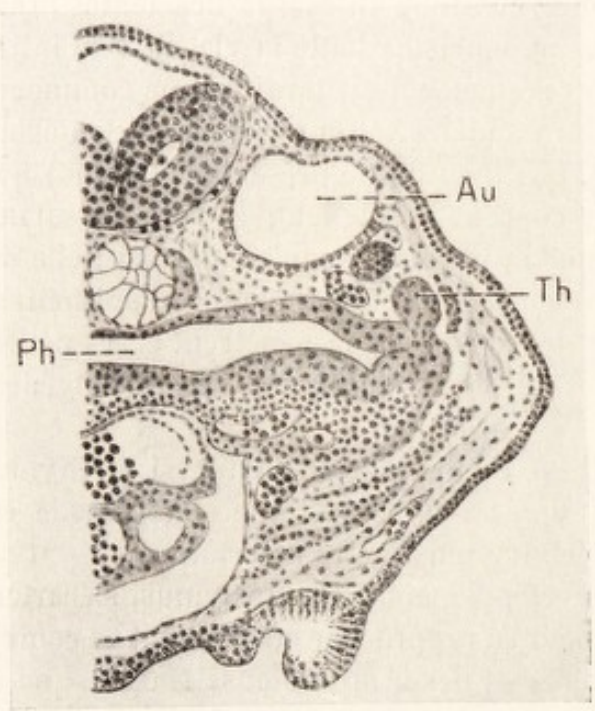


Figure 415. — Embryon de grenouille. Coupe dans la région de la deuxième poche viscérale (d'après Dustin). *Au*, vésicule auditive ; *Ph*, pharynx ; *Th*, bourgeon thymique.

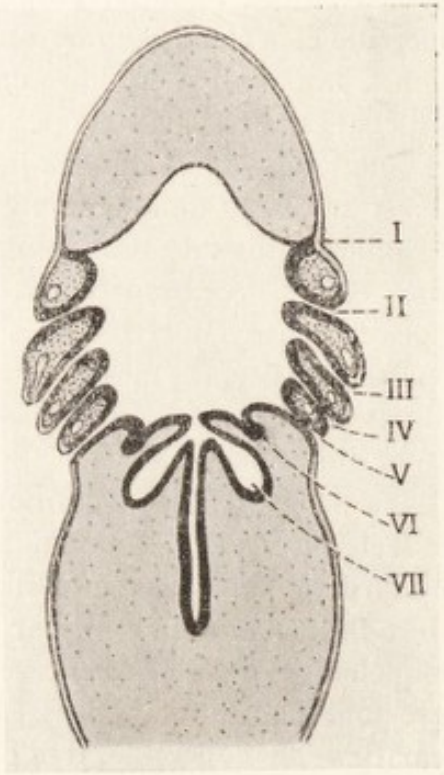


Figure 416. — Coupe frontale schématique montrant l'appareil branchial chez un embryon d'Amphibien anoure (d'après Makuschok). I à V, fentes viscérales (I = fente hyomandibulaire) ; VI, corps ultimo-branchial ; VII, poumon.

On voit que chaque poche branchiale est potentiellement capable de participer à la constitution du thymus, mais que toutes n'usent pas de ce pouvoir et qu'à ce point de vue, il y a de grandes variations. Il est possible cependant que des recherches plus précises montreraient que l'on a parfois confondu des placodes épibranchiales avec des bourgeons thymiques.

INVOLUTION DE L'APPAREIL BRANCHIAL CHEZ LES VERTÉBRÉS A RESPIRATION AÉRIENNE. DÉVELOPPEMENT DU THYMUS ET DES CORPUSCULES ÉPITHÉLIAUX (GLANDULES PARATHYROIDIENNES).

Les Amniotes, ainsi qu'on l'a déjà vu, ont quatre poches en arrière de l'hyomandibulaire et une cinquième rudimentaire dont l'évolution est variable et qui peut devenir le corps ultimo-branchial ou thyroïde latérale. Chez les Reptiles, ce nombre n'est pas douteux (Saint-Rémy et Prenant, Peter). Chez les Oiseaux, il y a également cinq poches branchiales (Canard, H. Rabl) séparées par autant d'arcs vasculaires, mais la quatrième est toute rudimentaire et éphémère, et la cinquième est comme d'habitude le corps ultimo-branchial. Enfin chez les Mammifères, leur nombre est toujours de quatre (1), même chez les Marsupiaux (Fraser et Hill), séparées par des arcs aortiques ; il y a derrière la dernière poche un arc aortique volumineux (fig. 417), portant sérialement le numéro 6 ; le cinquième est très petit et éphémère (Soulié, Tandler, etc.). On a même observé, chez l'embryon humain, un tout petit rudiment de poche, très fugace, derrière la quatrième branchiale (Tourneux et Soulié). D'une façon générale, néanmoins, la quatrième poche branchiale hypoblastique des Mammifères, comme la cinquième des Reptiles, des Oiseaux ou des Amphibiens, est vestigiaire et ne donne qu'un corps ultimo-branchial. Ces notions générales seront complétées dans la suite de ce chapitre.

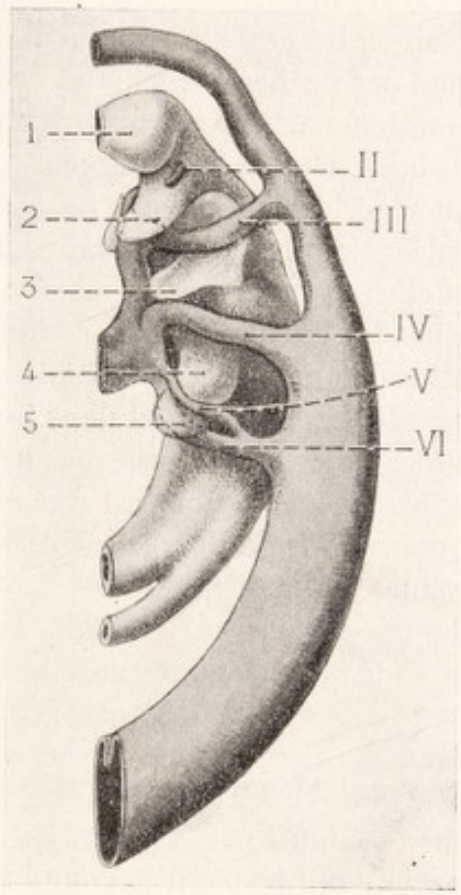


Figure 417. — Embryon de taupe. Reconstruction du pharynx branchial et des arcs aortiques (d'après Soulié). III, IV, V, VI, arcs aortiques ; II, restes du 2e arc aortique ; 1, 2, 3, 4, poches viscérales ; 5 corps ultimo-branchial.

Mais chez les Amphibiens au moment de la métamorphose, chez les Amniotes à des stades comparativement bien plus reculés, tout l'appareil branchial s'atrophie ou subit une involution caractéristique dans certaines de ses parties.

Nous avons déjà signalé, à plusieurs reprises, comme type d'involution

(1) Il est bien entendu que quand nous parlons de poches branchiales, la poche hyomandibulaire n'est pas comprise dans les numérations.

d'une poche branchiale, celle de la dernière, partout rudimentaire, dont la destinée, même chez les Poissons, est de former un corpuscule épithélial, nodule de cordons ou de follicules engainés dans une tunique conjonctive commune. Souvent, l'un de ces corps ultimo-branchiaux, celui de droite, s'atrophie. Il en est ainsi également chez les Urodèles, tandis que chez les Anoures et les Gymnophiones (Marcus), ils persistent tous deux et donnent des vésicules closes dans lesquelles certains auteurs ont cru voir un contenu colloïde et leur ont donné, de ce chef, le nom de thyroïdes latérales. Chez les Amniotes, il en est encore ainsi.

Mais entre la fente hyomandibulaire et le corps ultimo-branchial, l'involution des poches branchiales vraies peut aussi s'accompagner de leur transformation partielle en corpuscules épithéliaux. Nous l'avons déjà signalée plus haut, chez les Amphibiens, où elle coïncide avec l'apparition de la respiration aérienne. En s'atrophiant, les troisième et quatrième poches branchiales (Maurer, Baldwin) laissent comme résidu deux corpuscules qui persistent chez l'adulte.

Chez les Amniotes, il en est de même : exprimée d'une façon générale, la destinée d'une poche branchiale hypoblastique après sa période d'état, est de disparaître en se perdant dans le mésenchyme, soit totalement soit en laissant comme trace de son existence une ébauche thymique et un corpuscule épithélial. Mais le thymus est un organe constant dans la série des Vertébrés ; il est un produit de l'organogénèse de l'appareil branchial, tandis que les corpuscules en sont des résidus.

La première fente viscérale, au contraire, hyomandibulaire, même quand elle s'atrophie comme chez les Cyclostomes et les Téléostéens, ne laisse jamais de résidu de cet ordre ; elle disparaît entièrement et il ne reste, parfois comme dernier vestige de son existence, que son organe des sens épibranchial, innervé par le facial.

Bien orientés par ces notions d'ordre général, nous pouvons maintenant aborder dans le détail l'évolution de l'appareil branchial chez les Vertébrés à respiration pulmonaire.

Fente hyomandibulaire. — A partir des Amphibiens anoures, cette fente est utilisée dans la formation des oreilles moyenne et externe. Il est en effet aujourd'hui parfaitement établi (Spemann, Gaupp, Hammar, Broman) que la caisse du tympan des Mammifères en dérive directement.

Son évolution est très lente et se poursuit jusqu'aux derniers stades de la vie embryonnaire ; son parachèvement ne se produit même qu'après la naissance.

Sauf chez les Mammifères — et encore y a-t-il peut-être des exceptions — la membrane obturante se résorbe toujours. Mais la fente externe ne persiste pas ; le mésenchyme des arcs mandibulaire et hyoïdien prolifère bientôt et la referme au même point où elle s'était ouverte. Mais la membrane nouvelle n'est plus simplement épithéliale ; une lame conjonctive axiale la compose, revêtue en dehors par l'épiblaste du sillon branchial externe, en dedans par l'hypoblaste du fond de la poche viscérale : elle n'est autre, dès ce moment que la membrane du tympan.

Chez les Mammifères qui possèdent une oreille externe et un long conduit auditif, le pourtour épiblastique du tympan s'allonge et s'étale pour les constituer. Chez les Amphibiens et les Sauropsidiens qui n'en possèdent pas ou à peine, le tympan reste à fleur de peau. Nous n'insisterons pas sur ces détails, dont l'intérêt embryologique est minime. L'évolution de la partie hypoblastique de la fente est beaucoup plus compliquée et plus importante.

Chez les Amphibiens, elle se dilate et envoie un large diverticule dorsal ; elle se transforme ainsi en une ampoule, future caisse du tympan, s'ouvrant dans le pharynx par une portion rétrécie qui deviendra la trompe d'Eustache. Chez les Amniotes, et spécialement chez les Mammifères qui ont été le mieux étudiés (Hammar), le développement est semblable, mais toute la partie ventrale de la poche cesse de faire saillie vers le bas et, dans son ensemble, elle prend la forme d'un large tube, partant du pharynx et se dirigeant en haut et en dehors pour se renfler en une vésicule (fig. 418). Cette vésicule s'accole au fond du conduit auditif externe suivant un plan très oblique, presque horizontal, qui est, par le fait même, celui de la membrane du tympan.

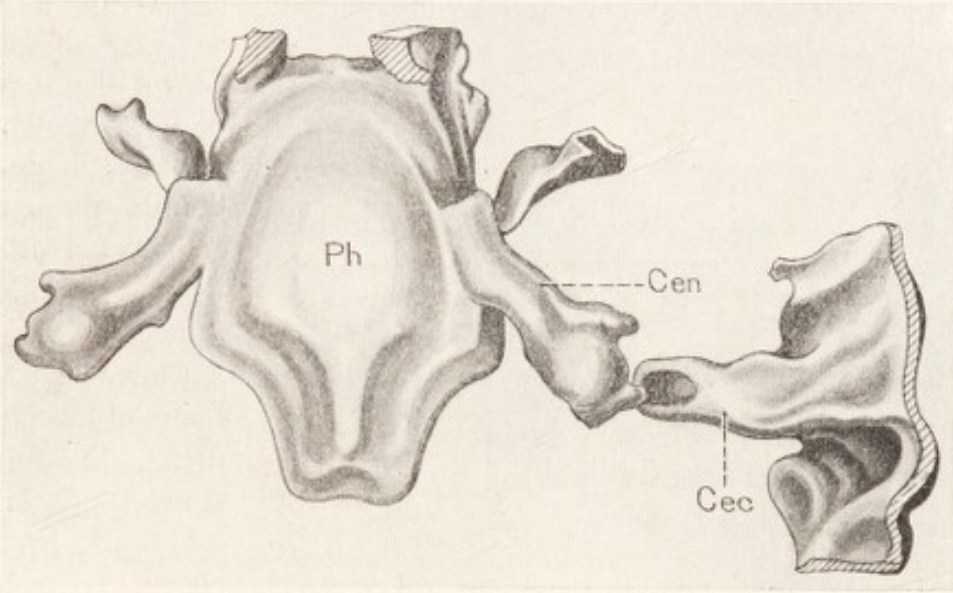


Figure 418. — Embryon humain ; évolution de la fente hyomandibulaire (d'après Hammar). *Cec*, canal ectobranchial (oreille externe). *Cen*, canal entobranchial (trompe et caisse du tympan) ; *Ph*, pharynx.

A partir de ce moment, l'oreille moyenne ne se modifie plus que lentement. Située au contact de la capsule cartilagineuse qui enveloppe l'oreille interne, et notamment des fenêtres ovale et ronde qui la perforent, elle est, dans le restant de son étendue, plongée dans un tissu muqueux à très larges mailles. Sur ses côtés passent les tiges cartilagineuses axiales des arcs mandibulaire et hyoïdien (cartilages de Meckel et de Reichert) (fig. 419).

Peu à peu, la caisse se dilate et prend la place du tissu lâche qui l'entoure ; elle s'applique sur les portions voisines des cartilages de Meckel et de Reichert, sur la chorde du tympan et les revêt de son épithélium. Longtemps ils restent appendus aux parois de la caisse par des sortes de mésos ; puis ceux-ci

se rompent en grande partie et ce qui en reste constitue ce que les anatomistes appellent les ligaments de l'enclume et du marteau.

La transformation de ces pièces cartilagineuses en osselets de l'oreille moyenne est une vieille question d'embryologie et d'anatomie comparée, qui a paru solutionnée pendant longtemps, mais que des travaux récents (Fuchs, etc.) ont remise en discussion et rendue fort obscure. Il semble cependant bien démontré (Gaupp, Broman), que chez les Mammifères, les extrémités craniennes des tiges squelettiques des arcs mandibulaire et hyoïdien, se confondent en une masse commune au pourtour dorsal du renflement tympanique de la fente hyomandibulaire, à un stade où ils ne sont encore que du procartilage. Au fur et à mesure qu'ils se chondrifient, dans cette masse commune se différencient le marteau et l'enclume d'une part, qui se séparent l'un de l'autre et du cartilage de Meckel, et l'étrier d'autre part, qui s'isole du cartilage de Reichert (fig. 419). Il est bon de remarquer que c'est là, à de petits détails près, ce que Reichert avait décrit il y a de longues années.

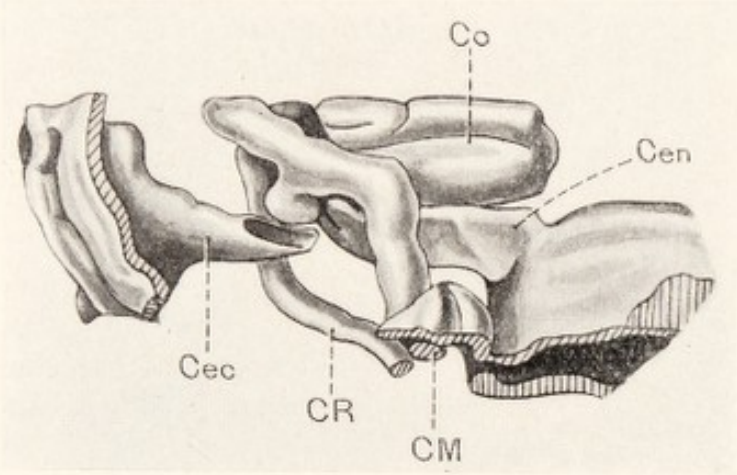


Figure 419. — Embryon humain. Développement de l'oreille (d'après Hammar). *Cec*, oreille externe ; *Cen*, trompe et caisse du tympan ; *Co*, canal cochléaire ; *CM*, cartilage de Meckel ; *CR*, cartilage de Reichert.

Chez les Amphibiens et les Sauropsidiens, l'histoire du squelette de la caisse est beaucoup moins claire. La columelle des Amphibiens, en une ou en deux pièces (operculum et plectrum), procède, embryologiquement, de la capsule cartilagineuse auditive (Gaupp, Spemann). La columelle en deux parties des Sauropsidiens : l'étrier osseux et l'extracolumelle cartilagineuse, a une origine encore douteuse. Les anciens auteurs (Reichert, Rathke) l'ont fait provenir du cartilage de l'arc hyoïdien et récemment, Gaupp et Versluys ont confirmé cette manière de voir. S'il en est ainsi, l'étrier est homologue dans la série des Amniotes, mais l'extracolumelle ne peut guère être représentée chez les Mammifères que par l'apophyse styloïde, qui est, chez eux, totalement indépendante de l'oreille. D'autre part, l'enclume et le marteau répondent respectivement au quadratum et à l'articulaire des Sauropsidiens et, dès lors, l'articulation cranio-mandibulaire des Mammifères n'est plus homologue à celle des Reptiles et doit être considérée comme une néoformation (Cf. Gaupp).

Fentes branchiales vraies. — Leur disparition et leur remplacement partiel par le thymus et les glandules parathyroïdiennes sont accompagnés chez les Amniotes, comme nous l'avons dit, de la formation d'un opercule délimitant une cavité branchiale complètement close, appelée sinus cervical,

destinée elle aussi à s'atrophier, après avoir, parfois, contribué à la formation du thymus.

Nous ne reviendrons plus sur la destinée de l'appareil branchial des Amphibiens sur laquelle tout l'essentiel a été dit et nous ne nous occuperons plus ici que des Amniotes.

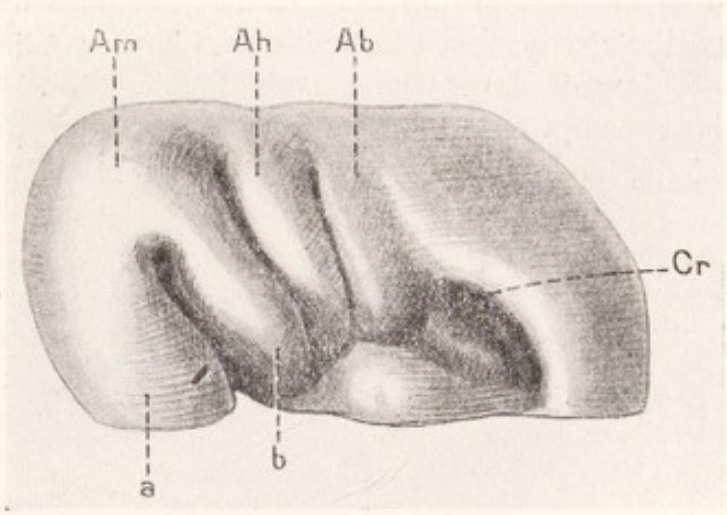


Figure 420. — Embryon de taupe. Vue extérieure de la région branchiale (d'après H. Rabl). *Am*, arc mandibulaire, avec *a*, et *b*, ses bourgeons maxillaire et mandibulaire ; *Ah*, arc hyoïdien ; *Ab*, 1er arc branchial ; *Cr*, crête rétrobranchiale.

Ils ont été l'objet de nombreux travaux et ils sont, à l'heure actuelle, bien connus (de Meuron, Van Bemmelen, Prenant, Nicolas, Simon, Tourneux, Soulié, Verdun, Saint-Rémy et Prenant, Peter, H. Rabl, Hammar et ses élèves, Fraser et Hill, etc.) ; maintenant encore, malgré quelques retouches apportées par des travaux récents, les thèses de Verdun et de Simon, les recherches de Saint-Rémy et Prenant, de Tourneux et de Soulié, restent classiques.

Rappelons que chez les Amniotes, les premières fentes branchiales peuvent s'ouvrir à l'extérieur : les deux premières chez les Reptiles et les Oiseaux, la première seulement chez les Mammifères (Verdun) ; mais chez ces derniers, il peut arriver que la membrane obturante ne se perfore jamais (H. Rabl).

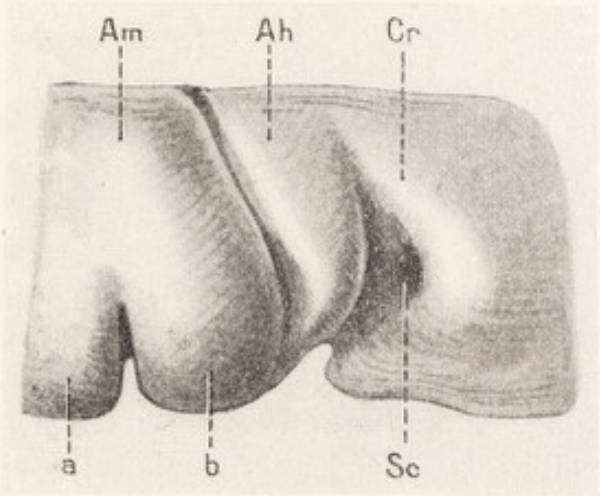


Figure 421. — Embryon de taupe. Région branchiale (d'après H. Rabl). Même légende que pour la fig. 420 ; *Sc*, sinus cervical.

Quoiqu'il en soit, cette ouverture ne dure pas, le mésenchyme des arcs, par sa prolifération, la referme et s'insinue entre les poches épi- et hypoblastiques, tout comme dans le développement de la membrane du tympan.

Pour fixer les idées et préciser en outre la signification de certains termes de nomenclature dont nous aurons à faire usage, nous examinerons rapidement l'évolution du sinus cervical et d'une fente branchiale type, la troisième par exemple.

Pendant l'involution de l'appareil branchial, l'aspect extérieur des parties latérales du cou se modifie profondément (fig. 420, 421 et 422). Au début, les fentes sont nettement visibles, séparées par des arcs nets, mais dont le volume et la saillie diminuent du premier au dernier. L'arc mandibulaire, épais, suit sa destinée propre et se transforme dans les bourgeons maxillaire et mandibulaire que nous connaissons. L'arc hyoïdien est volumineux aussi et va le devenir davantage encore. Derrière lui, les arcs et les fentes branchiaux, comprimés et tassés par l'exagération progressive de la courbure nuchale, tendent à se télescoper et occupent un champ relativement réduit et

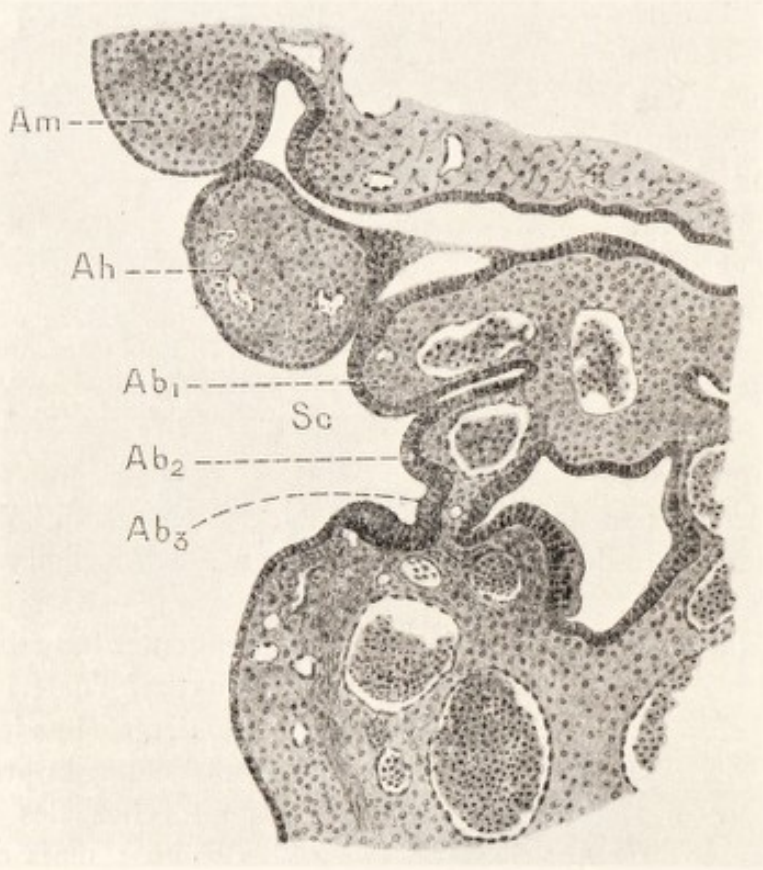


Figure 422. — Embryon de taupe. Coupe du sinus cervical en voie de fermeture (d'après H. Rabl). *Am*, *Ah*, *Ab*, comme précédemment ; Ab_2, Ab_3, arcs branchiaux 2 et 3 ; *Sc*, sinus cervical.

déprimé vers la profondeur (fig. 422). Cette dépression est bordée cranialement par l'arc hyoïdien dont la proéminence s'exagère de plus en plus et dorsalement par un prolongement de l'extrémité de cet arc, en forme de crête (crête rétrobranchiale) qui vient en arrière se perdre sur la saillie cardiaque (fig. 420). Telle est l'ébauche du sinus cervical.

Dans la suite, arc hyoïdien et crête rétrobranchiale s'accroissent en convergeant et forment ensemble une lame qui s'avance en recouvrant progressivement le fond du sinus cervical (fig. 421) et vient finalement se souder, par son bord libre, à l'épiblaste qui en forme le pourtour ventral et caudal. C'est, comme on le voit, exactement le processus par lequel se forme l'opercule des Poissons, mais il se complique par le fusionnement de la membrane bran-

chiostège à l'épiderme sur lequel elle repose. Finalement le sinus cervical est une petite cavité close, délimitée par un épithélium épiblastique, et dont le fond est occupé par le restant des arcs branchiaux et la partie épiblastique des fentes. Avec l'atrophie de ces dernières, le sinus s'oblitère, son épithélium se résorbe et il finit par disparaître complètement (1).

Pendant ce temps, l'involution des fentes branchiales a commencé et s'est poursuivie. La poche hypoblastique, aplatie dans le sens craniocaudal, se dilate dans la partie voisine de son fond en un diverticule dorsal et un ventral (Schémas fig. 423 et fig. 426). Elle ne communique plus avec le pharynx que par une portion rétrécie, appelée canal endobranchial (Hammar). On peut appeler d'autre part, canal ectobranchial (Hammar), l'invagination épiblastique située en dehors de la membrane obturante ; ce canal est court, et souvent même rudimentaire.

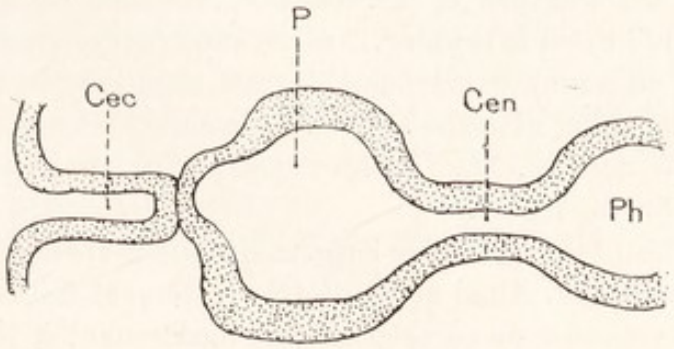


Figure a

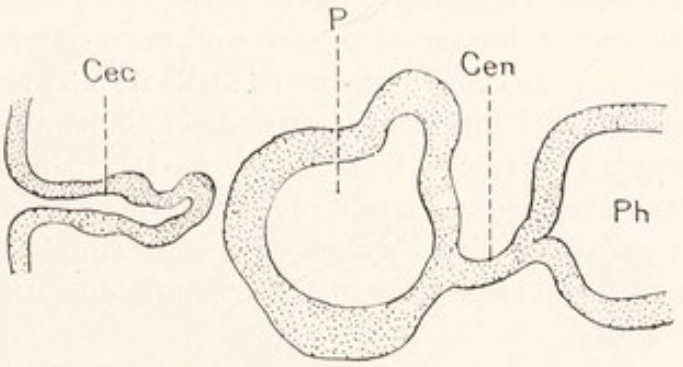


Figure b

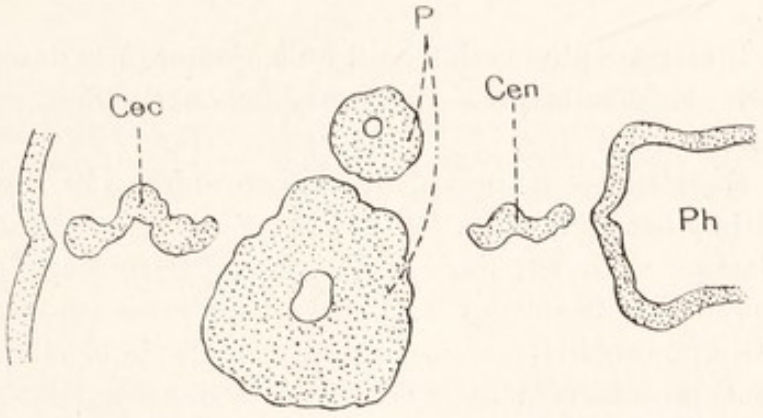


Figure c

Figure 423, a, b, c. — Schémas de l'évolution d'une fente branchiale d'amniote. *Cec*, canal ectobranchial ; *Cen*, canal entobranchial ; *P*, poche hypoblastique ; *Ph*, pharynx.

Puis le canal ectobranchial s'atrophie, soit directement par le simple fait que son épithélium se réincorpore à l'épiblaste de revêtement, soit après s'être isolé de toutes parts dans le mésenchyme (Schémas fig. 423 *b*, *c*). On ne sait pas exactement, dans ce dernier cas, si cette atrophie est due à une dégénérescence ou à une dispersion des cellules dans le mésenchyme ambiant.

(1) Chez l'homme la persistance anormale du sinus cervical, ou même de son orifice extérieur, donne lieu à des kystes et à des fistules bien connus des chirurgiens.

Le canal endobranchial subit une évolution analogue : il se détache parfois du pharynx, toujours de la portion dilatée de la poche (fig. 423, *b*, *c*).

Quant à la poche elle-même, ses parois s'épaississent par prolifération de ses cellules et elle se découpe en deux formations : l'une principale, dorsale chez les Reptiles et les Oiseaux, ventrale chez les Mammifères (Schéma fig. 423 *c*) est le thymus, l'autre, plus petite, ventrale chez les Sauropsidiens, plus ou moins exactement dorsale chez les Mammifères, est un corpuscule épithélial ou glandule parathyroïdienne. Tel est le schéma de ce que devient une fente-type. Nous verrons par la suite en quoi il s'altère selon les groupes et selon les fentes.

Enfin, l'involution de l'appareil branchial s'accompagne aussi de la ***formation du cou***. Ainsi qu'on l'a très justement fait remarquer (Vialleton), le cou des Amniotes ne correspond pas exactement à la région branchiale : il est plus étendu qu'elle et la dépasse en arrière. En réalité la partie dorsale du cou existe depuis longtemps dans la partie descendante de la courbure nuchale ; ce qui doit se former encore, ce sont ses parties latérales et ventrale. Dans ce processus la croissance interstitielle de la lame prépéricardique du champ mésobranchial joue le rôle essentiel (Vialleton). Grâce à elle, le cœur et le péricarde sont rejetés en arrière et passent dans le thorax : la bouche est au contraire reportée en avant ; la concavité de la courbure nuchale se redresse et le cou prend ainsi, par un processus simple, sa disposition définitive ; le sinus cervical siège dans la partie craniale de ses faces latérales.

CARACTÈRES PROPRES AUX DIVERS GROUPES D'AMNIOTES

Il ne reste plus maintenant qu'à ajouter, à la description générale qui précède, les détails qui s'observent dans chacun des groupes d'Amniotes pris en particulier.

Reptiles. — Ils possèdent six fentes *viscérales*, dont la dernière est le corps ultimo-branchial (fig. 424 et 425). En général, les quatrième, cinquième et sixième s'ouvrent dans le pharynx par un canal endobranchial commun (fig. 427). Beaucoup d'auteurs, pour cette raison, ont considéré le corps ultimo-branchial comme un diverticule de la cinquième poche, qui serait ainsi la dernière ; mais l'existence d'un arc aortique courant entre les deux, actuellement démontrée, suffit à faire justice de cette interprétation.

Les dérivés branchiaux des Reptiles sont actuellement bien connus (de Meuron, Maurer, Van Bemmelen, Saint-Rémy et Prenant, Peter, von Alten), et il est fort curieux de constater qu'ils sont très différents chez les Sauriens et les Ophidiens qui, de tous, ont été le plus complètement étudiés (Saint-Rémy et Prenant). Les canaux ectobranchiaux sont courts, rudimentaires, disparaissent rapidement et nous ne nous en occuperons plus.

Chez les Sauriens (fig. 424), la poche hypoblastique de la première fente, utilisée dans la formation de la caisse du tympan, ne donne rien d'autre. La seconde poche (première branchiale), fournit un gros diverticule dorsal, qui s'isole complètement et sera l'ébauche de la portion supérieure du thymus

ou thymus II, tandis que tout le reste s'atrophie. La troisième, après qu'elle s'est fermée et séparée de son canal ectobranchial, évolue selon le schéma typique. Après s'être dilatée, son diverticule dorsal se détache et devient l'origine de la partie inférieure du thymus (thymus III), tandis que le diverticule ventral, entraînant avec lui les portions externe et postérieure de la poche, devient une vésicule à paroi épaisse d'épithélium stratifié, dont la cavité disparaîtra rapidement ; c'est la glandule parathyroïdienne supérieure (III) ou glandule parathymique de Prenant. Un prolongement ventral de cette glandule, éphémère chez l'orvet, permanent chez le lézard (Maurer) s'unit au thymus et prend part à sa constitution.

La quatrième poche (troisième branchiale) est peu développée et ne s'ouvre

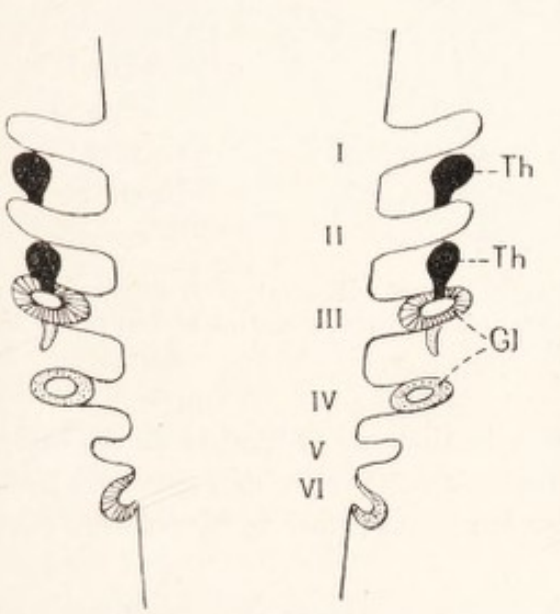


Figure 424. — Schéma des dérivés branchiaux chez l'orvet (d'après Saint-Rémy et Prenant). I à V, poches viscérales hypoblastiques ; VI, corps ultimo-branchial ; *Gl*, glandules épithéliales ; *Th*, ébauches thymiques. Les ébauches éphémères sont ponctuées.

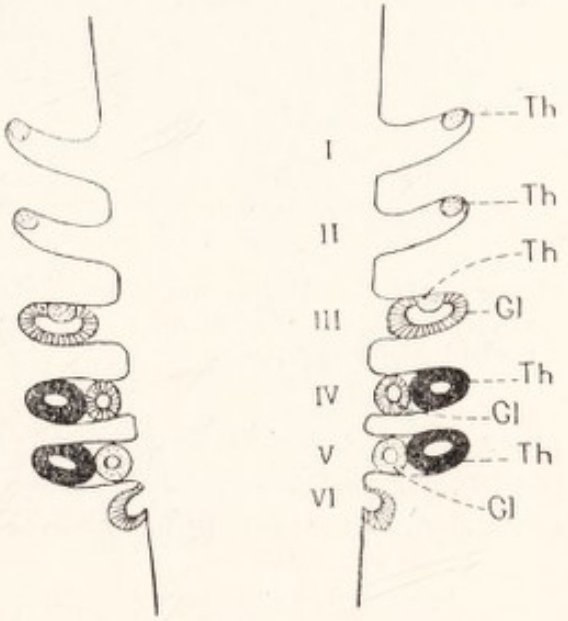


Figure 425. — Schéma des dérivés branchiaux chez les couleuvres (d'après Saint-Rémy et Prenant). Même légende que pour la figure précédente.

jamais à l'extérieur ; très tôt détachée de la membrane obturante et de son pédicule endobranchial, elle s'isole en une vésicule qui tend à prendre la forme et la structure d'une glandule parathyroïdienne, mais s'atrophie complètement dans la suite, par transformation de ses éléments en cellules du mésenchyme. La cinquième, plus rudimentaire encore, car elle arrive à peine à toucher l'épiblaste, disparaît très tôt, sans rien donner : elle paraît rentrer dans la paroi du pharynx qui redevient lisse et régulière. Enfin, la sixième poche forme, après s'être isolée du pharynx, une vésicule épithéliale close ; celle de droite disparaît sans laisser de trace ; dans celle de gauche, la paroi s'épaissit et bourgeonne en cordons ou en tubes, puis toute la vésicule se rapproche de la thyroïde et se met en rapport intime avec elle. C'est le corps ultimo-branchial ou thyroïde latérale. On se souvient que chez les Sélaciens

et les Amphibiens aussi, la dégénérescence de l'ébauche droite est fréquente.

Chez les Ophidiens (fig. 425, 426, 427), les deux premières poches hypoblastiques (hyomandibulaire et première branchiale) ébauchent chacune, sur leur face dorsale, un petit nodule d'aspect thymique qui ne tarde pas à s'atro-

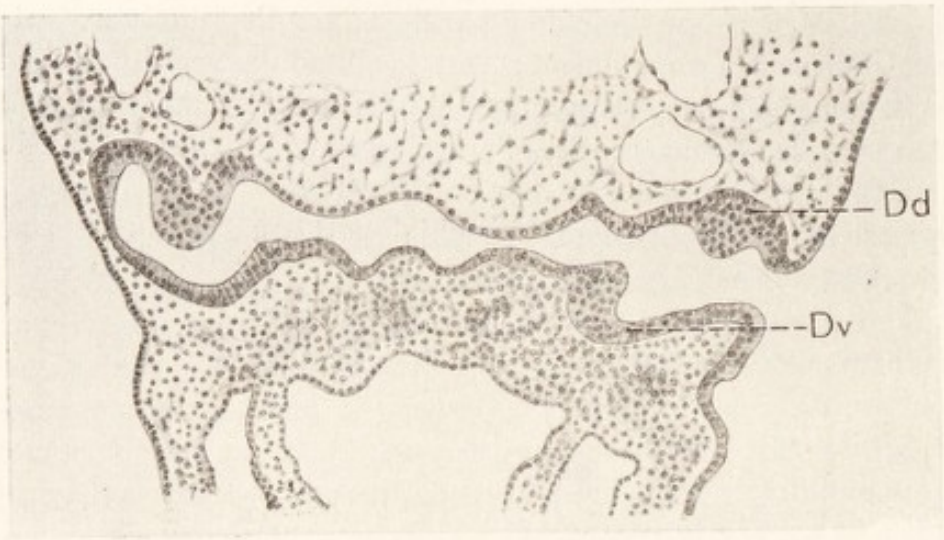


Figure 426. — Embryon de Coluber Æsculapii. Coupe entamant la troisième fente viscérale (d'après Saint-Rémy et Prenant). *Dv*, *Dd*, diverticules dorsal et ventral de la poche hypoblastique.

phier complètement. Telle est d'ailleurs la destinée de la totalité de ces deux poches, car les Ophidiens adultes sont dépourvus d'oreille moyenne. La troisième donne aussi une ébauche thymique éphémère, puis se transforme tout

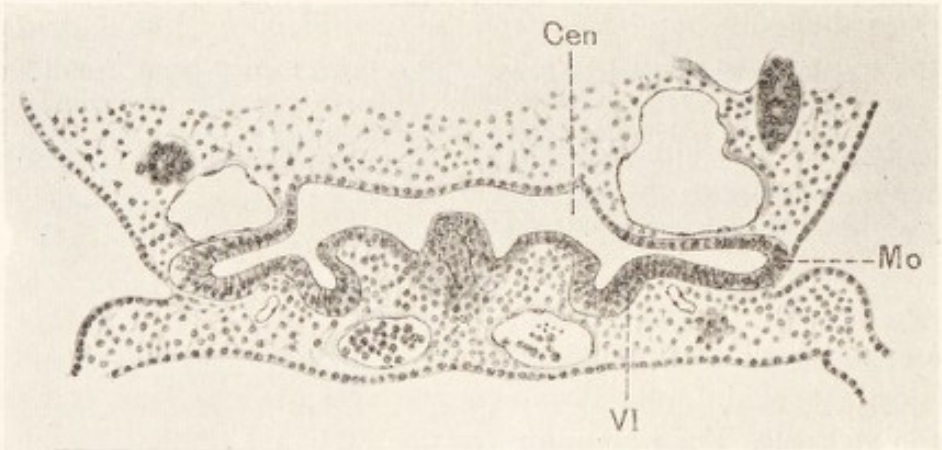


Figure 427. — Embryon de Coluber Æsculapii. Coupe passant par la 4e poche branchiale (d'après Saint-Rémy et Prenant). *Cen* canal entobranchial commun pour les poches viscérales IV, V et le corps ultimo-branchial (VI). *Mo*, membrane obturante.

entière en un gros corpuscule épithélial, glandule parathyroïdienne III. La quatrième subit la même évolution que la troisième des Sauriens, toute son extrémité distale se détache en une vésicule thymique (thymus IV) et le reste de la poche se transforme en un corpuscule épithélial, qui est chez l'adulte en rapport avec le thymus. La cinquième poche est le siège des mêmes pro-

cessus, mais son corpuscule épithélial s'atrophie rapidement. Enfin les deux corps ultimo-branchiaux, droit et gauche, deviennent des glandules épithéliales persistantes, placées au contact de la thyroïde.

Les différences mêmes qui existent entre les Sauriens et les Ophidiens sont intéressantes, parce qu'elles démontrent que toutes les poches branchiales ont en réalité les mêmes propriétés évolutives, mais qu'elles ne les déploient pas toujours ; pour des raisons que nous ignorons, des suppléances peuvent s'établir entre elles et elles peuvent se remplacer mutuellement.

Oiseaux. — Au travail fondamental de Verdun, quelques auteurs plus récents ont apporté des précisions intéressantes (H. Rabl, Johnson, Helgesson et Hamilton).

Les Oiseaux ont la même formule branchiale que les Reptiles ; chez eux aussi les quatrième, cinquième et sixième poches hypoblastiques s'ouvrent dans le pharynx par un canal commun (fig. 428) et la dernière, très réduite et qui n'arrive jamais à l'épiblaste, est comme un petit cul-de-sac de la précédente.

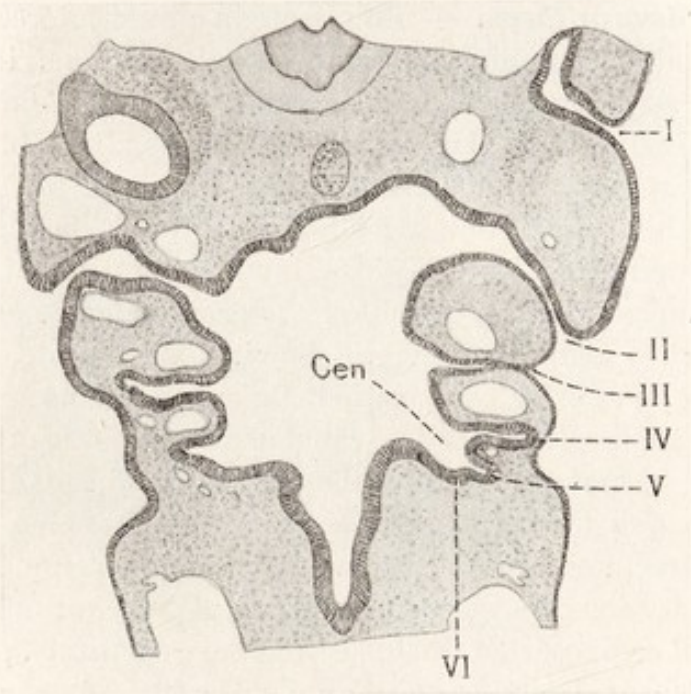


Figure 428. — Embryon d'Oiseau. Coupe du pharynx branchial (d'après H. Rabl). I à V, poches et fentes viscérales. VI, corps ultimo-branchial. *Cen*, canal entobranchial commun.

La première poche est incorporée tout entière dans l'oreille moyenne. La seconde, ébauche d'abord un diverticule ventral et un dorsal ; puis le canal ectobranchial se sépare de l'épiblaste, l'endobranchial de l'hypoblaste ; les renflements de la poche elle-même s'effacent ensuite et tout le système prend l'aspect d'un tube ou d'un cordon épithélial irrégulier, plongé dans le mésenchyme et qui ne tarde pas à disparaître complètement. La troisième poche, qui ne s'ouvre généralement pas à l'extérieur, se décolle de la membrane obturante, puis devient une poche aplatie envoyant de larges diverticules dorsal et ventral ; son canal endobranchial se rompt et disparaît. Enfin la poche se scinde en une partie dorso-craniale très volumineuse qui est l'ébauche thymique principale et une partie ventro-caudale plus petite, destinée à former une glandule parathyroïdienne qui s'applique chez l'adulte contre le pôle inférieur de la glande thyroïde. La quatrième poche ne s'ouvre jamais à l'extérieur et est toujours dépourvue de canal ectobranchial véritable. En dedans, elle communique avec le pharynx par un large orifice qui lui est commun avec la cinquième et avec la sixième ou corps ultimo-branchial (fig. 428). Cet orifice

se rétrécit en un tube endobranchial auquel aboutissent les poches IV, V et VI, puis ce tube s'oblitère et s'atrophie. Après cela, la quatrième poche subit la même évolution que la troisième, mais le cordon thymique qu'elle fournit est grêle et n'existe même peut-être pas chez tous les Oiseaux (Helgesson). La cinquième s'efface sans rien donner ; la sixième devient un corpuscule épithélial de structure compliquée, fait de cordons, de vésicules et de kystes à épithélium cilié. Chez certaines espèces, celui de gauche seul persiste (Johnson). Il n'affecte jamais de connexion intime avec le corps thyroïde, de sorte que le nom de thyroïde latérale qu'on lui donne souvent doit être remplacé par celui de corps ultimo-branchial.

Mammifères. — En raison du grand intérêt des dérivés branchiaux au point de vue physiologique et pathologique, ils ont fait l'objet de nombreux travaux (Prenant, Simon, Verdun, Tourneux, Soulié, Zuckerkandl, Erdheim, Fox, Hammar et ses élèves, H. Rabl, Marchetti, Fraser et Hill, Kingsbury, Badertscher, Stewart).

Chez les Mammifères adultes d'ailleurs, la région thymo-thyroïdienne est compliquée ; les dérivés et les résidus branchiaux subissent d'importants changements topographiques, se confondent souvent entre eux, spécialement avec la glande thyroïde. Celle-ci, d'autre part, n'est pas homogène dans sa structure et sa composition. On a décrit dans ses lobes latéraux, chez diverses espèces, des cavités (canal central de Prenant), des kystes ciliés ou non, des corpuscules épithéliaux parathyroïdiens (Nicolas, Kohn, etc.). Dans les cas que l'on peut considérer comme les plus typiques (Chéiroptères), on trouve, accolés à la face postérieure de chacun des lobes latéraux de la thyroïde, deux de ces corpuscules ou glandules : interne et externe (Nicolas). Ils sont composés de tractus épithéliaux compacts, parsemés de formations vésiculeuses. Il arrive que l'un d'entre eux soit complètement enchassé dans le tissu thyroïdien. En outre, dans ce tissu même, se trouvent soit un système de canaux épithéliaux, soit un lobule nettement thyroïdien, mais d'aspect plus compact que le reste, à vésicules plus petites (Hérisson, d'après Nicolas). A la glandule parathyroïdienne interne peuvent être annexés des grains thymiques aberrants (chat). Enfin, les deux glandules parathyroïdiennes n'existent pas toujours ; parfois il n'y en a qu'une (lapin).

On soupçonne bien, dans ce complexe, les corps épithéliaux et ultimobranchiaux qu'a fait connaître le développement des Sauropsidiens, mais il a fallu de longues recherches pour les cataloguer à peu près exactement.

Mais chez certains Mammifères on observe encore une autre particularité. Chez le cobaye, le porc, certains Lémuriens et certains Marsupiaux (Trichosurus), il y a deux thymus, l'un cervical, superficiel et siégeant sous le peaucier, l'autre thoracique, qui est le thymus habituel. Chez la taupe et, parmi les Marsupiaux, chez Phascolarctes et Phascolomys, le thymus cervical existe seul. Ces variations, on le voit, ne se laissent aucunement ranger en une série phylogénétique ; elles relèvent donc de circonstances contingentes complètement inconnues.

Or, des recherches embryologiques récentes ont montré clairement que le thymus, chez certaines formes, n'est pas entièrement hypoblastique, comme

chez les Sauropsidiens et les Vertébrés inférieurs, mais procède en partie aussi de l'épiblaste du sinus cervical. Ce fait important, déjà soupçonné il y a longtemps par Katchensko et par Prenant, a été bien observé et décrit dans ces dernières années par H. Rabl (taupe), Ruben (cobaye), Zottermann (porc), Nierstrasz (Tarsius et Nycticebus), Fraser et Hill (Marsupiaux). Ces mêmes auteurs ont établi que le thymus épiblastique est le thymus cervical, tandis que le thymus thoracique provient des poches branchiales.

Les dispositions réalisées chez certains Marsupiaux adultes (Trichosurus) sont très intéressantes parce qu'elles se rapprochent de celles des Reptiles et

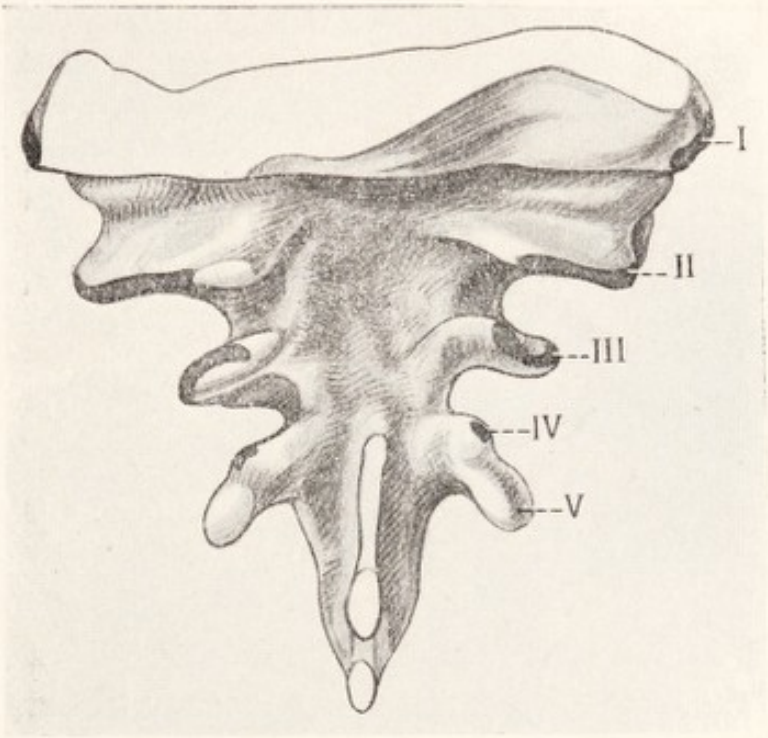


Figure 429. — Embryon de taupe. Reconstitution du pharynx branchial (d'après H. Rabl). I à IV, poches viscérales ; en noir leur zone d'accolement à l'épiblaste. V, corps ultimo-branchial.

fournissent une excellente base pour l'interprétation des autres Mammifères (Fraser et Hill). Le thymus est là représenté par trois paires de glandes, isolées l'une de l'autre : un thymus cervical superficiel et deux autres, plus profonds. Il y a deux paires de glandules épithéliales, mais nullement parathyroïdiennes par leur topographie : l'une est située près du point de division de la carotide primitive, l'autre est incluse dans le troisième thymus ou placée tout près de lui. Les corps ultimo-branchiaux ont complètement disparu chez l'adulte ; chez les grands fœtus, ils sont représentés par une large vésicule qui ressemble fort au canal central de la thyroïde de Prenant.

Nous pouvons maintenant aborder le développement de ces organes.

Les Marsupiaux, comme les autres Mammifères, ont cinq poches viscérales (hyo-mandibulaire et quatre branchiales), dont la dernière (ultimo-branchiale) est petite, n'arrive pas à l'épiblaste et est comme appendue à la précédente (fig. 429). Un arc aortique rudimentaire passe au devant d'elle et un autre,

plus développé (6e arc), la limite en arrière (Soulié, Tandler) (fig. 417). Cette dernière poche donnera le corps ultimo-branchial ; elle est donc l'équivalent de la sixième des Sauropsidiens.

Le sinus cervical, d'autre part, est relativement précoce et suit dans son développement la marche que nous avons déjà tracée.

Chez les Marsupiaux (Fraser et Hill) l'origine des dérivés énumérés plus haut est la suivante : l'épiblaste de la paroi interne du sinus cervical prolifère dans sa partie antérieure, près du canal ectobranchial de la première fente branchiale (fig. 430), et toute cette partie s'isole pour former le thymus superficiel, pendant que le reste s'atrophie. Le thymus profond antérieur,

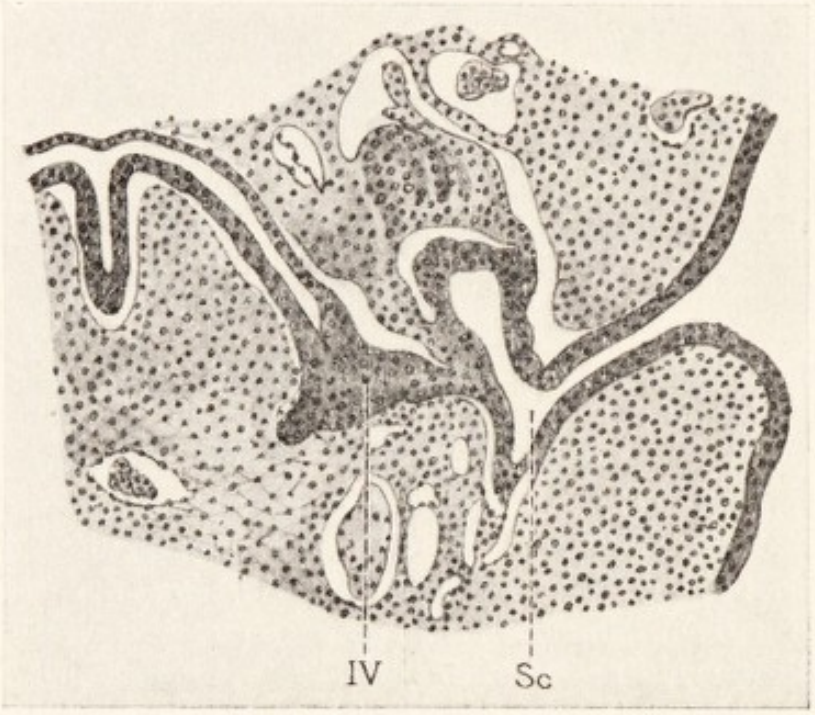


Figure 430. — Embryon de Trichosurus vulpicula. Coupe du sinus cervical *Sc* (d'après Fraser et Hill). IV, 4e poche viscérale.

provient du renflement ventral et de toute la paroi caudale de la troisième poche hypoblastique, tandis que sa portion cranio-dorsale donne le corpuscule épithélial antérieur. La quatrième poche viscérale se comporte de même et donne naissance au thymus profond postérieur, et à son corpuscule satellite. Enfin la dernière poche, après s'être isolée, se transforme en un corps ultimo-branchial, qui pénètre dans l'intérieur du lobe latéral de la glande thyroïde, et fournit là de nombreux cordons épithéliaux qui se mélangent étroitement au tissu thyroïdien ; son dernier vestige est une sorte de canal central qui finit aussi par disparaître. Semblable évolution du corps ultimo-branchial a été décrite il y a longtemps (1896) par Simon, puis par d'autres chez divers Mammifères. Dans ces conditions, il est naturel qu'on le considère comme ayant réellement la valeur d'une thyroïde latérale.

De ce développement on peut aisément déduire toutes les variantes que l'on découvre chez les Mammifères autres que chez les Marsupiaux. Chez

tous, le thymus provient exclusivement de la troisième poche viscérale (fig. 431, 432) ; il n'y a qu'une exception connue, le chat (Verdun) où la quatrième forme aussi un petit lobule thymique (fig. 433). Chez la taupe, (H. Rabl) le thymus thoracique, issu de la troisième poche, s'atrophie complètement et il ne reste chez l'adulte qu'un thymus épiblastique, né du sinus cervical.

Les deux corpuscules épithéliaux, généralement en rapport étroit avec la thyroïde et que l'on appelle pour cela glandules parathyroïdiennes, proviennent toujours, l'externe de la troisième poche, l'interne de la quatrième (fig. 431, 432, 433).

Quant aux corps ultimo-branchiaux, ils ne manquent jamais, mais peuvent cependant s'atrophier (fig. 432) sans qu'on puisse leur assigner un rôle (Verdun). En général ils pénètrent dans les lobes latéraux du corps thyroïde et là, participeraient à la formation de l'organe selon les uns (récemment Zuckerkandl et Badertscher), s'y

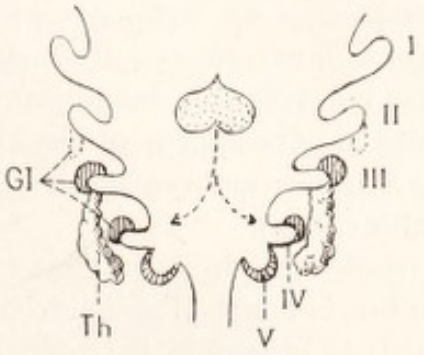


Figure 431.

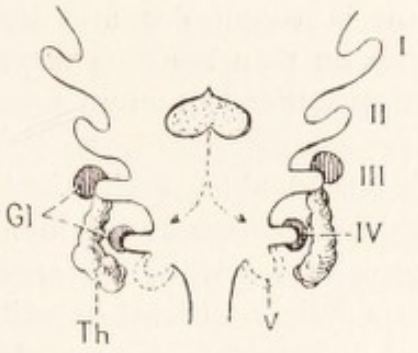


Figure 432.

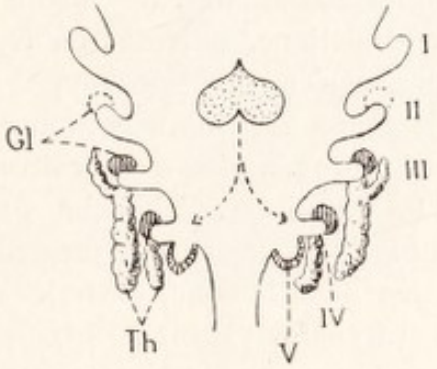


Figure 433.

Figures 431, 432 et 433. — Schémas des dérivés branchiaux chez le lapin (431), la taupe (432) et le chat (433). I, II, III, IV, poches viscérales ; V, corps ultimo-branchial. *Th*, thymus ; *Gl*, glandules parathyroïdiennes.

transformeraient de façon variable selon d'autres. Les kystes variés, le canal central et l'amas conglomeré de vésicules thyroïdiennes que l'on peut rencontrer dans ces lobes, ne sont probablement que des étapes de l'involution définitive de ces corps.

Il ne nous reste qu'un mot à dire de la seconde fente (première branchiale). La lame obturante ne s'y perfore jamais ; la poche hypoblastique subit une évolution très analogue à ce qu'elle est chez les Oiseaux : après s'être dilatée en un renflement dorsal et un ventral, elle se réduit secondairement en un tube épithélial (canal branchial de C. Rabl), irrégulier, un peu onduleux, ouvert dans le pharynx par un orifice relativement large. Cet orifice se ferme ; une trace en persiste chez l'adulte dans la fossette amygdalienne. Puis le tube endobranchial s'isole complètement de l'hypoblaste et devient

un cordon plein dont les connexions épiblastiques ne tardent pas non plus à se perdre. Finalement, il disparaît au sein du mésenchyme, sans laisser le moindre vestige.

DÉVELOPPEMENT DE LA LANGUE

Les Poissons n'ont pas de langue ; la muqueuse rétro-labiale peut bien se soulever en un repli, des pièces cartilagineuses peuvent même se trouver dans son axe chez les Cyclostomes, mais cet organe n'a rien de comparable avec une véritable langue qui n'apparaît que chez les Amphibiens et n'a tout son développement que chez les Mammifères.

L'histoire embryologique de la langue est simple et bien connue (His, Kallius, etc.).

Dès les Amphibiens, elle se constitue par deux ébauches, placées au plancher de la bouche l'une derrière l'autre, séparées par le vestige du canal primitif de la glande thyroïde. L'ébauche antérieure se soulève au point de réunion, dans le plan médian, des deux arcs mandibulaires et n'est qu'un bourrelet de la muqueuse buccale très riche en glandes tubuleuses ; on l'appelle champ glandulaire. L'ébauche postérieure est aussi une élevure de la muqueuse médiane, naissant en regard de la copule des arcs hyoïdiens. Dans son axe s'engagent des muscles venus du plancher du pharynx. Plus tard les champs glandulaire et musculaire se confondent en un organe unique et la langue n'a plus qu'à croître.

Chez les Amniotes, l'ébauche linguale est double aussi. L'antérieure, (tuberculum impar de His) se présente au début comme une saillie arrondie du plancher de la bouche, entre les unions médio-ventrales des arcs mandibulaires et hyoïdiens droits et gauches. Juste derrière elle, est le petit cul-de-sac d'où est issue la glande thyroïde, déjà transformée, à ce stade, en un organe endocrine.

L'ébauche postérieure, située en arrière de ce cul-de-sac, est paire à son début, composée de deux petits tubercules qui se confondent d'ailleurs très rapidement. Bientôt après, les deux ébauches se soudent suivant deux lignes convergentes qui répondront chez l'adulte au *V* des papilles caliciformes ; le trou borgne qui en occupe le sommet est le dernier vestige du canal thyroïdien. Très tôt la musculature hypobranchiale, innervée par le nerf hypoglosse, s'engage dans le stroma conjonctif de la langue.

ORGANES ACCESSOIRES ET LARVAIRES

Le développement de tous les organes et de toutes les régions de la tête des Vertébrés viennent d'être passés en revue. La plupart d'entre eux n'ont plus qu'à croître et ne subiront plus jusqu'à l'état adulte que des change-

ments dans leur topographie et dans leur structure fine. Dans la peau et dans les muqueuses se développeront de nombreuses glandes, dont les salivaires et les lacrymales sont les plus importantes. Mais, embryologiquement, ces glandes ont un intérêt restreint ; elles procèdent, à la manière de toutes les glandes, d'invaginations de l'épithélium qui leur donne naissance. Très variables suivant les groupes, les familles, les genres et même les espèces, leur importance réside dans leur texture histologique et dans leur répartition topograhique qui est largement utilisée dans un but de classification. Nous n'avons donc pas à nous en occuper ici. Il en est de même d'une foule de dérivés de l'épiderme : écailles, dents cutanées et autres, plumes, poils, formations cornées diverses, dont l'étude, même embryologique, constitue un des chapitres de l'anatomie comparée. Pour des raisons analogues, nous avons délibérément laissé de côté le développement du squelette de la tête. Ce n'est pas cependant qu'il n'ait fait dans ces dernières années l'objet de copieuses études (Gaupp, ses élèves, et bien d'autres encore). Le crâne primordial d'un grand nombre d'embryons appartenant à tous les groupes a été abondamment décrit. Mais dans une question semblable, qui n'est faite que de la réunion d'une infinité de petites questions de détail, si l'on ne se borne pas à l'énoncé d'un schéma général fort banal, on est obligé d'entrer dans de longues et minutieuses descriptions, qui s'étendraient sur un nombre de pages considérable et dont l'intérêt au point de vue purement embryologique serait assez médiocre. De nombreux traités de zoologie, d'anatomie comparée et d'anatomie humaine y ont consacré des chapitres qui résument tout ce qu'il y a d'important et nous y renvoyons le lecteur.

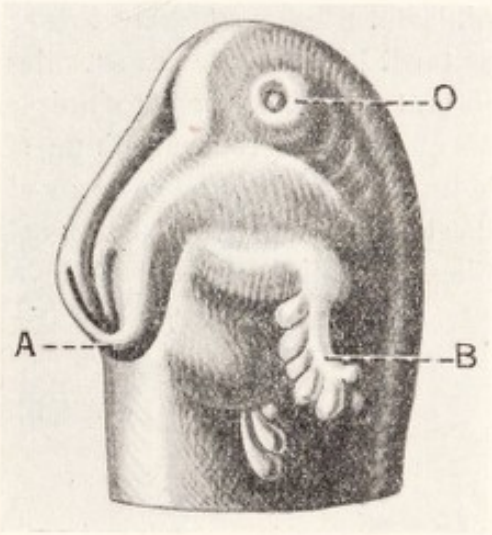


Figure 434. — Embryon de grenouille. Extrémité céphalique (d'après Hunsberg). *A*, appareil de fixation ; *B*, branchies externes ; *O*, œil.

Nous ne dirons qu'un mot, pour terminer, d'un dispositif assez curieux qui, dans certains groupes, permet à la larve éclose de se fixer sur des corps étrangers.

Les Amphibiens anoures ont un semblable appareil de fixation. Sa forme est assez variable selon les espèces ; il est double ou unique et en forme de croissant (fig. 434). Il a l'aspect d'une sorte de ventouse ; c'est une dépression en cupule de l'épiblaste située sur les côtés et derrière la bouche. Sa paroi est formée d'un haut épithélium cylindrique, d'une structure très élégante et dans la constitution duquel entre exclusivement la couche de revêtement du feuillet externe (Cf. le travail récent de L. Marchetti). Cet organe est purement larvaire et s'atrophie dès que le jeune têtard se met à nager.

Beaucoup plus remarquable est la ventouse de fixation des larves des Ganoïdes (Amia, Lepidosteus) et du Polypterus (Gr. Kerr, Reighard et Phelps, Samadsky). C'est une sorte de large plaque, simple ou double, saillant au devant de la bouche et incluse dans l'épiblaste à la surface duquel elle fait légèrement saillie. Or cet organe, malgré sa situation superficielle, procède de l'hypoblaste.

A de jeunes stades (Amia possédant 12 somites), de chaque côté de l'intestin préoral, l'hypoblaste pousse un large diverticule qui s'étale en avant et vient s'accoler à l'épiblaste entre la lèvre supérieure et l'organe olfactif. Chacun de ces diverticules se sépare complètement de la paroi pharyngienne grâce à un étranglement circulaire, tandis que son accolement à l'épiblaste devient une véritable soudure, un vrai fusionnement des deux feuillets, tout comme dans la membrane pharyngienne. Puis la lame de soudure se rompt et les deux vésicules s'ouvrent largement à l'extérieur par un orifice dont le pourtour est fait par la continuité de leur paroi hypoblastique et de l'épiblaste. Elles sont donc incorporées dès ce moment au feuillet externe. Plus tard, la forme de ces saccules change : chacun d'eux se recourbe en un croissant dont les cornes s'unissent à celles de son congénère. Ils s'évaginent ensuite, se creusent d'une série de dépressions d'aspect glandulaire. A la fin de la période larvaire ils s'atrophient.

Il est impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, de donner une explication satisfaisante d'un développement aussi extraordinaire.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Agar. *Anat. Anz.*, XXVIII, 1906. — Von Alten. *Arch. mikr. Anat.*, LXXXVII, 1916. — Ankarswärd et Hammar. *Zool. Jahrb. Abt. anat. u. Ont.*, XXXVI, 1913. — Badertscher. *Amer. Journ. Anat.*, XVII, 1915 ; XXIII, 1918 ; XXV, 1919. — Baldwin. *Journ. Morph.*, XXX, 1918. — Beard, *Anat. Anz.*, IX, 1894. — Braus, *Anat. Anz.*, XXIX, 1906. — Bryce. *Journ. Anat. and Phys.*, XL, 1906. — Camp. *Journ. Morph.*, XXVIII, 1917. — Castellaneta. *Arch. ital. Anat. e Embriol.*, XIV, 1915 et XV, 1917. — Dustin. *Arch. Biol.*, XXX, 1920. — Erdheim. *Anat. Anz* , XXIX, 1906. — Fraser et Hill. *Phil. Trans. roy. Soc.* London, B, 207, 1916. — Fraser, *ibidem*. — Fox. *Amer. Journ. Anat.*, VIII, 1908. — Gaupp. *Ergebn. Anat. u. Entwick.*, 1899. — Greil. *Anat. Anz.*, XXVIII, 1906 ; *Anat. Hefte*, XXIX, 1905. — Hammar. *Arch. mikr. Anat.*, LIX, 1902 et LXI, 1903 ; *Ergebn. d. Anat. u. Entwick.*, 1909 ; *Arch. mikr. Anat.* LXXIII, 1909 ; *Anat. Anz.*, XLIII, 1913. — Hamilton. *Anat. Anz.*, XLIV, 1913. — Hanson. *Anat. Anz.*, XXXIX, 1911. — Helgesson. *Anat. Anz.*, XLIII, 1913. — Julin *Arch. Biol.*, VII, 1887. — Johnson. *Journ. Morph.*, XXXI, 1918. — Kellicott. *Mém. New-York Acad.*, II, 1905. — Kallius. *Anat. Hefte*, XVI, 1901 ; XXVIII, 1905 ; XXXI, 1906. — Kingsbury. *Amer. Journ. Anat.*, XVIII, 1915 ; *Anat. Anz.*, XLVII, 1915. — F. T. Lewis. *Anat. Anz.*, XXVIII, 1906. — W. A. Locy. *Anat. Anz.*, XXIX, 1906. — Marchetti. *Anat. Anz.*, XLVII, 1914 ; *Arch. ital. Anat. e Embriol.*, XVI, 1917. — Marcus. *Arch. mikr. Anat.*, LXXI, 1907. — Maurer. *O. Hertwig's Handbuch vergl. u. exp. Entwick.*, 1906. — Maximow. *Arch. mikr. Anat.*, LXXX, 1912. — de Meuron. *Diss. inaug.*, Genève, 1886. — Moroff. *Arch. mikr. Anat.*, LX, 1902 et LXIV, 1904. — Muller. *Arch. mikr. Anat.*, XLIX, 1897. — Muthmann. *Anat. Hefte*, XXVI, 1904. — Nicolas. *Bibliogr. Anat.*, IV, 1896 et V, 1897. — Norris. *Amer. Journ. Anat.*, XXIV, 1918. — Peter. *Arch. mikr. Anat.*, LVII, 1901. — Prenant. *La Cellule*, X, 1894 ; *Journ. Anat. et Phys.*, XXVII, 1891. — H. Rabl. *Arch. mikr. Anat.*, LXX, 1907. — *Stzb. K. Akad. Wiss.*, Wien, CXVIII, 1909 ; *Arch. mikr. Anat.*, LXXXII, 1913. — Reighard et Phelps. *Journ. Morph.*, XIX, 1908. — Ruben. *Anat. Anz.*, XXXIX, 1911. — Saint-Remy et Pre-

nant. *Arch. Biol.*, XX, 1903. — Salkind. *Arch. Zool. exp. et gén.*, LV, 1915. — Sawadsky. *Anat. Anz.*, XL, 1911. — Simon. *Thèse de Nancy*, 1896. — Soulié et Verdun. *Journ. Anat. et Phys.*, XXXIII, 1897 ; Soulié et Bonne. *Journ. Anat. et Phys.*, XLIV, 1908. — Spemann. *Zool. Jahrb.*, XI, 1898. — Steward. *Amer. Journ. Anat.*, XXIV, 1918. — Stockard. *Anat. Anz.*, XXIX, 1896. — Tandler. *Anat. Hefte*, XXXVIII, 1909. — Tourneux et Verdun. *Journ. Anat. et Phys.*, XXXIII, 1897. — Tourneux et Soulié. *C. R. Soc. Biol.*, 1907. — Van Bemmelen. *Zool. Anz.*, 1886, 1887 ; *anat. Anz.*, IV, 1889. — Verdun. *Thèse de Paris*, 1898. — Vialleton. *Arch. Anat. micr.*, X, 1908. — Zotterman. *Anat. Anz.*, XXXVIII, 1911. — Zuckerkandl. *Anat. Hefte*, XXI, 1903.

LIVRE II

DÉVELOPPEMENT DU TRONC

CHAPITRE PREMIER

DÉVELOPPEMENT DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL ET PÉRIPHÉRIQUE ET DU SYSTÈME SYMPATHIQUE. — DÉVELOPPEMENT DE LA MUSCULATURE DU TRONC ET DES MEMBRES.

NOTIONS GÉNÉRALES SUR L'ÉVOLUTION DE L'ÉPIBLASTE

Au cours de son évolution jusqu'à l'état adulte, l'épiblaste, dans le tronc comme dans la tête, se transforme progressivement en épiderme et subit, en outre, un bon nombre de différenciations locales : glandes diverses et variées, dents cutanées, écailles, plumes, poils, bourgeons ou organes sensoriels, etc. Mais le développement de ces organes, simple d'ailleurs et extrêmement uniforme, tout en offrant un intérêt considérable pour l'anatomie comparée et l'histologie des Vertébrés, ne soulève aucune question embryologique importante. Nous le passerons donc sous silence et nous nous bornerons à une description, brève d'ailleurs, de la formation de l'appareil mammaire qui mérite une mention spéciale.

Les recherches les plus récentes (Eggeling, Brouha, Schil, Bresslau, etc.) ont apporté la preuve du fait, très intéressant, que la glande mammaire, tant chez les Placentaires que chez les Aplacentaires, n'est nullement un organe nouveau, formé de toutes pièces et apparu à un moment donné de l'évolution phylogénétique, mais n'est qu'un champ cutané, transformé et adapté à des fonctions nouvelles.

Chez les Monotrèmes, dans ce champ mammaire les poils persistent avec leurs glandes sébacées, tandis que les glandes sudoripares, hypertrophiées et histologiquement modifiées, deviennent les glandes lactées.

Chez les Placentaires, où il y a plusieurs champs mammaires de chaque côté du corps, leur première ébauche est une large bande longitudinale

d'épiblaste épaissi, tendue entre les crêtes des membres antérieurs et postérieurs (bande mammaire). A sa surface libre elle se renfle en une crête plus saillante (crête mammaire d'O. Schultze), qui se découpe plus tard en autant de nodules isolés qu'il y aura de mammelons chez l'adulte, tandis qu'entre ces nodules, bande et crête s'atrophient rapidement. Des dispositions complètement analogues ont été reconnues chez l'embryon humain (Brouha), dont la mamelle pectorale est le dernier vestige d'un appareil primitivement beaucoup plus étendu.

Dans la suite, le nodule mammaire s'épaissit et s'étale. De sa face profonde partent des cordons épithéliaux ou des tubes, en tout point identiques à des ébauches de glandes sudoripares et qui deviendront les canaux galactophores et les glandes lactées. Sur son pourtour prennent naissance des follicules pileux avec des glandes sébacées rudimentaires (Brouha), très nombreux dans la région aréolaire.

Quant au mammelon, il provient d'un soulèvement global du champ glandulaire, au sommet duquel les canaux galactophores s'ouvrent, soit isolément, soit par un sinus commun.

Cette évolution de la glande mammaire est très lente, elle ne s'achève complètement qu'à la puberté. On sait par les recherches de Bouin et Ancel, que même à ce moment, l'activité fonctionnelle de la mammelle ne se produit que périodiquement, sous l'influence de la sécrétion interne du corps jaune d'abord et ensuite d'une glande spéciale développée dans le stroma musculaire de l'utérus en gestation.

SYSTÈME NERVEUX CENTRAL ET PÉRIPHÉRIQUE

Au stade jusqu'où nous en avons mené l'étude, le tube médullaire était essentiellement constitué de la même façon chez tous les Vertébrés (fig. 435) : cavité en forme de fente sagittale plus ou moins large ; parois latérales d'épithélium cylindrique stratifié ; plancher aminci, voûte de cellules cylindriques, lâchement unies dans les jeunes stades, tant que se forme la crête ganglionnaire (fig. 437).

Ce tube, pour devenir la moelle épinière, ne fera guère que s'accroître et subir une histogénèse d'ailleurs très complexe : formation de l'épendyme, des substances grise et blanche, de la névroglie, etc. En même temps, le mésenchyme ambiant, d'origine sclérotomiale, se condensera à sa surface en couches successives qui se différencieront de dedans en dehors en pie-mère, arachnoïde, dure-mère et squelette vertébral cartilagineux ou osseux. Ces différenciations sortent du cadre que nous nous sommes tracé et nous nous bornons à les énoncer.

En revanche, le tube médullaire fournit une série de dérivés que nous devons passer en revue et qui sont : les racines dorsales et ventrales des nerfs périphériques avec leurs ganglions, le système du grand sympathique

et enfin, mais chez les Anamniotes seulement, l'appareil larvaire dit de Rohon-Beard.

Le développement des nerfs périphériques moteurs et sensibles est bien plus simple dans le tronc que dans la tête. Le mésoblaste y est, en effet, régulièrement segmenté, les myotomes se succèdent, tous semblables, empilés comme des pièces de monnaie ; leur nombre est fixe pour chaque espèce et aisé à compter ; chaque segment donne, typiquement, un myotome et un sclérotome. Enfin, chaque métamère du feuillet moyen possède son nerf, représenté par une racine ventrale motrice, et une racine dorsale sensitive pourvue d'un ganglion. Chez tous les Vertébrés à l'exception des Cyclostomes, les deux racines s'unissent en un nerf mixte (fig. 435, 438). Chaque nerf, en principe, est destiné au segment du corps auquel il appartient (1).

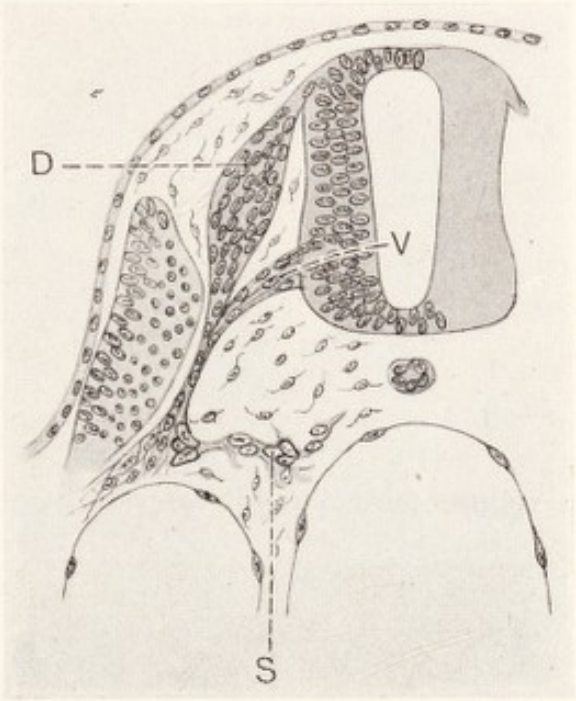


Figure 435. — Schéma de la formation d'un nerf mixte chez les Mammifères (d'après Kohn). *D*, racine dorsale ; *S*, sympathique ; *V*, racine ventrale.

Au chapitre traitant de l'organogénèse des nerfs craniens, nous avons exposé les principes généraux suivant lesquels se forment les fibres nerveuses, les gaines de Schwann et les cellules nerveuses périphériques. Il est donc inutile d'y revenir et il suffira d'insister sur les aspects particuliers qu'on rencontre dans le tronc.

Les racines motrices y apparaissent à des stades très jeunes. Dans le segment ventral du tube médullaire, non loin de l'union de ses parois latérales et de son plancher, et en des points régulièrement placés en regard de chaque somite mésoblastique, quelques-unes des cellules épithéliales de l'ébauche neurale envoient en dehors un prolongement protoplasmique, sorte de pseudopode qui vient s'appliquer contre la face interne de la plaque myotomiale (fig. 436) (Balfour, Van Wijhe, Dohrn, Kerr, Held, Neal). Bientôt, ces pseudopodes augmentent en nombre, s'allongent et prennent une structure fibrillaire (fig. 437).

Mais en même temps, d'autres cellules sortent tout entières du tube médullaire et, longeant la racine motrice en formation, s'insinuent entre les fibrilles qui la composent et les revêtent en s'aplatissant sur elles (fig. 435, 438)

(1) La racine motrice fournit cependant aussi quelques rameaux au myotome qui la précède numériquement. Dès lors, tout myotome est innervé par deux nerfs, dont un en tout cas accessoire (E. Muller).

(Balfour, Van Wijhe, Dohrn, Debeyre, Held, etc.). Il est très probable que

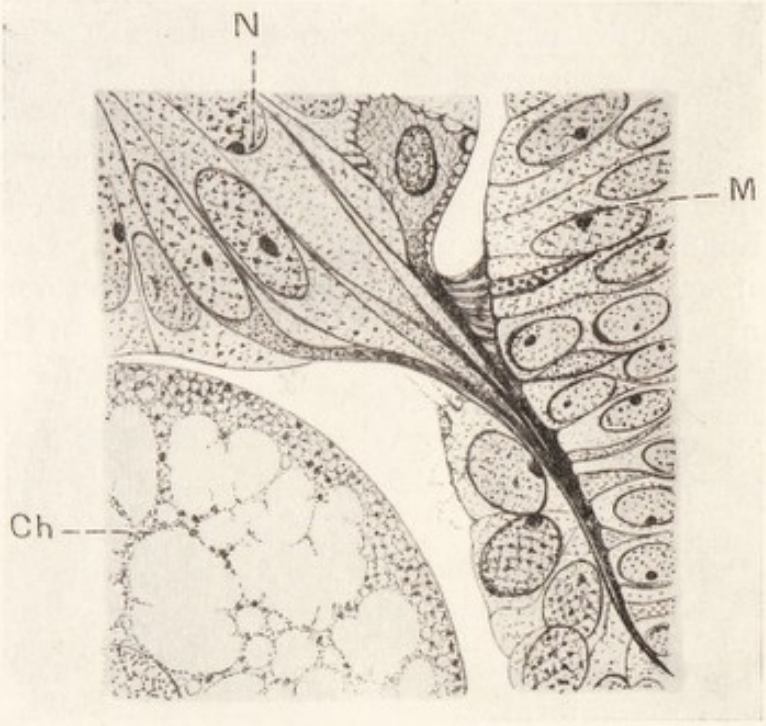


Figure 436. — Embryon d'Acanthias (d'après H. V. Neal). Ebauche d'une racine ventrale. *Ch*, chorde ; *M*, myotome ; *N*, tube médullaire.

ces cellules médullaires émigrées deviennent des gaines de Schwann (1).

Tels sont les éléments formateurs d'une racine motrice quelconque. Ainsi constituée, elle s'allongera et suivra le myotome dans toutes ses expansions ; sa fibrillation augmentera, en même temps que le nombre des cellules de Schwann (fig. 439). Bien que parcourant le mésenchyme sur des étendues parfois longues, il ne semble pas qu'elle en reçoive autre chose que les éléments des gaines conjonctives du nerf futur.

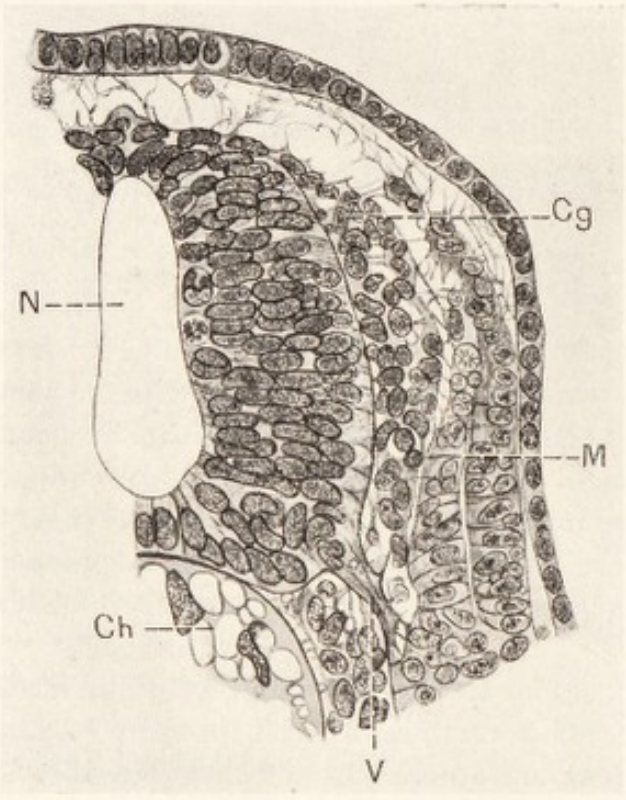


Figure 437. — Embryon de Torpedo ocellata. Coupe passant par la crête ganglionnaire du tronc (d'après Held). *Ch*, chorde ; *Cg*, crête ganglionnaire ; *M*, myotome ; *N*, tube médullaire ; *V*, racine ventrale.

La racine sensitive procède de la crête ganglionnaire. Nous avons vu que celle-ci se détache de la voûte du tube médullaire. Petite au début et absolument continue, elle ne tarde

(1) L'opinion de Froriep, qui en fait des cellules motrices destinées aux ganglions du

pas à proliférer intensément et à envoyer, en regard de la partie caudale de chaque myotome (1) un épais prolongement de cellules fusiformes lâchement unies (fig. 437), qui s'insinue de haut en bas, entre la face latérale du tube médullaire et le feuillet interne du somite. Chacun de ces prolongements représente une ébauche ganglionnaire, pourvue d'une racine primaire qui l'unit à son point d'origine.

On aura déjà remarqué que l'ébauche ganglionnaire du tronc diffère essentiellement de celle de la tête, par le fait qu'elle laisse le mésoblaste en dehors d'elle et ne contracte pas de rapport avec l'épiblaste. Aussi n'y a-t-il aucun vestige de placode.

Arrivée en regard de la racine ventrale du somite dont elle longe la partie caudale, l'ébauche ganglionnaire s'unit intimement à elle (fig. 438) (exception faite des Cyclostomes où les racines restent indépendantes) et achève de constituer l'ébauche du nerf mixte.

Celui-ci continue de s'étendre et de se ramifier, pour occuper le territoire auquel il est destiné. Il pousse par bout libre, à travers le mésenchyme, toujours composé de traînées de cellules fusiformes entre lesquelles courent des fibrilles nerveuses (fig. 439).

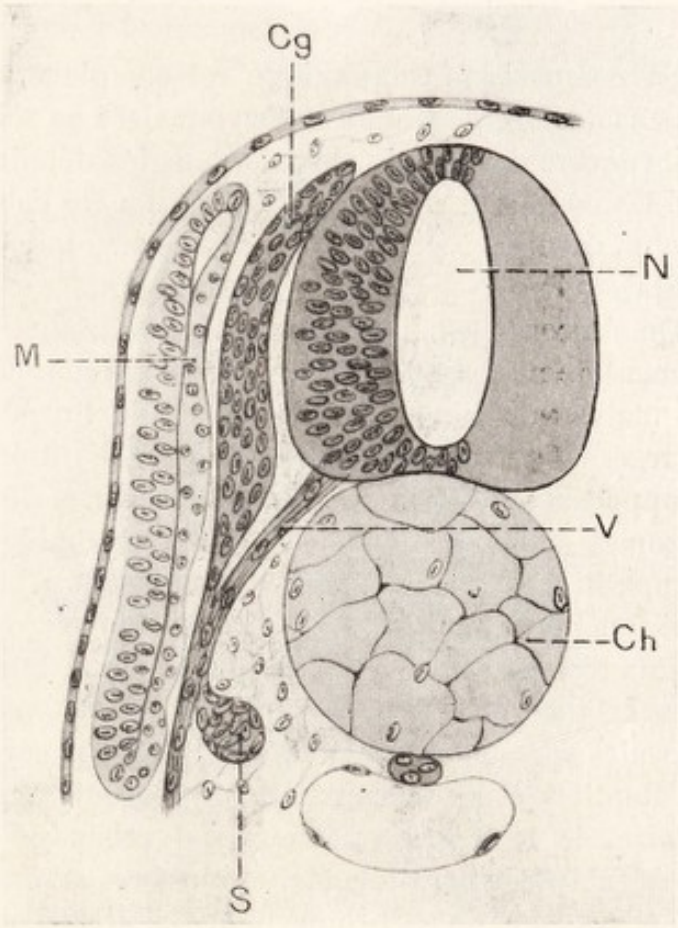


Figure 438. — Coupe transversale d'un embryon de Sélacien. Schématique (d'après Kohn). *Ch*, *Cg*, *M*, *N*, *V*, comme sur les figures précédentes. *S*, sympathique ou organe surrénal.

Pendant ce temps, l'ébauche ganglionnaire se différencie. Tout comme dans la tête, sa racine primaire se rompt et elle se détache de la voûte du tube neural (fig. 438). Puis, dans son épaisseur, ses cellules se divisent en deux groupes : aux dépens de l'un naîtront les cellules ganglionnaires proprement dites, dont les prolongements centripètes pénétreront dans la moelle

sympathique périphérique, est basée exclusivement sur des considérations théoriques. Ces cellules semblent faire défaut chez les Amphibiens.

(1) Chaque ébauche ganglionnaire est donc, de ce chef, en rapport avec deux somites. Certains auteurs les considèrent, pour cela, comme étant intersegmentaires plutôt que segmentaires.

par une racine dorsale définitive (fig. 435). L'autre groupe, bien plus nombreux, continuera longtemps à proliférer, donnera toutes les cellules des gaines de Schwann nécessaires au ganglion et aux nerfs qui en partiront, et enfin, comme nous le verrons, sera la source principale, sinon unique, du système sympathique (Balfour, Onodi, Kohn, Held, etc. etc.).

DÉVELOPPEMENT DU SYSTÈME SYMPATHIQUE

Sa composition anatomique est complexe, et bien que son origine aux dépens des nerfs spinaux embryonnaires ne soit plus douteuse (Balfour), il reste encore des points obscurs dans les détails de ses différenciations, malgré les nombreuses recherches dont il a été l'objet dans ces dernières années (Kohn, Soulié, Neumayer, Held, Giacomini, Kuntz, Colson, Celestino da Costa).

On s'accorde généralement à reconnaître qu'il ne se constitue pas exclusivement de nerfs et de cellules nerveuses groupées ou non en ganglions plus ou moins volumineux, mais aussi de cellules toutes spéciales, endocrines, chargées d'un produit ayant beaucoup d'affinité pour le chrome et que l'on a appelées pour cela cellules chromaffines (Kohn) ou mieux encore phæochromes (Poll). Ces cellules forment ensemble une sorte de système parasympathique, qui n'est nullement nerveux à proprement parler, puisqu'il a une fonction glandulaire, et qui se trouve réparti dans l'organisme en des points très divers. Ce sont des amas de cellules phæochromes qui forment la substance des corps surrénaux des Poissons, la substance médullaire des capsules surrénales des Mammifères ou les cordons qui la représentent chez les Reptiles et les Oiseaux. On les rencontre encore en amas dans le plexus solaire, le long des vaisseaux, au voisinage des ganglions sympathiques vrais (glandule carotidienne, etc.).

Le système phæochrome, dont la sécrétion influe probablement sur le fonctionnement même du grand sympathique, existe chez tous les Vertébrés (Giacomini, Gaskell). Même chez les Cyclostomes, où le sympathique nerveux est réduit à sa plus simple expression (Julin), les cellules phæochromes sont nombreuses, accolées en une couche adventice discontinue contre l'endothélium des veines cardinales et des grosses branches qui y aboutissent (Giacomini, Gaskell, Poll). On peut se demander si les ganglions décrits par Julin ne sont pas en réalité des paraganglions phæochromes.

Des dispositions analogues ont été retrouvées chez les Poissons (Giacomini). Rappelons enfin l'espèce de symbiose qui s'établit, à partir des Amphibiens, entre des amas phæochromes et les organes interrénaux.

Systèmes phæochrome et sympathique nerveux dérivent, avons-nous dit, d'une même ébauche. Quand, dans la région du tronc, le nerf mixte, dans son expansion ventrale, arrive en dessous de la chorde, en regard de l'aorte et des veines cardinales, une traînée de cellules fusiformes s'en détache (fig. 435) qui, tout en gardant sa continuité avec son point d'origine, se dirige en dedans et vient former, tout près de la racine du mésentère, de

petits amas de cellules à protoplasme plus sombre que le mésenchyme dans lequel ils se trouvent plongés (fig. 439). Telle est la première ébauche de la chaîne ganglionnaire du grand sympathique.

De ces amas partent, dans la suite, de nouvelles traînées cellulaires, qui se répandent partout, en accompagnant de préférence les vaisseaux et vont déposer dans les diverses régions les germes du sympathique périphérique.

Ces cellules sympathiques primaires, ou sympathogonies (Poll), sont au début toutes semblables entre elles : arrondies ou polyédriques quand elles sont rassemblées en amas, elles sont fusiformes dans les tractus d'union.

Mais bientôt elles subissent des différenciations importantes : les unes, très

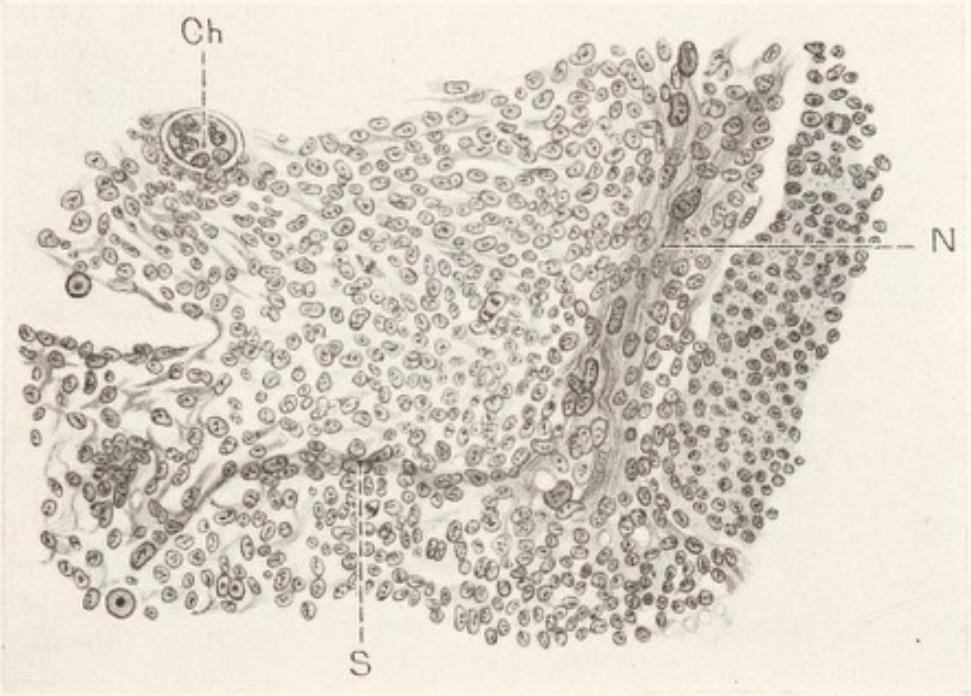


Figure 439. — Embryon de lapin. *S*, traînées cellulaires du grand sympathique se détachant de l'ébauche d'un nerf mixte *N*. *Ch*, chorde (d'après Kohn).

nombreuses dans certaines régions (chaîne ganglionnaire, ganglions des plexus solaire, cardiaque, etc.), après avoir proliféré, cessent de le faire et subissent l'histogénèse habituelle des cellules nerveuses dont les prolongements fibrillaires constitueront les nerfs.

Parmi les autres, un certain nombre forment à ces nerfs les gaines de Schwann nécessaires ; le reste prend les caractères des cellules phæochromes et c'est d'elles que dérive tout le système dont nous avons esquissé plus haut la distribution.

Le système phæochrome, d'après la plupart des recherches récentes, dérive donc des sympathogonies primaires (Poll, de Winiwarter, Celestino da Costa) et nullement du mésenchyme, comme l'ont prétendu certains auteurs. Or, il est très remarquable de constater qu'il existe chez tous les Vertébrés, même chez ceux qui n'ont probablement pas de sympathique nerveux (Cyclostomes) ; on est dès lors tenté d'admettre qu'il est phylogénétiquement primitif et que ce dernier n'est que le perfectionnement d'un appa-

reil beaucoup plus simple, purement glandulaire et dont les rapports avec l'appareil vasculaire doivent être dictés par sa fonction. Les amas phæochromes seraient ainsi le prélude morphologique et physiologique du grand appareil surrénal et sympathique des Vertébrés supérieurs.

SYSTÈME SENSORIEL LARVAIRE DE ROHON-BEARD

Ce système, très curieux et dont le rôle et la signification restent énigmatiques, n'existe que chez les Poissons et les Amphibiens et seulement pendant leur vie larvaire. On peut admettre (Wintrebert) qu'il est l'agent d'une sensibilité primaire de l'embryon, préalable à la sensibilité définitive qui est assurée par les nerfs dorsaux et les ganglions spinaux.

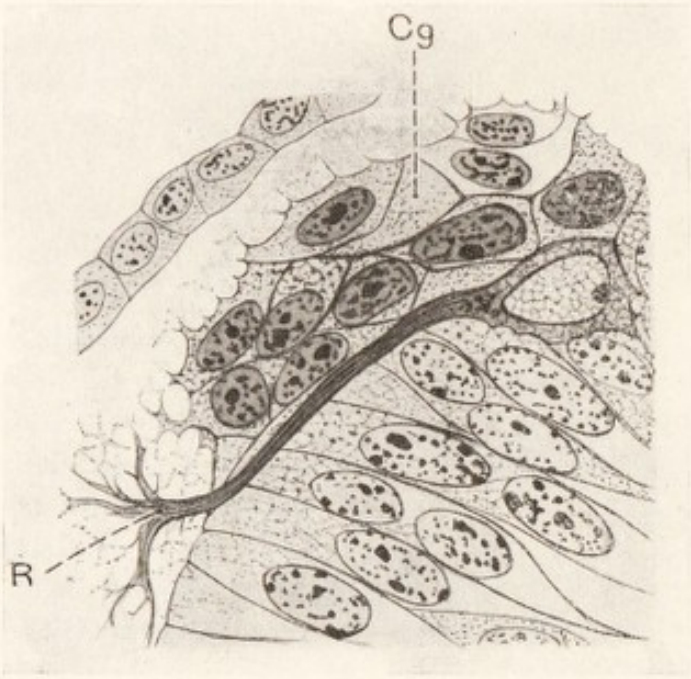


Figure 440. — Embryon d'Acanthias. Partie dorsale du tube médullaire (d'après Neal). *Cg*, crête ganglionnaire ; *R*, cellule de Rohon-Beard.

Morphologiquement, il affecte pendant toute la durée de son existence des dispositions très primitives (Beard, Harrison, Held, Neal). Sa première ébauche apparaît à la voûte du tube médullaire en même temps que celle de la crête ganglionnaire. Dans le plan médian, au milieu des cellules qui composent cette dernière, on en distingue quelques-unes plus volumineuses, pourvues d'un noyau grand et clair. Elles apparaissent d'abord dans la région nuchale, mais s'observent ensuite dans le tronc tout entier, jusqu'à la queue. Elles sont isolées ou assemblées en petits groupes, répartis sans ordre apparent et en tout cas sans la moindre trace de métamérie (Beard, etc.).

Bientôt (embryons de raies de 6 à 7 millimètres) ces cellules de Rohon-Beard poussent, en dehors du tube médullaire et des éléments de la crête ganglionnaire, un long prolongement (fig. 440), irrégulier, hérissé de petites branches collatérales et qui se termine par une arborisation richement ramifiée. Ce prolongement, en s'allongeant, se montre parcouru par un faisceau de fines fibrilles (fig. 441) ; puis il contourne le bord dorsal du myotome voisin et chemine sous l'épiblaste auquel il semble s'unir par de fins ramuscules.

Mais toutes les cellules ne se comportent pas ainsi ; il en est quelques-unes qui émigrent, sortent du tube neural et se garnissent aussi de longs

prolongements fibrillaires. Ainsi se forme un véritable système nerveux accessoire, qui s'étend, toujours sous l'épiblaste, jusqu'au sac vitellin. Parfois, un rameau aborde un somite par son feuillet somatique et le traverse ou s'arrête dans son épaisseur. A tous les stades, ce système de cellules et de fibres est irrégulier, diffus, sans systématisation apparente.

Il persiste longtemps en cet état ; sur des embryons de raie de 25 à 30 millimètres il offre même un développement considérable. Mais dès l'approche de la métamorphose, il commence à dégénérer par désintégration cellulaire (Beard), puis il disparaît sans laisser de trace.

Des faits analogues ont été constatés chez les Téléostéens et les Amphi-

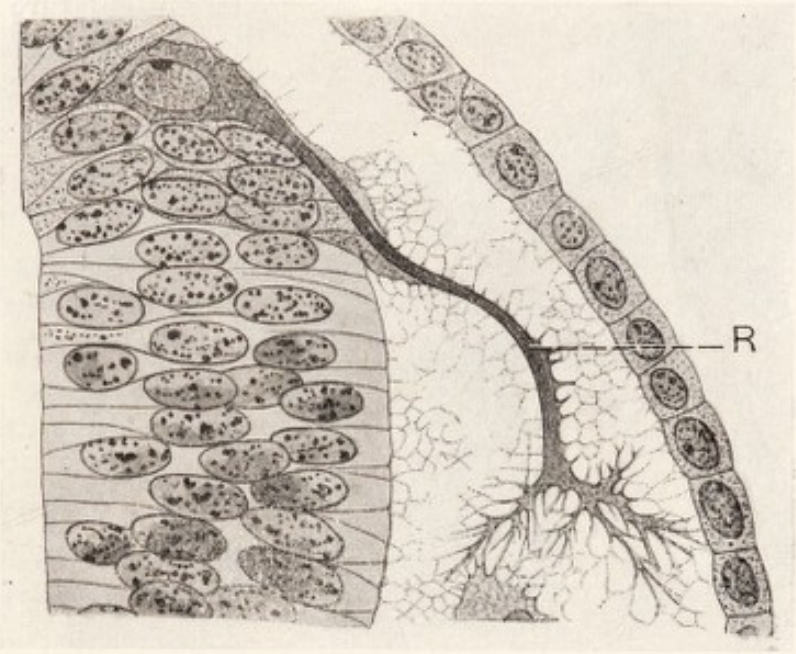


Figure 441. — Embryon d'Acanthias. Stade plus avancé que la figure précédente (d'après Neal). Même légende.

biens. Le système de Rohon-Beard est donc caractéristique des larves des animaux à respiration branchiale et rien ne prouve que son importance fonctionnelle ne soit pas considérable : c'est à la recherche expérimentale qu'il appartiendra de la définir.

ÉVOLUTION DES MYOTOMES DANS LE TRONC. DÉVELOPPEMENT DES NAGEOIRES ET DES MEMBRES

Le mésoblaste, dans le tronc, joue un rôle organogénétique beaucoup plus important que dans la tête. La pièce intermédiaire du somite, au lieu de se résoudre totalement et définitivement en mésenchyme, donne naissance à l'appareil uro-génital et les scléro-myotomes, avec une régularité absolue, subissent tous la série des transformations typiques que nous avons décrite antérieurement.

Les lames latérales, sans jamais se segmenter, se clivent partout aussi en des feuillets somatique et splanchnique délimitant une cavité cœlomique, dans laquelle sont plongés les viscères (cavité viscérale) et dont la complication la plus considérable est son cloisonnement secondaire en grandes cavités séreuses spéciales : cavités péricardique, pleurale et péritonéale.

On a déjà vu plus haut que les feuillets somatique et splanchnique dans les lames latérales, fournissent un abondant mésenchyme d'où procéderont, d'une part tous les tissus de la substance conjonctive de la partie sous-chordale du corps et, d'autre part, la musculature lisse des viscères et des vaisseaux sanguins. Jamais, dans le tronc, les lames latérales ne forment de fibres striées relevant de la musculature volontaire : celle-ci est tout entière d'origine myotomiale.

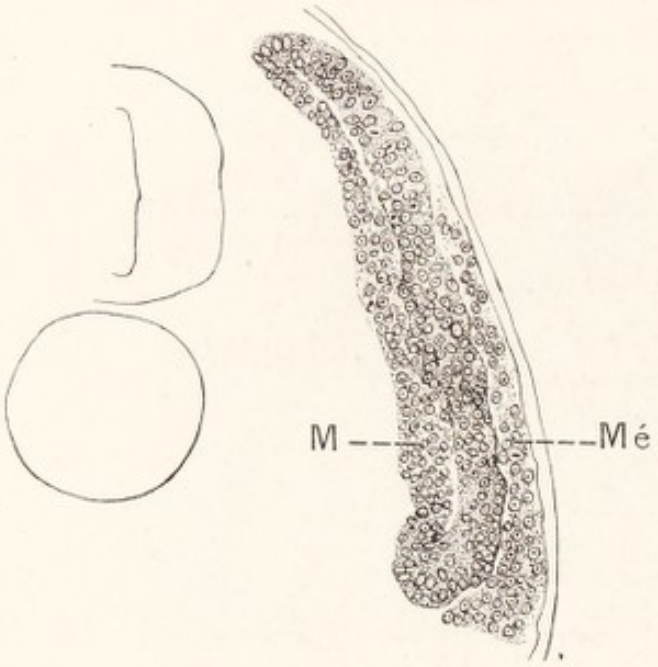


Figure 442. — Embryon de poulet. Coupe transversale d'un myotome du tronc (d'après Williams). *M*, myotome ; *Mé*, mésenchyme.

Etant donné que le tronc est puissamment musclé, que les fonctions de motilité et de locomotion y ont leur localisation principale, nous examinerons tout d'abord les différenciations et le mode d'accroissement de ses myotomes.

On a vu que tôt ou tard le scléromyotome se sépare de la pièce intermédiaire sous-jacente ; que son sclérotome et son feuillet somatique prolifèrent pour donner le mésenchyme nécessaire à la formation des tissus conjonctifs et du squelette de la moitié dorsale du corps, tandis que la plaque myotomiale s'allonge en de hautes cellules cylindriques, origine des fibres musculaires futures. Chez les Téléostéens et les Ganoïdes (Sunier), les cellules du feuillet somatique participent aussi à cette myogénèse (fig. 448).

Quoi qu'il en soit, chez tous les Vertébrés, après que le mésenchyme s'est formé, le myotome prend l'aspect d'une plaque allongée dans le sens dorso-ventral (fig. 442) toujours composée de ses deux feuillets, dont l'un est nettement musculaire, dont l'autre est essentiellement aponévrotique. Aux bords dorsal et ventral les deux feuillets se continuent l'un dans l'autre et ces points de continuité constituent de véritables zones de prolifération, grâce auxquelles se fait la croissance des plaques myotomiales (Duesberg, Sunier, etc.). Progressivement, le bord dorsal s'élève le long du tube médullaire, atteint sa voûte puis se recourbe en dedans pour se rapprocher de son congénère du côté opposé ; chez les Poissons, ce bord, en accroissement et en

différenciation s'engage ensuite dans la nageoire dorsale à laquelle il fournira les muscles nécessaires.

Le bord ventral se déplace aussi et, sous forme d'un véritable bourgeon de prolifération, descend lentement dans le mésenchyme tendu entre l'épithélium cœlomique et l'épiblaste, pour atteindre la paroi ventrale du corps et venir s'accoler, dans le plan médian, à celui de l'autre côté. Cette croissance par bourgeonnement épithélial est très nette et très aisée à étudier chez les Sélaciens, mais ailleurs, et notamment chez les Amniotes, il n'en est plus ainsi. Ici dès que le bourgeon myotomial a pénétré dans le flanc de l'embryon, il perd ses contours réguliers et son extension ultérieure se fait par des traînées de cellules qu'il est souvent difficile de bien reconnaître au

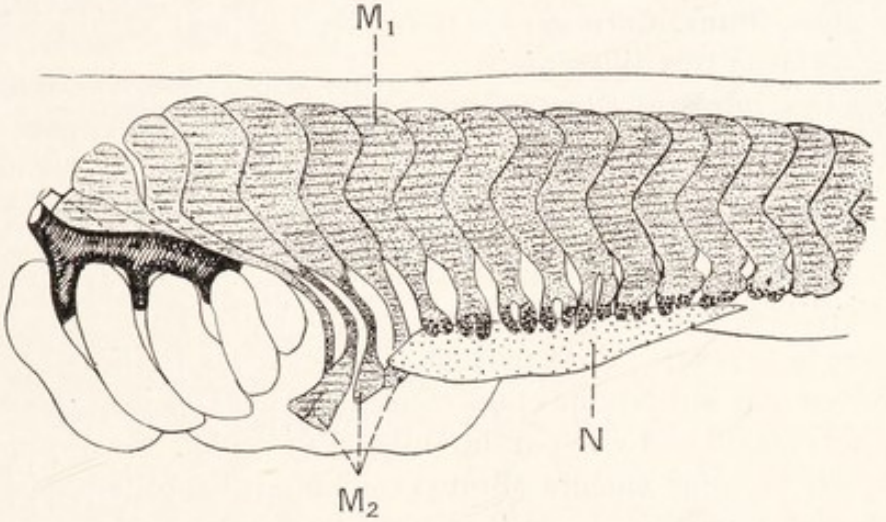


Figure 443. — Spinax niger de 19 millimètres. Myotomes occipitaux et premiers myotomes du tronc (d'après Braus). M_1, premier myotome du tronc ; M_2, musculature de l'hypoglosse ; N, crête de la nageoire pectorale.

milieu du mésenchyme. C'est pour cela que l'on peut voir, à des stades avancés, des groupes cellulaires isolés différencier des myofibrilles et devenir des muscles, sans que leur origine myotomiale puisse être établie avec quelque certitude (E. Godlewski jun. et d'autres).

Entre les bourgeons dorsal et ventral, la plaque musculaire reste composée d'un feuillet interne épais en pleine myogénèse et d'un feuillet externe plus mince, formé de cellules aplaties mises en continuité par des prolongements avec le mésenchyme du derme cutané. Au fur et à mesure que le bourgeon se déplace, les deux couches cellulaires qu'il laisse comme trace de son passage subissent les mêmes différenciations que le corps du myotome lui-même.

Tel est le schéma général de l'envahissement du tronc par les ébauches de la musculature volontaire. Ce schéma ne subit de modifications importantes qu'en deux points seulement : dans la région occipitale et dans les zones formatives des nageoires ou des membres pairs.

Nous avons déjà vu que dans la région occipitale, les bourgeons ventraux des premiers somites du tronc — en nombre variable selon les familles et même les genres — du fait du développement cranio-caudal de la région

branchiale, sont incorporés à la tête et siègent finalement au plancher du pharynx branchial où ils formeront la musculature innervée par l'hypoglosse (musculature hypobranchiale des Poissons, musculature de la langue des Vertébrés terrestres) (Voir fig. 341 et 443).

Les faits se présentent autrement dans les ébauches des membres. Ces ébauches, qu'il s'agisse des nageoires impaires des Poissons ou des Amphibiens, des nageoires paires des Poissons ou des membres des autres Vertébrés, sont toujours, au début, de simples crêtes épiblastiques dans lesquelles s'engage bientôt une traînée de mésenchyme de plus en plus épaisse (fig. 444), source du squelette et des tissus conjonctifs.

L'origine et l'évolution de ces crêtes ont été fréquemment étudiées depuis Balfour qui en a, le premier, donné une description complète (Thacher, Mivart, Mollier, Braus, Corning, C. Rabl, etc.) et leur signification a été interprétée de façon très différente.

Les nageoires impaires (Pinnae) ont soulevé peu de discussion. On s'accorde aujourd'hui à admettre (Braus) que la crête primitive d'où elles proviennent est d'abord continue et ne se découpe que secondairement en dorsale, caudale et anale. Très précoce en tant que plissement épithélial du mésenchyme, des bourgeons musculaires venant des bords dorsaux des myotomes droits et gauches y pénètrent dans la suite. Dans l'axe conjonctif se différencie le squelette ; il est partout, sauf chez les Dipneustes, parfaitement autonome par son origine et ses connexions avec les neurapophyses des vertèbres ne s'établissent que par la suite. L'exception des Dipneustes est considérée par certains auteurs (Braus) comme la disposition phylogénétiquement la plus primitive.

Infiniment plus complexe et plus controversé est le développement des nageoires paires (pterygia) et des membres des tétrapodes (chiridia).

La théorie de l'archipterygium, selon laquelle les os des ceintures dérivent phylogénétiquement du squelette d'arcs branchiaux (Gegenbaur, Fürbringer et un grand nombre d'autres auteurs), n'est guère défendable que du point de vue de l'anatomie comparée et n'a en sa faveur, malgré certaines opinions contraires (Braus, E. Ruge), aucun fait embryologique vraiment probant.

En réalité, il résulte des recherches anciennes de Balfour, confirmées par nombre d'auteurs (Mollier, C. Rabl, Peter, Corning, etc.) que la première ébauche des nageoires paires des Poissons est, elle aussi, un pli latéral de l'épiblaste bientôt soulevé par du mésenchyme provenant du feuillet somatique des lames latérales. Pour la nageoire pectorale, cette crête commence immédiatement en arrière de la région branchiale (fig. 443) et se dirige horizontalement en arrière, en longeant un certain nombre de myotomes, variable selon les groupes. La crête de la nageoire abdominale est identique à la première et n'en diffère que par sa topographie. Dans le genre Torpedo, mais là seulement, les deux crêtes, pectorale et abdominale, sont mises en continuité par une portion intermédiaire, plus basse et plus rudimentaire, nettement distincte mais éphémère (Balfour, C. Rabl). La première ébauche des membres des Amniotes ne diffère en rien de celle des nageoires et il

n'est pas sans intérêt de noter que les Reptiles reproduisent exactement les dispositions des embryons de torpille (Mehnert). Chez les Amphibiens, en revanche, les crêtes longitudinales sont, pour les deux membres, remplacées par de simples tubercules coniques.

Plus tard, dans les crêtes ptérygiales et chiridiales le squelette se formera : les pièces de la ceinture (zonosquelette) apparaissent d'abord, puis suivent successivement les segments de plus en plus distaux.

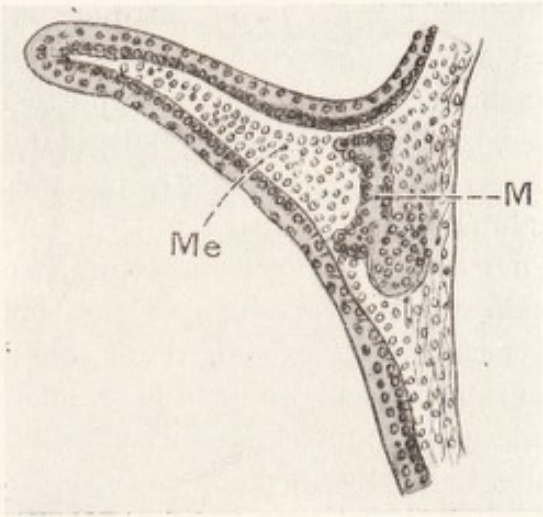


Figure 444. — Embryon d'esturgeon. Coupe de la nageoire pectorale (d'après Mollier). *M*, bourgeon musculaire fournissant un bourgeon ventral et un dorsal ; *Mé*, mésenchyme.

Mais avant même que le mésenchyme n'ait pris l'aspect de procartilage, des bourgeons musculaires, issus des myotomes, s'engagent dans son épaisseur (fig. 443). Ces bourgeons, très nettement épithéliaux chez les Poissons et même chez les Reptiles, sont beaucoup moins bien délimités chez les Amphibiens, les Oiseaux et les Mammifères où ils se libèrent très tôt de leur point d'origine et deviennent assez indistincts. C'est donc chez les Poissons, surtout Sélaciens (Mollier, Braus, etc.) qu'il convient d'en étudier l'évolution (fig. 443, 444, 445).

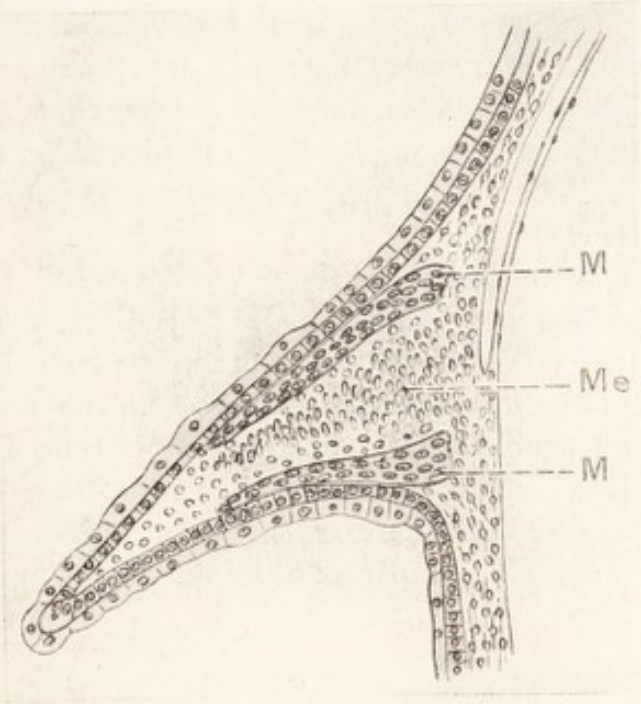


Figure 445. — Embryon d'esturgeon plus âgé. Même légende (d'après Mollier).

Chaque bourgeon, dès son entrée dans le stroma de la lame ptérygiale, se subdivise en deux tubercules secondaires, l'un ventral et l'autre dorsal (fig. 444). Chez les Sélaciens, chacun de ceux-ci est découpé par une incision très précoce en une moitié craniale et une caudale (fig. 443). Quoiqu'il en soit, les bourgeons ventraux et dorsaux, simples ou doubles, s'étalent sur les faces correspondantes de l'ébauche du squelette (fig. 445). Par leurs différenciations ultérieures, ils formeront la musculature de flexion et d'extension de la nageoire.

Un fait remarquable et plusieurs fois observé (Dohrn, Braus), spéciale-

ment chez les Sélaciens (fig. 443) est que, au delà de l'extrémité postérieure de la crête pectorale, et au devant de l'extrémité antérieure de la crête abdominale, quelques myotomes, en nombre variable, envoient vers l'épiblaste des bourgeons ptérygiaux surnuméraires, mais qui restent rudimentaires et ne tardent pas à avorter. La zone intermédiaire n'est donc pas exclusivement représentée par un pli de l'épiblaste, il peut y apparaître aussi des ébauches de muscles qui, tout éphémères qu'elles soient, suffisent à en déterminer la signification morphologique ; aussi divers auteurs (Balfour, Mivart, Thacher) l'ont-ils formulée en une théorie que l'on peut appeler : théorie des plis latéraux.

Pour eux, les nageoires pectorales et abdominales (et par conséquent les membres des tétrapodes qui leur sont homologues) ne sont que les extrémités craniale et caudale d'une longue nageoire primitive, ayant la forme d'un repli musculaire de la paroi latérale du corps, tendu de la région branchiale au cloaque et jouant, dans la nage du Poisson, le rôle de quille de roulis. La partie moyenne de ce repli s'est atrophiée au cours de la phylogénèse et il n'en reste plus que quelques vestiges transitoires, représentés par la crête épiblastique intermédiaire de Torpedo et des Reptiles, et les bourgeons musculaires abortifs.

Il est certain que les données de l'embryologie cadrent très bien avec cette manière de voir ; elles sont cependant susceptibles d'une autre interprétation (Braus), plus compliquée et par conséquent moins séduisante sinon plus invraisemblable. Il se pourrait en effet, que les nageoires pectorale et abdominale fussent la résultante, au rebours de ce que veut la théorie de Balfour, d'un dédoublement d'une nageoire unique, dont les deux moitiés auraient émigré l'une vers l'avant, l'autre vers l'arrière : les bourgeons musculaires abortifs, la crête épiblastique intermédiaire, ne seraient que les traces de cette émigration. En théorie, cette explication est plausible ; en fait, elle rend incompréhensible l'histoire phylogénétique des membres quand on cherche à en retracer les étapes.

L'ébauche des nageoires paires — ou des membres — étant connue, les transformations qu'elle subit dans la suite sortent du cadre de ce livre. Elles sont nombreuses, compliquées, très différentes selon les groupes ; nous les négligeons d'autant plus volontiers que les questions qu'elles soulèvent sont d'une part, celle de l'homologie du squelette des nageoires et de celui des membres et d'autre part, la formule initiale des pièces qui entrent dans la composition du chiridium chez les Vertébrés tétrapodes. Or, la solution de ces questions est du domaine de l'anatomie comparée ; aussi renvoyons-nous le lecteur aux traités spéciaux.

HISTOGÉNÈSE DES FIBRES MUSCULAIRES STRIÉES

Bien que, d'une façon générale, nous n'ayons pas à nous occuper d'histogénèse, nous dirons un mot de la formation des fibres musculaires volontaires, d'abord parce qu'elle a une certaine importance au point de vue de

l'embryologie proprement dite et, ensuite, parce que bon nombre de traités reproduisent sur ce sujet les descriptions de Maurer. Or plusieurs travaux assez récents ont montré, tant chez les Poissons (Sunier) que chez les Amniotes (Duesberg), que ces descriptions sont complètement inexactes et que celles, plus anciennes, d'O. Hertwig serraient la vérité de plus près.

Deux faits essentiels doivent être dégagés tout d'abord : 1° Les myotomes ne se fusionnent jamais entre eux, c'est-à-dire que toute fibre musculaire, quelle que soit sa longueur, procède d'un seul et même segment mésoblastique. 2° La plaque ou la case musculaire des Poissons, comme la fibre musculaire des Vertébrés terrestres, dérive toute entière d'une seule cellule épithéliale (O. Hertwig, Duesberg, Sunier).

Un simple énoncé suffit pour le premier point, mais la démonstration du second exige quelques détails complémentaires.

Chez les Poissons, le feuillet interne du somite est formé, dès le début, de hautes cellules cylindriques rangées en un épithélium unistratifié (fig. 446). Chacune d'entre elles va se transformer en un myoblaste; cette transformation commence dans la partie moyenne du somite, pour s'étendre de là, dorsalement et ventralement, jusqu'au voisinage des bords correspondants du somite; ceux-ci persistent comme points de croissance et de prolifération pour la formation de nouveaux myoblastes (fig. 446).

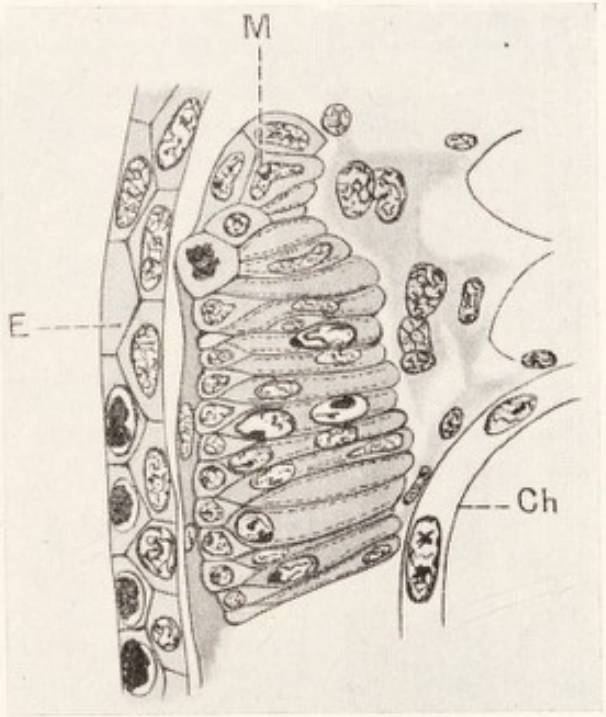


Figure 446. — Embryon de Murœna de 5 jours. Coupe transversale de la partie dorsale d'un myotome *M. E*, épiblaste ; *Ch*, chorde (d'après Sunier).

Dès qu'une cellule épithéliale devient un myoblaste, elle cesse de se multiplier, s'allonge et s'étale; son noyau grandit, son appareil mitochondrial s'oriente en longs filaments parallèles, précurseurs des myofibrilles (Duesberg). Elle se transforme ainsi en une plaque aplatie dans le sens dorso-ventral, étendue, dans sa longueur, de la face craniale à la face caudale du somite (fig. 447).

Quand chaque cellule a pris cette disposition dans un myotome donné, celui-ci est donc formé d'une série de plaques myoblastiques superposées, empilées les unes sur les autres (fig. 446), exactement parallèles et se touchant par de larges faces de contact.

Cette disposition ne changera plus : l'allongement et l'épaississement du myotome ne sont que la conséquence de l'accroissement simultané de toutes les plaques qui le composent.

Les myofibrilles se différencient en premier lieu le long des faces dorsale et ventrale des plaques (fig. 446) ; entre les deux couches fibrillaires, persiste un peu de cytoplasme contenant des noyaux grands et clairs, provenant de la multiplication, par amitose, du noyau de la cellule épithéliale primitive. Ces deux couches se rejoignent ensuite le long de leurs bords en une gaine continue péricytoplasmique.

Ainsi se constituent des loges ou cases musculaires qui n'auront plus qu'à

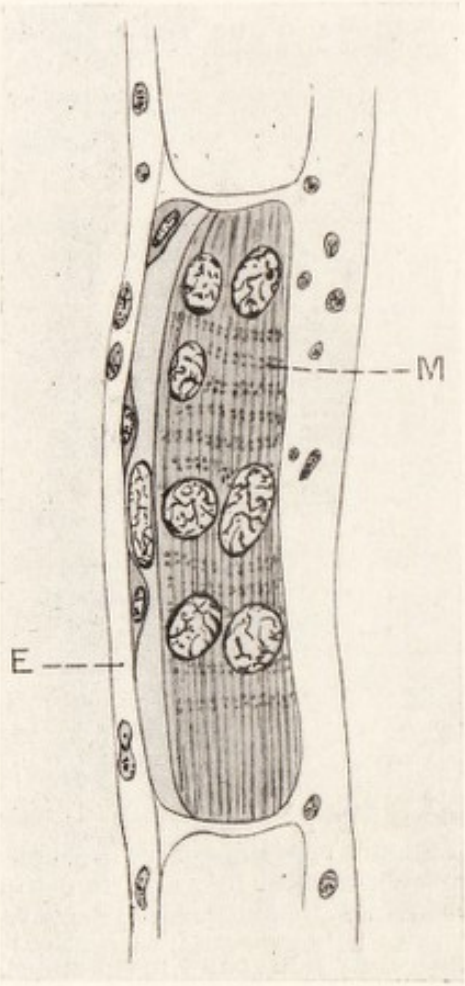


Figure 447. — Embryon de Muræna. Coupe horizontale d'un myotome *M. E*, épiblaste (d'après Sunier).

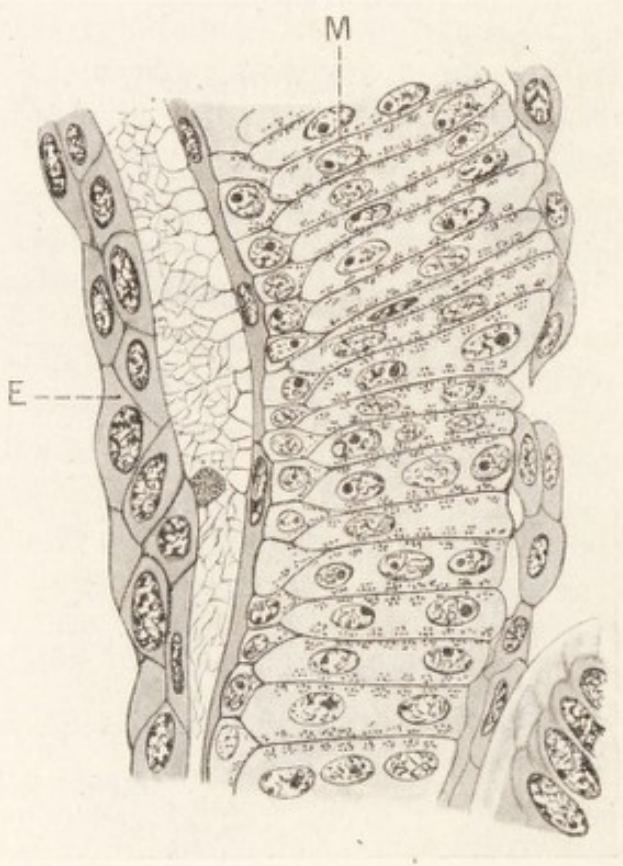


Figure 448. — Embryon de Muræna. Coupe transversale d'un myotome *M. E*, épiblaste (d'après Sunier).

grandir pour prendre l'aspect qu'elles ont chez l'adulte. L'exoplasme du myoblaste devient le sarcolemme ; la pénétration du mésenchyme achève de transformer le myotome en muscle.

Chez les Téléostéens et les Ganoïdes, certains éléments du feuillet somatique du somite, sans se mélanger à ceux du feuillet interne, subissent une histogénèse analogue et donnent naissance à la couche superficielle de muscles rouges que l'on trouve chez beaucoup de Poissons (fig. 446 et 448). Mais leur histogénèse est plus simple. Rangés en couche continue à la face externe de la plaque musculaire, ils s'allongent en de longs prismes parcourant toute

l'étendue cranio-caudale du somite (fig. 447), leur noyau se divise par amitose et des myofibrilles se différencient dans toute leur couche corticale.

C'est par ce processus simplifié que s'édifient toutes les fibres musculaires striées des Amniotes, dans le feuillet interne du somite. Il n'y a pas ici non plus de plaques myoblastiques. Chaque myoblaste est un prisme parcourant tout le somite, polygonal en coupe transversale et se moulant sur ses voisins ; chacun d'eux deviendra une fibre musculaire avec tous ses constituants, quelle que soit la longueur qu'elle aura chez l'adulte.

Ces notions permettent de comprendre la formation des plexus des nerfs moteurs. Chaque myotome a sa racine ventrale, qui le suit dans son accroissement et son extension. Les plexus nerveux (cervical, brachial, etc.) sont l'image persistante chez l'adulte de l'interpénétration, plexiforme aussi, des myotomes auxquels se rendaient leurs racines d'origine.

Enfin, les organes électriques de beaucoup de Poissons, ne sont, on le sait, que des groupes de myoblastes transformées par une histogénèse compliquée.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Balfour. *Monogr. Developm. Elasmobr. Fishes.* Londres, 1878. — Beard. *Anat. Anz.*, VII, 1892 ; *Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont.*, IX, 1896. — Bedot. *Rec. zool. suisse*, I, 1884. — Brachet. *Bull. Soc. roy. Sc. méd. et nat.* Bruxelles, 1905. — Braus. *Morph. Jahrb.* XXVII, 1899 et XXXV, 1906 ; *Semon's Zool. Forschungsreise*, 1901 ; *O. Hertwig's Handbuch vergl. u. exper. Entw.*, 1906. — Bresslau. *Ergebn. d. Anat. u. Entwick*, XIX, 1910. — J. Bœke, *Verhdl. Kon. Akad. Wetensch.* Amsterdam, 1916 et 1917. — Bonnet. *Ergebn. d. Anat. u. Entwick.* VII, 1897. — Brouha. *Arch. Biol.*, XXI, 1905. — Celestino da Costa. *Mem. soc. portug. Sc. Nat.*, IV, 1917. — Colson. *Arch. Biol.*, XXV, 1910. — Corning. *Morph. Jahrb.*, XXII, 1894 et XXVIII, 1899. — Debeyre. *C. R. Ass. Anat.* Lille, 1907. — Dohrn. *Mitt. Zool. St.* Neapel, XV, 1902 et XXV, 1907. — Dustin. *Arch. Biol.*, XXV, 1910. — Duesberg. *Arch. Zellforsch*, IV, 1910. — Eggeling, *Semon's Zool. Forschungsreise*, 1905. — Froriep. *Med. naturwiss. Arch.*, I, 1907. — Ganfini. *Arch. ital. Anat. e Embriol.*, XIII, 1915 ; XV, 1916. — Harrison. *Arch. mikr. Anat.*, 1901 ; *Amer. Journ. Anat.*, V, 1906 ; VII, 1907 ; *Journ. exper. Zool.*, IV, 1907. — Held. *Entwicklung des Nervengewebes bei den Wirbeltieren.* Leipzig, 1909. — Henneberg. *Anat. Hefte*, XIII, 1900. — Julin. *Arch. Biol.*, VII, 1887. — Kerr. *Trans. roy. Soc.* Edinburgh, XLI, 1904. — Kohn. *Arch. mikr. Anat.*, LIII, 1898 ; LXII, 1903 ; LXX, 1907. — Kuntz. *Journ. comp. Neurol.*, XX, 1910 ; XXI, 1911 ; *Amer. Journ. Anat.* XIII, 1912. — Von Lenhossek. *Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt.*, 1891. — Lustig. *Arch. mikr. Anat.*, LXXXVII, 1916. — Maurer. *O. Hertwig's Hdbuch vergl. u. exper. Entwick.*, 1906. — Mollier. *Anat. Hefte*, I, 1894 ; VIII, 1897. — Myers, *Amer. Journ. Anat,*. XXII, 1917. — Neal. *Journ. Morph.*, XXV, 1914. — Neumayer. *O. Hertwig's Hdb. vergl. u. exper. Entwick.*, 1906. — Onodi. *Arch. mikr. Anat.*, XXVI, 1886. — Poll. *Arch. mikr. Anat.* LXII, 1903 ; *Internat. Monatsch. Anat. u. Phys.*, XXI, 1904 ; *O. Hertwig's Hdb. vergl. u. exper. Entwick.*, 1906. — Profé. *Anat. Hefte*, XI, 1898. — C. Rabl. *Bausteine zu einer Theorie der Extremitäten.* Leipzig, 1910. — Schil. *Thèse de Nancy*, 1912. — O. Schultze. *Anat. Anz.*, VIII, 1892. — De Sinéty. *C. R. Soc. Biol.* Paris, 1877. — Soulié. *Journ. Anat. et Phys.*, XXXIX, 1903. — Sunier. *Onderzoek. Zool. Laborat. Groningen*, 1911. — Van Wijhe. *Arch. mikr. Anat.*, XXXIII, 1889. — de Winiwarter. *Arch. Biol.*, XXV, 1910. — Wintrebert. *C. R. Soc. Biol.*, 1904, 1905.

CHAPITRE II

DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL EXCRÉTEUR

NOTIONS GÉNÉRALES. PIÈCE INTERMÉDIAIRE ET LAMES LATÉRALES

La pièce intermédiaire ou pédicule du somite est, nous l'avons déjà vu, interposée entre le scléromyotome et la lame latérale insegmentée (fig. 264, 265) ; quand le myotome est volumineux, elle apparaît comme plus ou moins étranglée. Comme tout le reste du mésoblaste, elle possède un feuillet splanchnique interne et un feuillet somatique externe, tous deux formés de cellules épithéliales cylindriques ou cubiques et séparés l'un de l'autre par une fente virtuelle ou réelle.

Chez les Vertébrés, elle représente la partie la plus ventrale du mésoblaste segmenté, mais sa métamérie est loin d'avoir la même régularité et la même constance que celle du scléromyotome. Chez les Téléostéens, elle est même totalement absente (Swaen et Brachet) et ne peut être soupçonnée que par la nature de ses produits de différenciation. Chez les Amphibiens et les Amniotes la segmentation de la pièce intermédiaire peut être très nette (Reptiles), comme elle peut être plus ou moins masquée et ne se révéler que tardivement par la structure métamérique des organes qui en procèdent. Dans un même embryon, on peut constater semblables variations selon les régions que l'on examine. Chez certains Reptiles, par exemple (B. Kerens), la pièce intermédiaire est continue en arrière, segmentée en avant.

Sous elle, commence la lame latérale, clivée aussi en ses feuillets somatique et splanchnique délimitant la cavité viscérale. Dès de jeunes stades (fig. 266) le feuillet splanchnique se replie en dedans par sa partie dorsale, s'insinue entre l'hypoblaste et le pourtour ventral des vaisseaux cardino-aortiques et s'accole en un mésentère dorsal à son congénère du côté opposé. Court et mince d'abord, et formé de deux épithéliums accolés, ce mésentère s'allonge dans la suite comme le cœlome lui-même, un axe central de mésenchyme s'y forme à travers lequel passeront les vaisseaux et les nerfs.

Grâce à ce processus, une voûte se constitue à la cavité viscérale, tendue entre le mésentère dorsal en dedans et la pièce intermédiaire en dehors (fig. 266). Elle jouera un rôle important dans l'organogénèse des glandes génitales et interrénales, comme dans la formation du canal de Muller.

Enfin, dans le plan médio-ventral, les deux lames latérales se rapprochent aussi et s'accolent en un mésentère ventral qui sépare les deux cavités viscérales l'une de l'autre. Mais tandis que dans la partie craniale du tronc (région préombilicale) ce mésentère ventral persiste toute la vie, en arrière (région postombilicale) il disparaît très tôt et les cavités viscérales droite et gauche se mettent en continuité le long du pourtour ventral du tube digestif. Nous exposerons dans le dernier chapitre de ce livre, les changements ultérieurs que subissent les mésentères et la cavité viscérale générale. Pour le moment il suffit d'avoir établi leur existence et leur mode de formation.

ÉVOLUTION DE LA PIÈCE INTERMÉDIAIRE DU SOMITE

Sa destinée essentielle est de donner naissance à l'une ou l'autre partie de l'appareil urinaire ; accessoirement elle participe à la formation du mésenchyme. Mais avant d'aborder par le détail ce chapitre compliqué de l'embryologie, il est nécessaire d'examiner sommairement ce que sont les organes excréteurs dans la série des Vertébrés.

Constitution anatomique et signification des reins des Vertébrés. — Chez l'adulte, l'organe urinaire n'est pas le même dans tous les groupes de Vertébrés ; il diffère par sa composition, par sa topographie et, comme nous le verrons, par certains détails de son développement. Aussi en a-t-on depuis longtemps reconnu trois types, auxquels on a donné les noms de pronephros, mesonephros et metanephros (Balfour). Tous les Vertébrés ont un pronephros, mais il est purement embryonnaire et abortif chez la plupart d'entre eux ; le mesonephros est le rein définitif et fonctionnel des Poissons et des Amphibiens, tandis qu'il n'est qu'un organe larvaire chez les Amniotes, dont le rein est un metanephros.

Cette curieuse succession d'organes qui accomplissent une fonction analogue sinon identique, a vivement excité l'intérêt des embryologistes. Pro-meso- et metanephros ont fait l'objet de nombreux travaux de recherches et de plusieurs essais d'interprétation. On les a considérés comme des organes complètement différents (Gegenbaur, Fürbringer et d'autres) sans réelles connexions génétiques. Au contraire, Balfour et A. Sedgwick en ont fait trois poussées chronologiquement et topographiquement distinctes d'un même organe, qui s'élèverait à un degré plus grand de complication dans la seconde que dans la première, dans la troisième que dans la seconde. A une date plus récente, nombre d'auteurs (Van Wijhe, C. Rabl, Wheeler, Field, Hatta, Gregory, Burlend, Felix, H. Rabl, Borcea) se sont ralliés à une autre manière de voir, développée par Rückert et qui est en quelque sorte intermédiaire entre celles de Gegenbaur et de Balfour.

Pour Rückert, les trois reins sont trois générations successives et de plus en plus compliquées d'éléments urinaires se remplaçant l'une l'autre ; toutes trois prennent naissance dans la région de la pièce intermédiaire du mésoblaste, mais aux dépens de parties différentes de cette pièce : le pronephros,

primitivement étendu au tronc tout entier, vient de l'angle dorsal du splanchnocèle ; le mesonephros, de la pièce intermédiaire proprement dite et surtout de son feuillet somatique (C. Rabl) ; le metanephros, de la partie toute dorsale de cette pièce. Ils auraient donc entre eux des relations génétiques incontestables, mais ne seraient pourtant pas exactement homologues et devraient être considérés comme des organes différents.

Nous ne pouvons songer à développer ici les arguments que de nombreux auteurs ont invoqués en faveur de la théorie de Rückert ; le principal d'entre eux, la coexistence dans un même segment d'ébauches pro- et mésonéphritiques (récemment admise encore par H. Rabl, Borcea, Burlend) repose sur une interprétation inexacte des faits ; un autre, basé sur la présence de traces du pronephros dans tous les segments du tronc (Mollier, Field, Swaen et Brachet, etc.) vient, comme on le verra, bien mieux à l'appui de la conception de Balfour que de celle de Rückert.

A notre sens, les faits les mieux établis et les plus clairement observés dans les dernières années, plaident irrésistiblement en faveur de l'unité morphologique et surtout morphogénétique des trois organes rénaux (Balfour, Sedgwick) et tendent à les faire considérer comme des parties ou des régions diversement différenciées d'un même organe fondamental, que l'on peut appeler holonephros (Price) ou mononephros (Audigé). Nous adopterons la première de ces dénominations, plus consacrée par l'usage et d'ailleurs plus précise que la seconde. L'exactitude de cette notion se dégage pleinement des recherches de Brauer portant sur le pro- et le mesonephros des Gymnophiones, de celles de K. E. Schreiner et de Bertha Kerens sur le pro-, le meso- et le metanephros des Amniotes, de Geo. Price sur l'appareil excréteur des Myxinoïdes. Nous y ajouterons les remarquables observations d'Audigé sur le rein des Téléostéens, qui bien que basées sur l'anatomie des formes adultes, l'a amené à formuler des conclusions générales analogues à celles des embryologistes.

Le pro-, le meso- et le metanephros, dans leur état fonctionnel, sont en principe bâtis sur le même type et ont la constitution d'un rein. Ils sont formés de tubes urinaires renflés en un corpuscule de Malpighi à une de leurs extrémités, s'ouvrant par l'autre, directement ou indirectement, dans un uretère. Embryologiquement, le corpuscule de Malpighi est une ampoule épithéliale, dont l'un des hémisphères a été refoulé dans l'autre par un glomérule vasculaire provenant de l'aorte (fig. 487). La cavité de cette ampoule porte le nom de chambre pro- meso- ou metanéphritique (Balfour). Cette chambre peut être complètement isolée du cœlome et ne communiquer qu'avec le tube urinaire (fig. 487). Mais elle peut aussi s'ouvrir dans le splanchnocèle (cavité viscérale), de chaque côté de la racine du mésentère dorsal, soit par un orifice tellement large qu'elle semble n'être qu'un diverticule de cette cavité (fig. 449), soit par un orifice rétréci et généralement cilié (néphrostome externe fig. 450) qui peut s'allonger en un canal néphrostomial aboutissant à la chambre par un néphrostome interne. Presque toujours, dans ce cas, l'embouchure du canal urinaire se déplace et quitte la chambre néphritique pour gagner un point du canal néphrostomial (fig. 451). Les chambres métané-

phritiques sont toujours closes, les chambres pro- et mésonéphritiques communiquent ou non avec le splanchnocèle selon les groupes, ou selon les stades. On ignore la valeur fonctionnelle de cette communication qui, comme nous le verrons, est parfois secondaire ; et par conséquent, ce n'est que sous certaines réserves qu'on peut la considérer comme phylogénétiquement primitive (1).

Le pronephros et le mesonephros ont toujours un canal excréteur commun, l'uretère primaire ou canal de Wolff, dont un diverticule tardif, qui s'allonge en un long tube, devient l'uretère secondaire, métanéphritique.

Avant d'aborder l'étude embryologique des organes excréteurs, il ne sera pas inutile d'indiquer brièvement les caractères qu'ils offrent chez l'adulte dans la série des Vertébrés.

Les Cyclostomes ont un pronephros fonctionnel pendant une longue période de la vie larvaire et qui est finalement

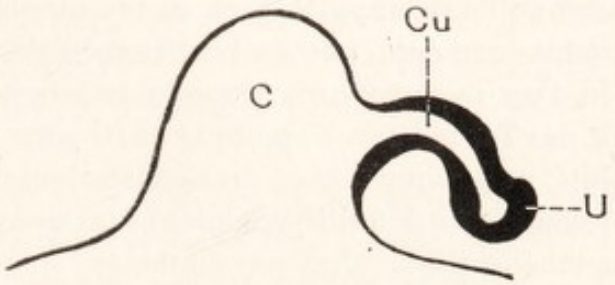


Figure 449.

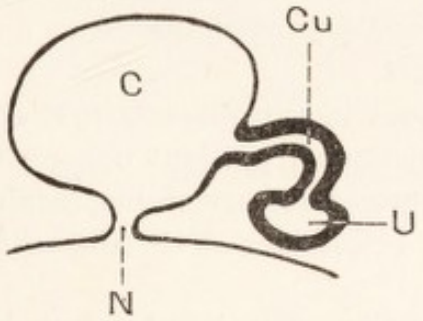


Figure 450.

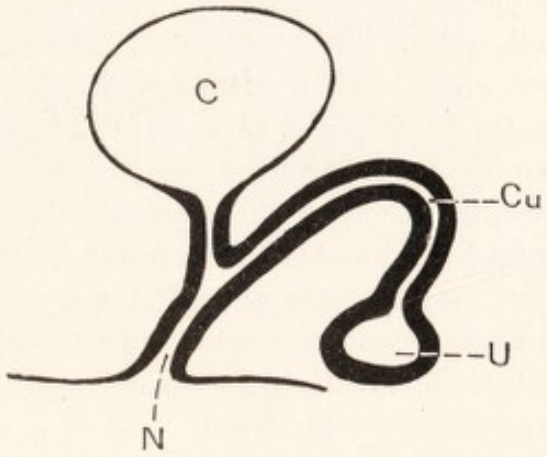


Figure 451.

Figures 449, 450 et 451. — Schémas montrant les trois modes principaux de continuité de la chambre néphritique avec le cœlome. *C*, chambre néphritique ; *Cu*, canalicule urinaire ; *N*, canal néphrostomial ou néphrostome ; *U*, uretère primaire.

remplacé par un mesonephros. Le pronephros des Sélaciens, au contraire, est rudimentaire et rapidement abortif, tandis que le mesonephros, qui est l'organe urinaire définitif, est précoce et puissamment développé. Les Téléostéens et certains Ganoïdes présentent des dispositions très remarquables. Chez tous, le pronephros est un organe important et dont le rôle physiologique persiste longtemps. On a même cru (Emery, Guitel) que chez un certain nombre

(1) On a beaucoup discuté, il y a quelques années, sur la valeur morphologique du cœlome. On en a fait originairement un néphrocèle, un gonocèle, ou un gononéphrocèle. En réalité, le cœlome des Vertébrés est beaucoup plus complexe. Rien n'empêche de considérer le néphrocèle comme en étant une partie, mais le reste n'est qu'un espace dû aux déplacements de la masse intestinale, tout comme une bourse muqueuse ou une cavité articulaire.

d'espèces il existe encore chez l'adulte. C'est probablement une erreur (Audigé) ; sauf le cas encore douteux de Fierasfer, cet organe disparaît toujours en tant qu'organe urinaire, au plus tard au moment de la maturité sexuelle. Mais il en reste des vestiges représentés par des amas de tissu lymphoïde souvent parsemés d'éléments épithéliaux.

Le rein adulte de la plupart des Téléostéens est un mesonephros. Toutefois, dans quelques espèces, ce mesonephros s'atrophie partiellement ou totalement et est remplacé par un rein caudal qu'Audigé assimile avec raison à un metanephros. Pro- meso- et metanephros existent donc chez les Poissons osseux ; ils se suppléent et se remplacent l'un l'autre et ne sont vraiment, anatomiquement, que des parties spécialement différenciées d'un holonephros (ou d'un mononephros selon la terminologie d'Audigé). Ce qui vient d'être dit des Téléostéens s'applique aussi aux Amphibiens et, selon toute probabilité, aux Dipneustes : pronephros longuement fonctionnel, mais larvaire ; mesonephros définitif complété souvent par un rein caudal dont la nature metanéphritique n'est pas douteuse.

Chez tous les Anamniotes, pro- et mesonephros sont plongés dans un tissu lymphoïde ou pseudolymphoïde, surtout abondant chez les Cyclostomes et les Poissons, et parcouru d'un riche système porte rénal édifié aux dépens de branches des veines cardinales. Cet ensemble joue sûrement dans l'excrétion un rôle considérable, qui se surajoute à la filtration s'opérant dans les corpuscules de Malpighi. Le tissu pseudolymphoïde persiste généralement après l'atrophie de ces derniers et même des tubes urinaires et conserve sans doute la fonction encore obscure qui lui est dévolue (1).

Enfin les Amniotes ont un pronephros embryonnaire rudimentaire et abortif, un mesonephros abortif aussi, mais fonctionnel pendant une notable période du développement et qui est totalement remplacé par un metanephros ou rein définitif. Il n'y a donc entre eux et les Téléostéens ou les Amphibiens qu'une différence de degré.

Signalons, pour terminer, les connexions étroites qui existent ou qui s'établissent toujours entre l'appareil génital et l'organe excréteur, spécialement le mesonephros. Elles sont variables selon les groupes, variables aussi selon le sexe ; c'est ainsi que chez les Vertébrés supérieurs le rein moyen, avant de disparaître, est utilisé dans la formation de l'épididyme et que chez la femelle, l'entonnoir cœlomique du canal de Muller (oviducte) tire son origine du ou des néphrostomes du pronephros (Sélaciens, Amphibiens et peut-être aussi tous les autres Vertébrés).

DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL EXCRÉTEUR DES GYMNOPHIONES

Le tracé général de l'évolution des reins qui vient d'être donné, indique clairement qu'on ne peut en faire fructueusement l'étude en partant des

(1) Bien qu'ayant déjà fait l'objet de recherches histologiques étendues, le tissu pseudolymphoïde du rein des Poissons mériterait d'être étudié de façon complète, au point de vue de ses corrélations fonctionnelles avec l'appareil urinaire.

Cyclostomes et en suivant à partir de là l'ordre établi par la classification générale des Vertébrés. Pour avoir une idée claire de ce qu'est l'holonephros, il faut l'étudier dans des formes où le développement du pronephros et du mesonephros se fait avec toute l'ampleur désirable, où les deux organes atteignent un degré de perfection suffisant pour caractériser un état fonctionnel actif. Commencer cette étude par les Sélaciens, comme on le fait souvent, est presque un non sens puisque, dans ce groupe, on n'a sous les yeux que le vestige d'une ébauche qui n'arrivera jamais à devenir un rein.

C'est chez les Gymnophiones, et spécialement chez Hypogeophis, que les faits se montrent avec le plus de clarté, que les étapes se succèdent avec le plus de régularité, qu'en un mot on saisit avec le plus de certitude la loi morphogénétique qui dirige l'ontogénèse de l'appareil excréteur. Grâce aux recherches

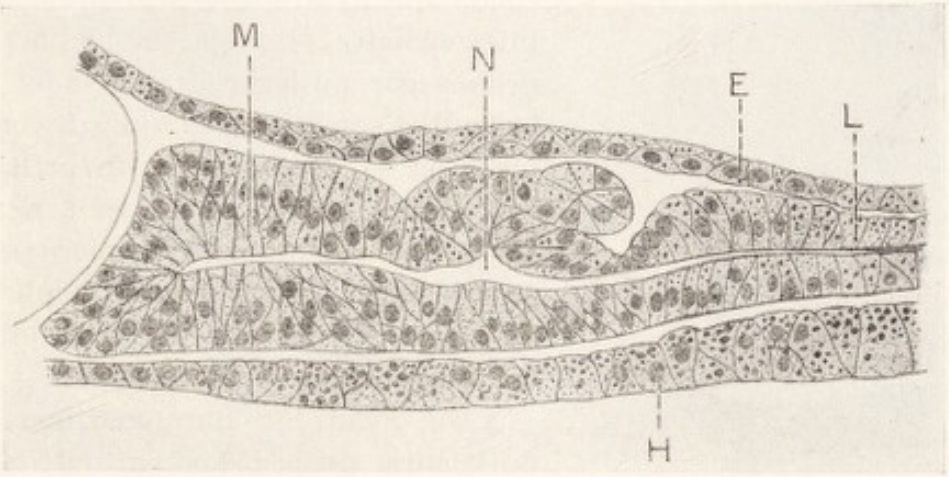


Figure 152. — Embryon d'Hypogeophis. Coupe transversale d'un segment mésoblastique (d'après Brauer). *E*, épiblaste ; *H*, hypoblaste ; *L*, lame latérale ; *M*, scléromyotome ; *N*, néphrotome.

très complètes de A. Brauer, les Gymnophiones peuvent servir de type fondamental, auquel toutes les variantes se laissent ramener sans difficulté.

L'embryon d'Hypogeophis rostratus possède, quand il a fini de se segmenter, 110 somites mésoblastiques, dont 6 dans la queue. Comme c'est le quatrième qui apparaît le premier, chronologiquement, les trois qui le précèdent numériquement appartiennent à la tête et doivent être rangés parmi les somites occipitaux. Il est donc le premier somite troncal et c'est sa pièce intermédiaire qui forme le premier rudiment néphritique ; tous les autres, placés derrière lui, jusqu'au 100e, possèdent aussi semblable rudiment et l'on peut en conclure que l'appareil excréteur s'ébauche dans le tronc tout entier, à l'exception des quatre derniers segments.

Mais dans cette longue zone néphrogène il faut distinguer trois régions : une antérieure pronéphritique, qui va du 4e somite (numériquement) au 15e ; une zone intermédiaire où la néphrogénèse est abortive, étendue du 16e ou du 17e somite au 29e ; enfin une zone mésonéphritique allant du 30e au 100e. Les sept premiers segments de la zone intermédiaire, par leurs caractères, se rattachent au pronephros, les cinq derniers au mesonephros.

Ce n'est naturellement que progressivement, au fur et à mesure que l'embryon s'allonge, que les pièces intermédiaires prennent le caractère de *néphrotomes*; le premier néphrotome, sur le 4e somite, se distingue dans des embryons possédant neuf segments délimités ; puis les suivants apparaissent régulièrement, de stade en stade, pendant que les premiers évoluent et se différencient.

La composition du mésoblaste, au moment où il se segmente, est essentiellement la même dans tous les somites, du 4e au 100e. A droite et à gauche du système nerveux central et de la chorde, le feuillet moyen, de structure nettement épithéliale, se montre très tôt constitué de trois parties (fig. 452) : en dehors, la lame latérale insegmentée, clivée en ses deux feuillets séparés par une étroite fente cœlomique ; en dedans le scléromyotome futur (comparer avec fig. 459) formé de hautes cellules cylindriques et pourvu aussi d'un espace cœlomique ; entre les deux, enfin, la pièce intermédiaire, limitée en dehors et en dedans par un léger étranglement et dont le feuillet somatique se soulève vers l'épiblaste et se prolonge en un petit cul-de-sac, dirigé en dehors et en arrière (fig. 453). Ainsi constituée, cette pièce peut déjà être désignée sous le nom de néphrotome ; la cavité circonscrite par son épithélium est le néphrocèle.

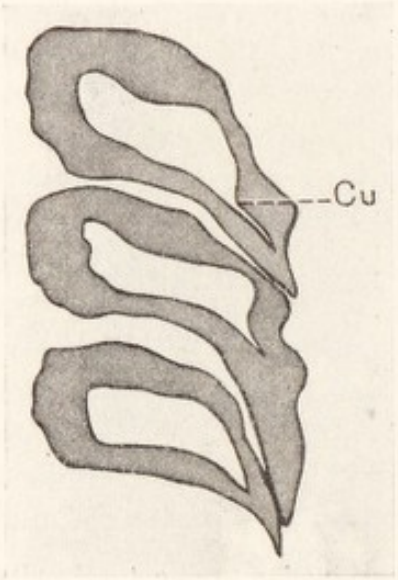


Figure 453. — Hypogeophis. Les trois premiers néphrotomes fournissant leurs canalicules pronéphritiques *Cu* (d'après Brauer).

A son début, le néphrotome, nous venons de le dire, est le même partout, mais son évolution ultérieure doit être examinée à part dans les zones pronéphritique, intermédiaire et mésonéphritique.

Dans la première, le cul-de-sac du feuillet somatique, orienté vers l'arrière, courant sous l'épiblaste, s'allonge en un petit tube : c'est l'ébauche du canalicule urinaire futur. Elle est très précoce au niveau des trois premiers néphrotomes (somites 4, 5 et 6), et il résulte de leur mode même de formation et d'accroissement que ces trois canalicules se recouvrent comme les tuiles d'un toit (fig. 453). Bientôt ils se soudent entre eux à leur extrémité distale, et de cette confluence résulte un canal collecteur commun dont le bout terminal, dirigé en arrière, se met immédiatement à proliférer et à pousser en direction caudale, tout le long de la face externe des néphrotomes suivants. Cet allongement propre ne cessera que quand le canal aura atteint la paroi du cloaque et se sera uni à elle. Ce long canal est l'uretère primaire ou canal de Wolff ; il est d'abord une masse cellulaire pleine, mais une lumière s'y creuse rapidement.

Pendant ce temps les néphrotomes se sont constitués dans toute la zone pronéphritique; chacun d'eux a édifié son canalicule urinaire et celui-ci, rencontrant l'uretère dans son trajet, s'unit à lui et vient y déboucher (fig. 454, 455). Ainsi les 4e, 5e, 6e, 7e, 8e et 9e néphrotomes s'ouvrent très tôt

dans l'uretère. Les 10e, 11e et 12e, appartenant aux somites 13, 14 et 15 n'envoient déjà plus qu'un canalicule urinaire très court et rudimentaire, qui n'atteint que rarement le canal de Wolff : on se rapproche en ce point de la portion pronéphritique de la zone intermédiaire.

Notons, avant de poursuivre, que l'uretère primaire naît de la confluence

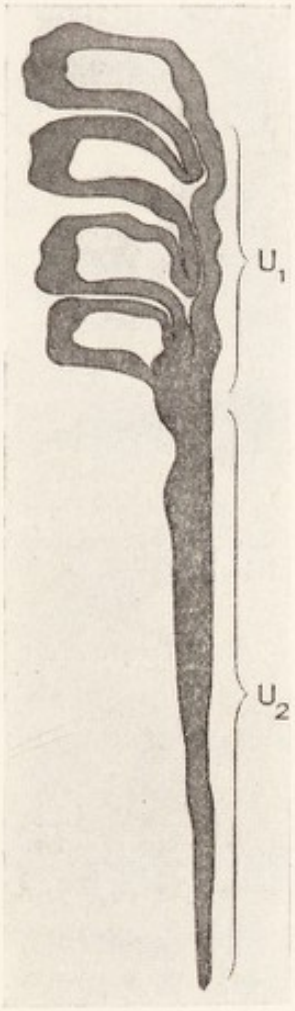


Figure 454. — Hypogeophis. Formation du canal collecteur U_1, et de l'uretère primaire U_2 (d'après Brauer).

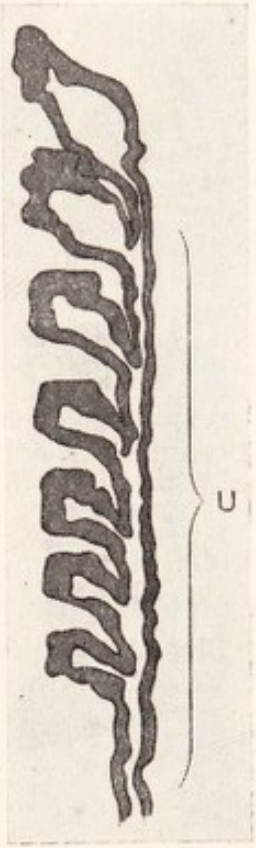


Figure 455. — Hypogeophis. Uretère primaire *U* et néphrotomes pronéphritiques avec leur canalicule urinaire (d'après Brauer).

des trois premiers canalicules urinaires et qu'il s'accroît ensuite par ses propres moyens ; que les canalicules suivants jusqu'au 9e, ou parfois même jusqu'au 12e, le trouvent tout formé et ne font que l'utiliser comme voie d'excrétion. Or, ce dernier caractère a été longtemps considéré comme spécifique du mesonephros. Les Gymnophiones prouvent que c'est inexact ; les néphrotomes 4 à 9 sont aussi purement pronéphritiques que les trois premiers : leur évolution ultérieure va le montrer.

Pendant que l'uretère primaire s'allonge et que les canalicules pronéphritiques viennent successivement y déboucher, les néphrotomes proprement dits se modifient aussi. Chacun d'eux commence par se séparer de son scléromyotome (fig. 456) ; il reste en continuité au contraire avec la lame laté-

rale, mais le néphrocèle et le splanchnocèle, fortement dilatés tous deux, ne communiquent plus que par un canalicule très étroit, voire virtuel. Plus tard, ce canalicule se dilatera et s'allongera en un canal néphrostomial

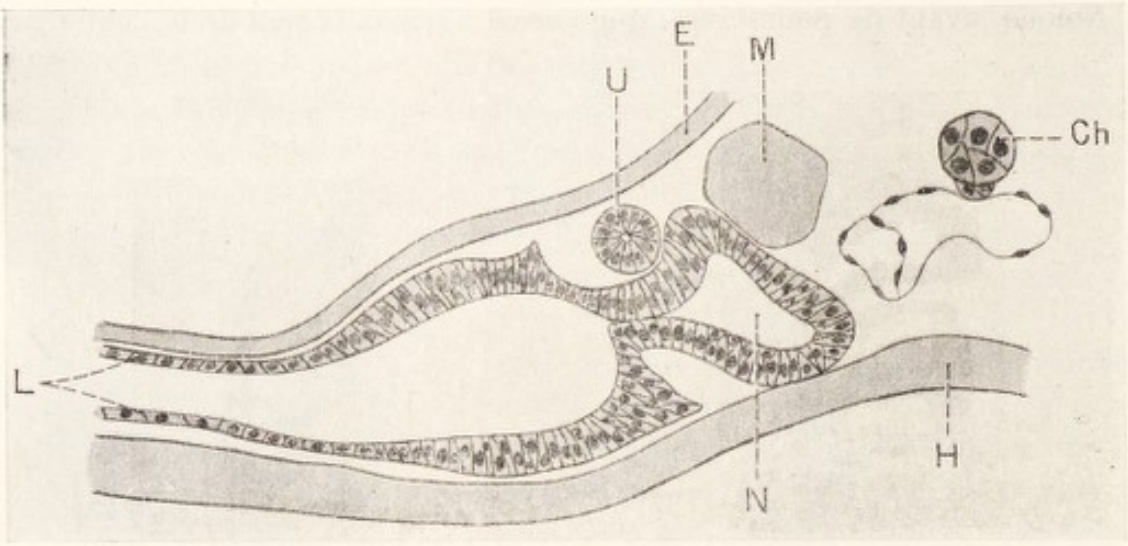


Figure 456. — Hypogeophis. Coupe transversale d'un néphrotome pronéphritique (d'après Brauer). *Ch*, chorde ; *E*, épiblaste ; *H*, hypoblaste ; *L*, lame latérale et splanchnocèle ; *M*, myotome ; *N*, néphrotome ; *U*, uretère primaire.

(fig. 458). On voit ensuite le feuillet somatique du néphrotome être tout entier ou presque, incorporé dans le canalicule urinaire qui va s'allonger et décrire des flexuosités, tandis que son feuillet splanchnique s'amincit

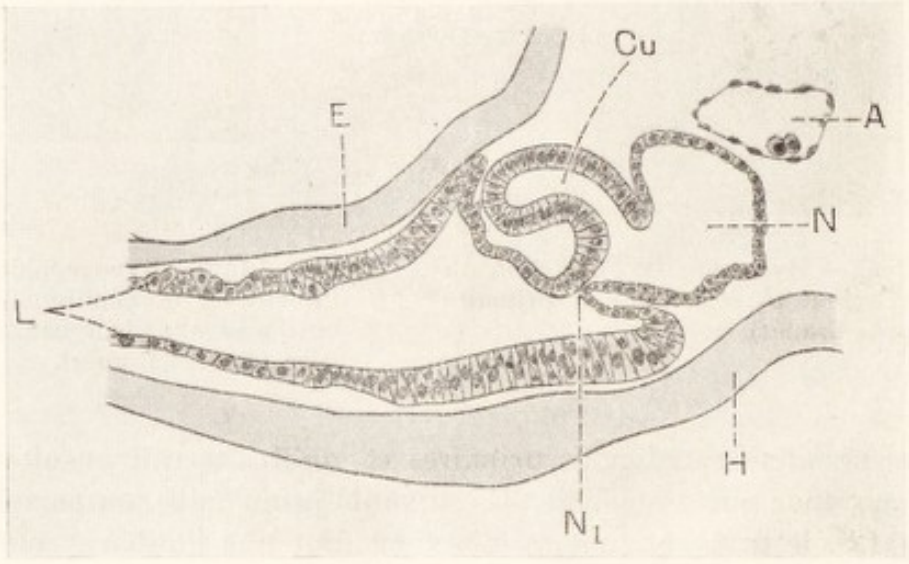


Figure 457. — Hypogeophis. Coupe transversale d'un néphrotome pronéphritique. Même légende que précédemment. En outre : *A*, aorte ; *Cu*, canalicule urinaire ; N_1, néphrostome (d'après Brauer).

(fig. 457) en un épithélium cubique ou même aplati, se projette en dedans en dilatant le néphrocèle et finit par venir se mettre presque au contact de son congénère du côté opposé (fig. 458). Dès ce moment, tous les éléments d'un segment rénal sont constitués : tube urinaire, chambre pronéphritique ou

néphrocèle dilaté et canal néphrostomial. Bientôt une branche émanant de l'aorte refoulera en doigt de gant la paroi interne de la chambre pronéphritique et la transformera en un corpuscule de Malpighi ; le tube urinaire (canalicule du pronephros) s'allongera et se courbera en de nombreuses flexuosités, cheminant dans un mésenchyme parcouru d'un riche réseau capillaire veineux et de traînées lymphoïdes de plus en plus abondantes. Dans ce tissu se répandront encore des nodules épithélioïdes détachés de l'hypoblaste et dont la signification est complètement énigmatique.

Dans cet état le pronéphros fonctionne longtemps ; puis quand le méso-

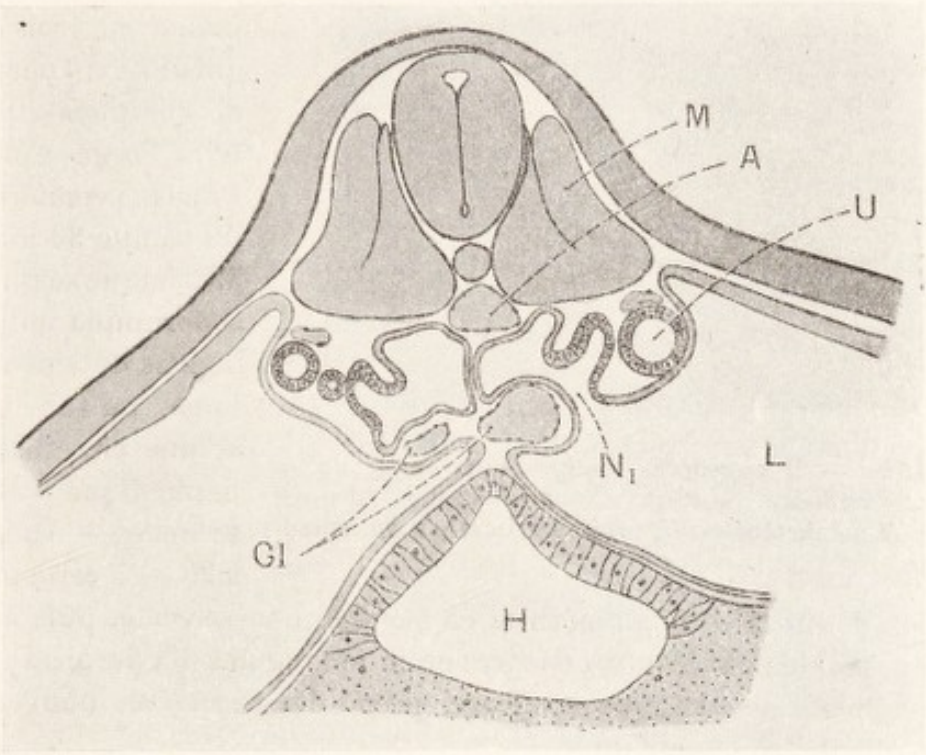


Figure 458. — Hypogeophis. Coupe transversale demi-schématique de la région pronéphritique (d'après Brauer). Même légende que fig. 456 et 457. *Gl*, ébauche de glomérule.

néphros est capable d'entrer en activité, il se rétracte, se condense et tous ses éléments constitutifs dégénèrent et disparaissent.

Mais pendant que le pronéphros évoluait comme il vient d'être dit, les néphrotomes de la zone intermédiaire et de la zone mésonéphritique se développaient aussi.

Dans la zone intermédiaire (du 16e au 29e somites), les néphrotomes restent petits ; ils se séparent tôt des lames latérales et gardent un peu plus longtemps leur continuité avec les scléro-myotomes. Toujours, en tout cas, ils s'isolent finalement en de petites vésicules closes, délimitées par un épithélium et dont le feuillet somatique peut ébaucher un court canalicule urinaire trop rudimentaire pour atteindre le canal de Wolff voisin et s'unir à lui. Finalement ils disparaissent ; il est très probable que leurs éléments cellulaires se disloquent et se dispersent dans le mésenchyme, dont ils font dès lors partie intégrante.

La zone mésonéphritique s'étend du 30e au 100e somites. En réalité, elle est plus longue encore : car les quatre ou cinq derniers néphrotomes de la zone intermédiaire prennent tout à fait l'aspect mésonéphritique, mais ils s'atrophient et aucun d'entre eux n'entre dans la constitution du mesonephros.

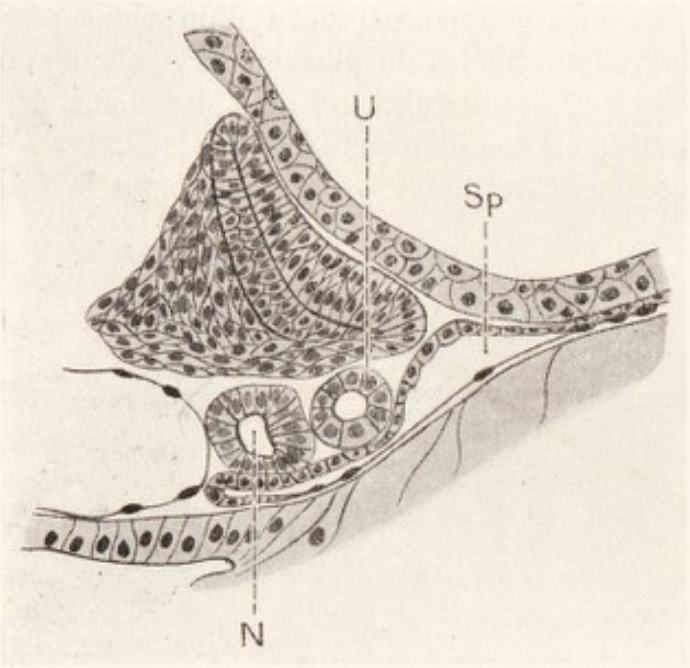


Figure 459. — Hypogeophis. Coupe transversale de la zone intermédiaire (portion mésonéphritique) (d'après Brauer). *N*, néphrotome ; *U*, uretère primaire ; *Sp*, splanchnocèle.

De plus, cette zone mésonéphritique doit être subdivisée elle-même en trois parties qui diffèrent par le degré de complication qu'atteint l'organe définitif. Dans la première, allant du somite 30 au somite 50, chaque segment mésodermique édifie, aux dépens de son néphrotome, un tube urinaire et une chambre mésonéphritique ; dans la seconde — somites 50 à 90 — à cette première génération de tubes et de glomérules en succède une seconde, puis une troisième et probablement d'autres encore ; enfin le long des dix derniers somites, le mesonephros, plus complexe encore, prend des caractères nouveaux qui le rapprochent étroitement du metanephros des Amniotes.

Tous les néphrotomes mésonéphritiques, à quelque région qu'ils appartiennent, sont très tôt isolés de toutes parts et restent petits (fig. 459). Leur cavité devient même rapidement étroite, presque virtuelle (fig. 460, 461). Un mésenchyme abondant ne tarde pas à les entourer ; ils reposent sur la lame latérale qui s'insinue en dedans pour former le mésentère dorsal et l'uretère primaire court en dehors d'eux.

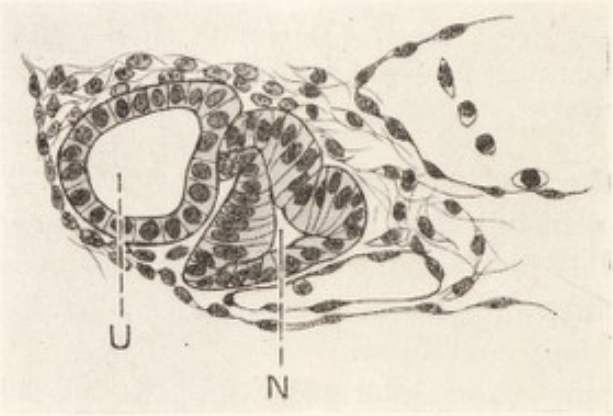


Figure 460. — Hypogeophis. Région mésonéphritique (d'après Brauer). *N*, néphrotome ; *U*, uretère primaire.

Les premiers changements qu'ils subissent sont les mêmes entre les somites 30 et 90. Chacun d'eux envoie, par son pourtour dorso-latéral, un petit diverticule qui s'allonge en se contournant et vient s'accoler à la paroi de l'uretère (fig. 460) puis se fusionne complètement avec lui : c'est l'ébau-

che du canalicule urinaire mésonéphritique. Ensuite un second diverticule part de la paroi ventrale du néphrotome, se dirigeant vers l'épithélium cœlomique (fig. 460) auquel il se soude ; bientôt sa lumière et par conséquent celle du néphrotome tout entier, s'ouvre dans le splanchnocèle. Ainsi se forme, tout à fait secondairement, un canal néphrostomial typique, dont les cellules se garnissent de longs cils vibratiles (Voir fig. 462 qui est prise dans la région pronéphritique et représente, avec une plus grande simplicité, des dispositions identiques).

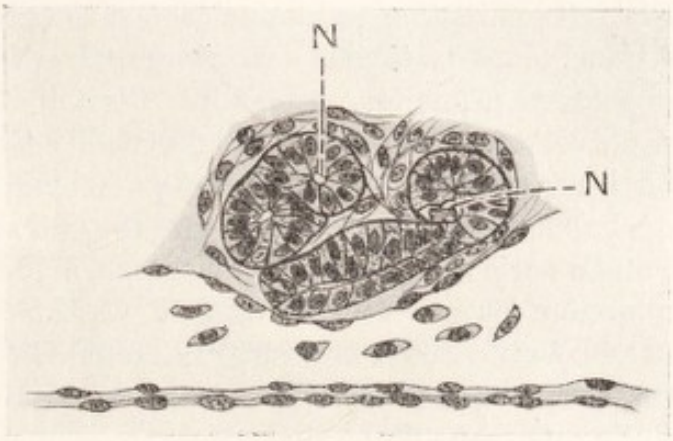


Figure 461. — Hypogeophis. Région mésonéphritique (d'après Brauer). *N*, néphrotomes primaires et secondaires.

Jusqu'au 50e somite, après avoir fourni ces deux diverticules, ce qui reste des néphrotomes se dilate en une chambre mésonéphritique à paroi mince (comparer fig. 462) qu'un glomérule aortique refoulera et transformera en une ampoule de Malpighi. Mais à partir du 50e et jusqu'au 90e somite, chaque néphrotome fournit encore, par sa paroi postérieure, un bourgeon cellulaire compact qui ne tarde pas à s'isoler complètement et à se creuser d'une étroite lumière (fig. 461). Ce bourgeon est en réalité un néphrotome secondaire, issu du premier et qui évoluera exactement comme lui : il en naîtra un canalicule urinaire, un canal néphrostomial, une chambre mésonéphritique avec glomérule vasculaire et un bourgeon de propagation qui pourra recommence le cycle. Ce processus se poursuit longtemps, sur des animaux éclos et déjà de grande taille ; il peut ainsi se former jusqu'à huit générations successives de tubes et de chambres mésonéphritiques.

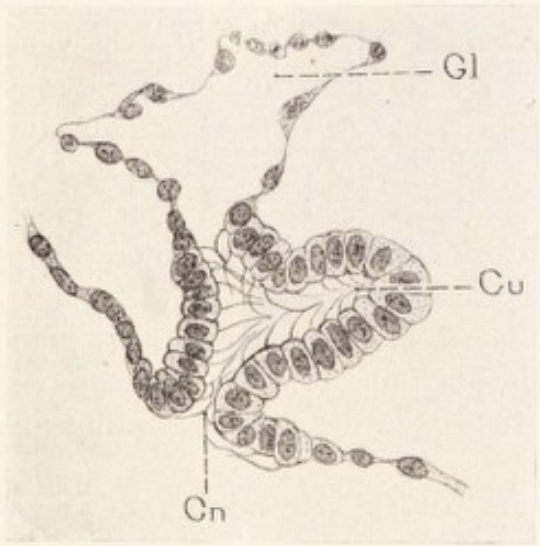


Figure 462. — Hypogeophis. Evolution d'un néphrotome (d'après Brauer). *Cn*, canal néphrostomial ; *Cu*, canalicule urinaire ; *Gl*, ébauche de corpuscule de Malpighi.

Mais un fait remarquable est que les canaux mésonéphritiques secondaires, tertiaires, etc. ne viennent pas purement et simplement déboucher dans l'uretère primaire ; celui-ci pousse en regard de chacun d'eux un diverticule qui va à leur rencontre et s'unit à eux. Ce fait est important si l'on songe qu'un des caractères essen-

tiels du metanephros des Amniotes est que les tubes qui le composent ne s'ouvrent pas dans l'uretère primaire, mais bien dans un long cul-de-sac qui s'en dégage et qui deviendra l'uretère définitif. A ce point de vue les néphrotomes mésonéphritiques autres que ceux de première génération pourraient, chez les Gymnophiones, être appelés métanéphritiques.

Cette dénomination se justifie bien plus encore dans la partie postérieure du tronc, dans la région des somites 90 à 100. Là aussi il se forme des néphrotomes primaires, secondaires, tertiaires, etc., par les mêmes processus que ceux qui viennent d'être décrits et, dans chaque segment, l'uretère primaire envoie un long bourgeon qui se creuse en un uretère secondaire, auquel aboutissent tous les tubes urinaires du segment de quelqu'ordre qu'ils soient. La série des tubes issus de chaque néphrotome primaire possède donc son uretère propre et constitue un véritable lobule métanéphritique. Le canal de Wolff reste le collecteur commun de tous ces lobules.

On conçoit que le meso-metanephros des Gymnophiones devienne chez l'adulte un organe d'une structure extrêmement compliquée, avec ses nombreux tubes urinaires flexueux, ses uretères, ses canaux néphrostomiaux et ses corpuscules de Malpighi, plongés dans un lacis veineux mêlé d'amas lymphoïdes. Il ne contient pourtant pas d'autre élément que ceux dont nous venons d'étudier le développement.

Il ressort de toute cette description que le néphrotome mésonéphritique ne diffère du pronéphritique que par deux caractères : il donne par bourgeonnement de sa paroi un néphrotome secondaire, d'où naîtra un néphrotome tertiaire, et ainsi de suite. En second lieu, son canal néphrostomial résulte d'une union secondaire avec le splanchnocèle. Le premier de ces caractères n'est nullement différentiel ; il a la valeur d'une complication et rien de plus. Mais on pourrait croire que les canaux néphrostomiaux pro- et mésonéphritiques ne sont pas homologues. Semblable interprétation doit pourtant être rejetée, car il n'y a entre les deux qu'une différence de degré : on se rappelle, en effet, que dans la zone pronéphritique aussi l'orifice néphrostomial externe s'oblitère temporairement (fig. 457) pour se rouvrir largement plus tard (fig. 458). Ici la rupture de continuité entre le néphrotome et la lame latérale n'est jamais complète ; elle l'est dans la région mésonéphritique et dure un temps bien plus long, mais ce n'est là que l'exagération, pour des raisons contingentes, d'un processus analogue.

Tous les néphrotomes mésonéphritiques passent par une phase plus ou moins longue de repos, de latence, durant laquelle le mésenchyme devient abondant, le splanchnocèle se dilate, le mésentère dorsal se constitue. C'est alors qu'ils perdent toutes leurs connexions primitives et prennent l'aspect de vésicules closes ; mais une des premières étapes de leurs différenciations est la reprise de ces connexions et la reconstitution de leur orifice néphrostomial.

La conclusion principale qui se dégage du développement de l'appareil excréteur des Gymnophiones est que les néphrotomes sont les mêmes partout, que les transformations qu'ils subissent ont morphologiquement la

même valeur, que pro- meso- et metanephros ne sont que des portions, différentes par leur topographie et leur complexité, d'une ébauche unique, étendue sans interruption dans le corps tout entier et à laquelle le nom d'ébauche holonéphritique est parfaitement applicable.

Nous nous sommes longuement étendu sur le rein des Gymnophiones parce que nous le considérons comme le type primitif auquel peut être ramené sans effort celui de tous les autres Vertébrés. La clarté avec laquelle il se présente à l'observation, la netteté des stades, l'ampleur avec laquelle se fait tout le développement, justifient largement cette préférence. Elle nous permet en outre, et ce n'est pas un mince avantage, de considérer comme n'ayant plus qu'un intérêt historique les discussions longues et souvent confuses sur la question de savoir si l'uretère primaire est mésoblastique ou épiblastique, ou si la chambre mésonéphritique est un diverticule du cœlome et non le cœlome lui-même comme l'est la chambre pronéphritique, si enfin il est possible de trouver à la fois, dans un même segment, des ébauches pro- et mésonéphritiques (1).

DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL EXCRÉTEUR DES AMPHIBIENS URODÈLES ET ANOURES

Tous les faits principaux sont assez bien connus et depuis longtemps (Götte, M. Duval, Fürbringer, Mollier, Field, Hall, H. Rabl, Levi). Nous les résumerons rapidement.

Pronephros et uretère primaire. — La première ébauche est très précoce et suit de près le début de la segmentation du mésoblaste. Elle apparaît, chez les Anoures comme chez les Urodèles, sous forme d'un épaississement du feuillet somatique, siégeant immédiatement sous le scléromyotome (fig. 463). Il affecte donc exactement la pièce intermédiaire, mais celle-ci, à ces stades, n'est pas encore métamérique et il n'y a par conséquent pas encore de néphrotomes individualisés. Topographiquement, l'épaississement pronéphritique commence en regard du second somite chez les Anoures (Rana, Bufo), du troisième chez les Urodèles (Amblystoma), c'est-à-dire à l'origine du tronc. De là, il s'étend loin en arrière, parfaitement continu. Seulement il est beaucoup plus volumineux et plus étendu dorso-ventralement dans sa partie craniale, le long des deux ou des trois premiers somites de la région pronéphritique (fig. 463). Au delà de ce point il se marque moins nettement. Au fur et à mesure que l'embryon s'allonge et que de nouveaux somites se délimitent, la saillie du feuillet somatique du mésoblaste s'allonge aussi et son extrémité caudale finit par se trouver au voisinage du cloaque.

De cette longue ébauche, la partie antérieure seule, la plus volumineuse

(1) On trouvera toutes ces questions abondamment discutées et exposées dans les travaux de Van Wijhe, Rückert, Felix, C. Rabl, H. Rabl, Gregory, Burlend, Kerens, etc. Voir spécialement les articles de Felix dans les Ergebnisse et dans le Lehrbuch d'O. Hertwig.

et la plus large, deviendra le pronephros. La partie postérieure est destinée à donner le canal de Wolff, et cela par un processus très simple : la crête s'isole du feuillet somatique du mésoblaste en un cordon cellulaire arrondi, qui ne tarde pas à se creuser d'une lumière continue. Son extrémité terminale libre s'allonge par prolifération, atteint bientôt la paroi hypoblastique du cloaque et s'unit à elle.

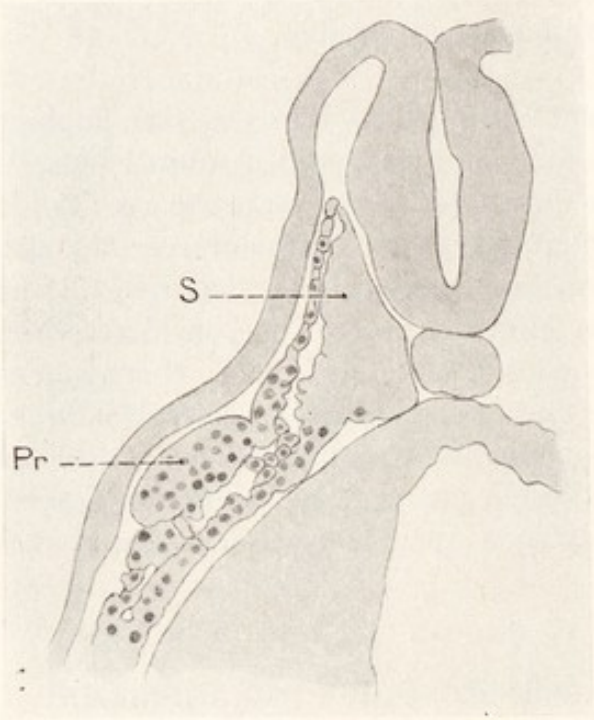


Figure 463. — Embryon de Rana sylvatica. Coupe transversale de la région du pronephros *Pr* (d'après Field). *S*, scléromyotome.

En avant, les faits sont un peu plus compliqués. D'abord la pièce intermédiaire s'isole du scléromyotome, puis ses deux feuillets s'écartent l'un de l'autre et un espace cœlomique apparaît entre eux (fig. 464). Ainsi se forme une sorte de chambre pronéphritique, qui s'étend le long de deux scléromyotomes chez les Urodèles, de trois chez les Anoures. En même temps, la segmentation, jusqu'alors localisée aux scléromyotomes, se propage à la pièce intermédiaire, mais elle ne porte guère que sur son feuillet somatique : l'épaississement pronéphritique se trouve ainsi découpé en deux (Urodèles) ou en trois pièces (Anoures), dont la face ventrale se décolle de la paroi du splanchnocèle (fig. 464). Chacune de ces pièces est d'abord un cordon cellulaire plein, bientôt creusé d'une lumière qui s'ouvre en dedans dans la chambre pronéphritique par un orifice circulaire (néphrostome interne). En dehors, la segmentation respecte l'extrémité externe de la saillie, de sorte que les cordons confluent là entre eux et que leurs lumières se confondent en une sorte de sinus (fig. 465).

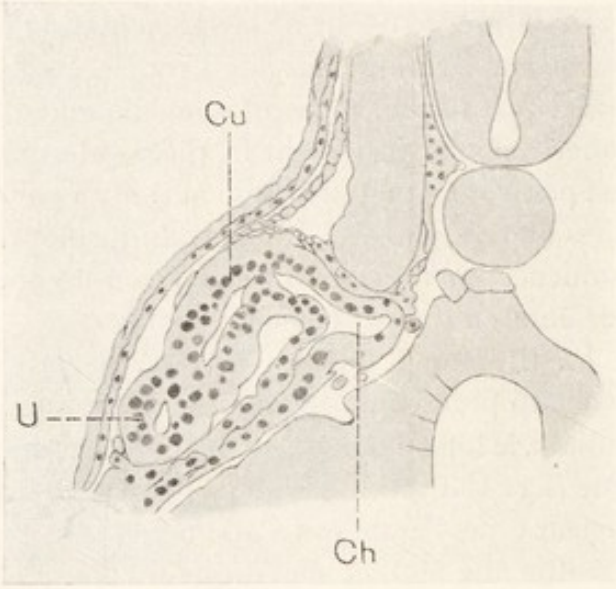


Figure 464. — Embryon de Rana sylvatica. Coupe transversale de la région du pronephros (d'après Field). *Ch*, chambre pronéphritique ; *Cu*, canalicule urinaire ; *U*, uretère primaire.

Celui-ci, caudalement, se continue directement dans le canal de Wolff dont il semble n'être que l'extrémité antérieure, dilatée.

Le résultat final de ce développement est la formation de trois courts canaux urinaires pronéphritiques chez les Anoures, de deux seulement chez les Urodèles, convergeant en dehors en un canal collecteur qui se poursuit lui-même sans interruption dans le canal de Wolff et s'ouvrant en dedans dans une chambre pronéphritique commune insegmentée et en pleine continuité avec le splanchnocèle (fig. 465, comparer avec fig. 454). A ce stade, la seule différence importante entre les Gymnophiones d'une part, les Urodèles et les Anoures de l'autre, est que chez les premiers il y a autant de chambres pronéphritiques que de canalicules urinaires. Mais dans les deux groupes, ce stade est atteint par des processus bien différents : simples, clairs, explicites chez les Gymnophiones, ils sont condensés et obscurs chez les Urodèles et les Anoures.

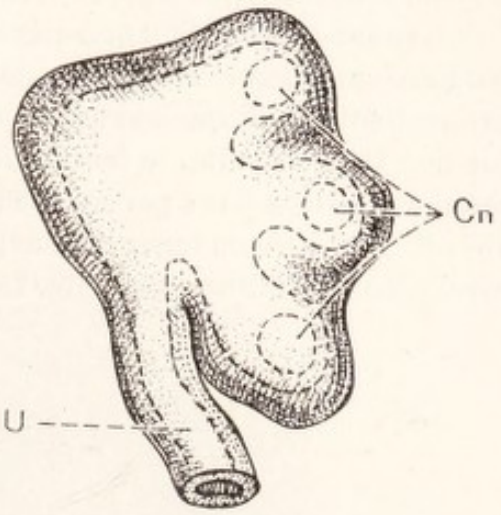


Figure 465. — Reconstruction du pronephros d'un embryon de Rana sylvatica (d'après Field). *Cn*, néphrostomes ; *U*, uretère primaire.

La formation de l'uretère primaire est aussi très différente ; chez la grenouille ou chez Amblystoma, il se forme sur place dans la majeure partie de son étendue (Mollier, Field) et son extrémité terminale seule s'accroît par bout libre. On a voulu considérer ce détail comme tendant à prouver qu'il a tout entier la valeur d'un canal collecteur qui, chez les ancêtres des Amphibiens actuels, recevait dans toute sa longueur des canalicules pronéphritiques, régulièrement métamériques, mais dont les deux ou les trois premiers seuls auraient persisté.

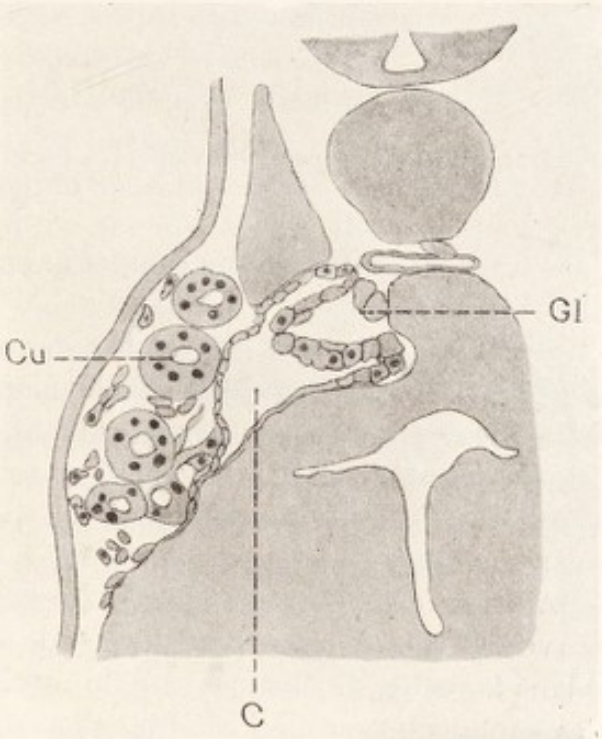


Figure 466. — Bufo americanus. Coupe transversale de la région du pronephros (d'après Field). *C*, chambre pronéphritique ; *Cu*, canalicules urinaires ; *Gl*, glomérule.

La notion de l'holonephros rend cette interprétation très fragile : l'uretère primaire n'est pas le canal collecteur du pronephros seul, mais aussi du mesonephros ; s'il se développe très vite et très tôt, c'est parce

qu'un assez long espace de temps sépare la différenciation des deux organes urinaires et que le fonctionnement du pronephros doit être assuré. Dès lors, qu'il se forme sur place ou qu'il s'allonge par bout libre, cela paraît être d'importance morphologique assez mince.

Revenons-en maintenant à l'évolution ultérieure du pronephros dont nous connaissons l'ébauche. Trois ou deux canalicules s'ouvrent dans une chambre pronéphritique unique ayant la valeur de trois ou de deux néphrotomes confondus. Dans la suite, le feuillet interne, splanchnique, de cette chambre est refoulé vers le dedans par un glomérule vasculaire issu de l'aorte (fig. 466 et 467) et vient faire en regard des néphrostomes internes (orifices des canalicules urinaires) une saillie très nette. Ce glomérule est unique, continu comme la

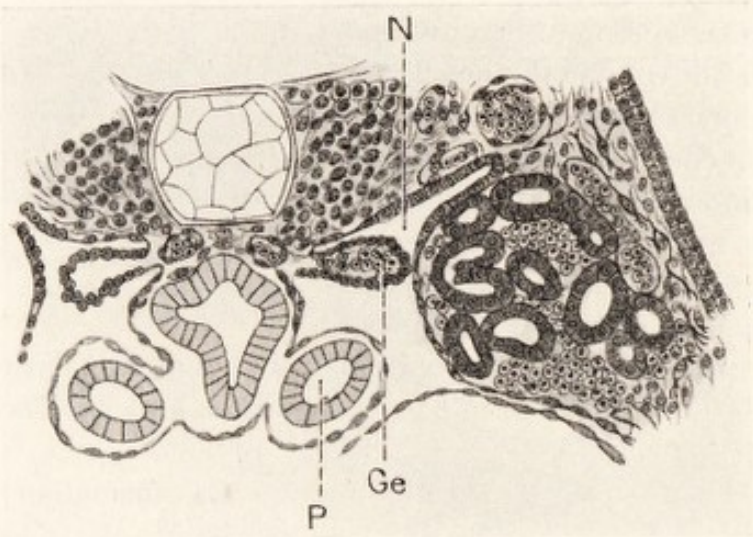


Figure 467. — Larve d'Amphibien. Coupe transversale du pronephros (d'après Fürbringer). *Gl*, Glomus ; *N*, néphrostome interne ; *P*, poumons.

chambre elle-même et ne présente pas trace de segmentation ; on lui a, pour cette raison, donné le nom de glomus (Van Wijhe).

Quant à la chambre elle-même, elle s'ouvre largement vers le bas dans la cavité viscérale (fig. 467), dont elle paraît être un simple diverticule dorsal. L'orifice de communication ne se rétrécit pas en un canal néphrostomial, et la disposition reste telle qu'elle est représentée schématiquement dans la figure 449. Très tardivement, quand se sont ébauchés les poumons (fig. 467) la saillie qu'ils font dans le cœlome, en s'exagérant, finit par en toucher les parois latérales et se souder à elles. Ainsi se constitue une cloison frontale, incomplète d'ailleurs, découpant la cavité viscérale en une partie ventrale qui loge le cœur et une partie dorsale dans laquelle, de chaque côté du mésentère, se projette un glomus et où les canalicules pronéphritiques s'ouvrent par un entonnoir pourvu de longs cils vibratiles. Ce cloisonnement secondaire du cœlome des Amphibiens, quoi que l'on en ait dit, n'a rien à voir avec l'organogénèse de l'appareil urinaire et n'est qu'un des actes de la délimitation définitive de la cavité péricardique.

Le pronephros des Amphibiens, longtemps fonctionnel, est assez compliqué chez l'adulte ; les canalicules sont abondamment contournés et plongés

dans un lacis veineux (système porte) provenant des veines cardinales (fig. 467). De nombreux amas lymphoïdes sont disséminés entre les mailles de ce lacis.

A l'approche de la métamorphose, il commence à s'atrophier (Fürbringer, Field) et disparaît bientôt sans laisser d'autre trace que des nodules lymphoïdes. A ce moment le mesonephros s'est constitué et est apte à jouer le rôle d'appareil urinaire.

Mesonephros et portion métanéphritique du rein. — La longue durée du pronephros fait que les ébauches du mesonephros restent longtemps latentes avant de subir leur organogénèse. Celle-ci ne commence guère que sur des larves mesurant, selon les espèces, de 8 à 15 millimètres de longueur. Il est clair qu'à ce moment les rapports primitifs de ces ébauches sont depuis longtemps disparus ; aussi leur origine réelle est-elle restée obscure jusque dans ces dernières années. On voyait bien, en dedans du canal de Wolff, dans le mésenchyme de la paroi dorsale du cœlome, apparaître des amas cellulaires plus compacts, bientôt orientés en épithélium (Fürbringer, Field, Soulié) et dont l'évolution ultérieure était complètement analogue à celle des néphrotomes mésonéphritiques des Gymnophiones, que nous avons retracée plus haut (fig. 468). On sait aujourd'hui (Hall, Soulié) que ces amas compacts méritent vraiment, eux aussi, le nom de néphrotomes et qu'ils procèdent de la pièce intermédiaire d'un certain nombre de somites (6 à 16 selon les espèces), situés assez loin en arrière du pronephros. Tout comme chez les Gymnophiones, il y a donc lieu de reconnaître, chez les Urodèles et les Anoures, des zones pronéphritique, intermédiaire et mésonéphritique.



Figure 468. — Larve d'Amblystoma. Région mésonéphritique (d'après Hall). *N*, N_1, néphrotomes mésonéphritiques primaires et secondaires ; *U*, uretère primaire.

Nous connaissons l'évolution de la première ; dans la seconde, la pièce intermédiaire de tous les somites se résoud purement et simplement en mésenchyme sans rien donner d'autre ; dans la troisième enfin, elle s'isole du sclérotome et de la plaque latérale et persiste sous la forme d'un de ces petits amas compacts de cellules dont nous avons parlé plus haut et qui sont, sans aucun doute possible, la source des canalicules mésonéphritiques et néphro-

stomiaux, comme des corpuscules de Malpighi : ce sont donc bien des néphrotomes.

L'analogie avec les Gymnophiones est complétée par d'autres détails. Dans la partie antérieure de la région mésonéphritique, le mesonephros est simple : chaque néphrotome édifie un seul segment urinaire ; mais dans les parties moyenne et postérieure, il abandonne en outre une sorte de bourgeon qui se comporte comme un néphrotome de seconde génération (fig. 468) ; celui-ci en fournit lui-même un autre, de troisième génération, et il est probable que le processus se poursuit un certain nombre de fois encore.

Enfin, à l'extrémité caudale du rein, les canaux mésonéphritiques des diverses générations, ne s'ouvrent plus isolément dans le canal de Wolff, mais s'abouchent dans un petit nombre de canaux collecteurs communs qui ne s'unissent au canal de Wolff que tout au voisinage du cloaque (Spengel). Ces canaux collecteurs sont-ils des uretères secondaires, c'est à dire proviennent-ils d'évaginations de l'uretère primaire ? La preuve embryologique n'en est pas faite encore, mais la valeur métanéphritique du rein caudal des Amphibiens n'en est pas moins très probable.

Le développement de l'appareil excréteur des *Dipneustes* est très exactement semblable à celui des Amphibiens Urodèles (Semon et surtout G. Kerr) ; comme chez ces derniers le pronephros possède deux canalicules urinaires s'ouvrant dans une chambre néphritique unique et communiquant largement avec le splanchnocèle. Quant au mesonephros, pour autant qu'on le connaisse, il est aussi du type Urodèle ou Anoure, avec cette différence importante toutefois, que les canaux néphrostomiaux ne se forment à aucun stade. Par ce caractère, assez accessoire comme on le verra plus loin, les Dipneustes se rapprochent des Téléostéens.

DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL EXCRÉTEUR DES CYCLOSTOMES

Il est très différent chez les Myxinoïdes et chez les Pétromyzontes et par conséquent chacun de ces deux groupes doit être étudié à part.

Myxinoïdes. — On ne connaît malheureusement pas encore les stades tout à fait initiaux. Le plus jeune embryon décrit (Price) possède déjà 101 à 102 somites mésoblastiques, ce qui est le nombre définitif, et présente des ébauches néphritiques du 13e au 74e.

Ces ébauches sont constituées d'une série régulière de petits néphrotomes, ayant l'aspect de vésicules épithéliales, bien isolées des scléromyotomes mais en pleine continuité avec la lame latérale dans laquelle le splanchnocèle est encore virtuel. Ils sont très exactement métamériques et leur position topographique indique clairement qu'ils ne peuvent provenir que de la pièce intermédiaire des somites.

Un peu plus tard, sur des embryons possédant 11 à 12 paires de fentes branchiales, les néphrotomes, qui s'étendent alors jusqu'au somite 81, sont réunis l'un à l'autre par un cordon cellulaire continu qui court tout le long

de leur face externe (feuillet somatique du mésoblaste). Ce cordon n'est autre que l'ébauche du canal de Wolff qui, dès ce stade, est le canal collecteur de toutes les vésicules néphritiques Chacune d'entre elles envoie vers lui un diverticule de sa couche somatique qui n'est qu'un court rudiment de canalicule urinaire (fig. 469). On ne sait pas exactement comment s'est formé le canal de Wolff, mais il est fort possible qu'il procède de la confluence de l'extrémité distale de tous les canalicules issus des néphrotomes.

A ce stade, le splanchnocèle s'est creusé dans la lame latérale et tous les néphrotomes se continuent avec lui (fig. 469); leur pourtour interne et inférieur, formé d'un épithélium aminci, en continuité avec le feuillet splanchnique de la lame latérale, est situé non loin de l'aorte dorsale.

L'évolution ultérieure de cette longue série de néphrotomes n'est pas la même partout. Dans la partie antérieure, pronéphritique, les cloisons qui les

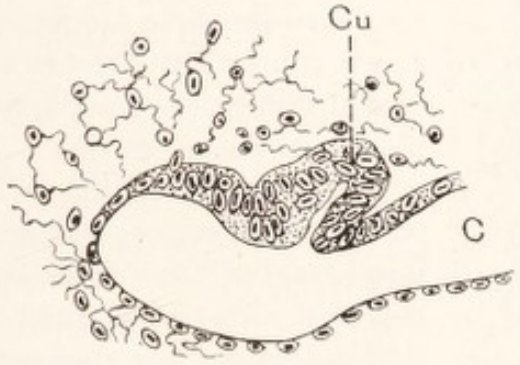


Figure 469. — Embryon de Bdellostoma stouti. Néphrotome et canalicule urinaire *Cu* (d'après Price). *C*, cœlome.



Figure 470. — Embryon de Bdellostoma stouti. Région du mesonephros (d'après Price). *N*, néphrotome ; *C*, cœlome.

séparent les uns des autres se résorbent et leurs cavités se confondent en une vaste chambre unique et continue, tout comme chez les Amphibiens Urodèles et Anoures. Cette chambre s'ouvre largement dans le splanchnocèle (fig. 469) dont elle n'est plus, en réalité, que la partie la plus dorsale.

Dans la partie postérieure, mésonéphritique, les néphrotomes restent parfaitement distincts et ne se confondent jamais; en revanche tous se séparent totalement du splanchnocèle, par étranglement progressif (fig. 470) et se présentent dès lors comme des néphrotomes mésonéphritiques très comparables à ceux des Gymnophiones, des Urodèles ou des Anoures. Mais jamais, dans la suite du développement, il ne se reforme de canal néphrostomial; les néphrotomes, une fois clos, ne se rouvrent plus dans le cœlome.

A la limite entre les régions pro- et mésonéphritique règne une courte zone intermédiaire, où l'on trouve des formes de transition entre la chambre pronéphritique unique et les chambres mésonéphritiques multiples.

Les stades ultérieurs sont moins bien connus dans le détail (O. Maas, Price). Chez Bdellostoma, l'appareil branchial extrêmement développé

refoule le pronéphros vers l'arrière et le fait pénétrer dans l'extrémité antérieure du mésonéphros. Là, les deux organes urinaires mélangent leurs éléments et dans cette masse commune on trouve : des tubes pronéphritiques ouverts par un entonnoir cilié dans la cavité viscérale en regard d'un gros glomus fort analogue à celui des Urodèles ou des Anoures ; des tubes mésonéphritiques terminés par un corpuscule de Malpighi et sans relation avec le cœlome ; circulant au milieu d'eux, un canal collecteur flexueux dans lequel tous viennent déboucher. Cet ensemble baigne dans un tissu lymphoïde abondant parcouru par un riche système porte rénal. La partie proximale du canal collecteur (uretère primaire) se fragmente, se découpe en tronçons épithéliaux qui persistent longtemps avec les tubes pronéphritiques qui s'y ouvrent. Peut-être ceux-ci ne s'atrophient-ils jamais complètement.

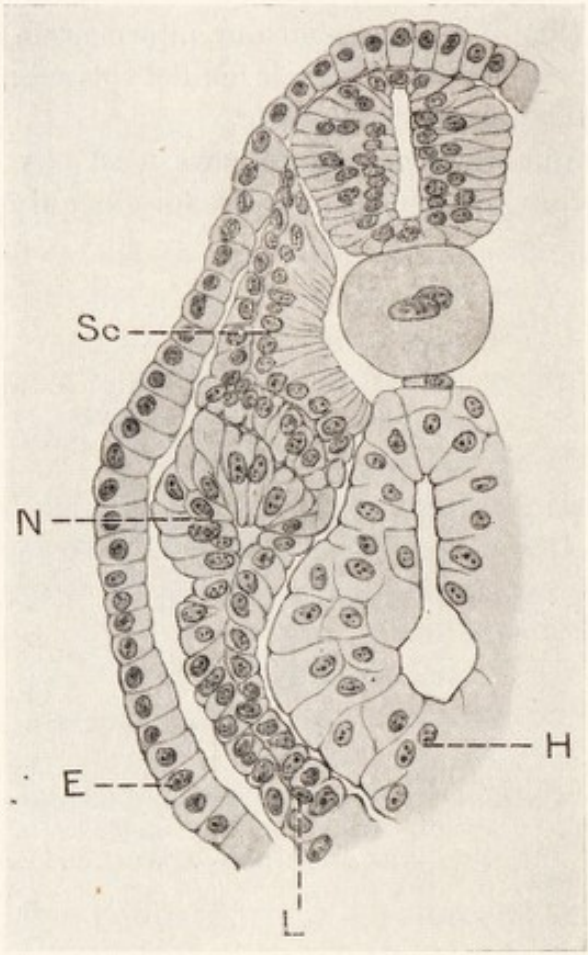


Figure 471. — Embryon d'ammocète. Coupe transversale de la région pronéphritique (d'après Wheeler). *E*, épiblaste ; *H*, hypoblaste ; *L*, lame latérale ; *N*, néphrotome ; *Sc*, scléromyotome.

Quelque fragmentaires qu'elles soient, les notions que nous possédons sur le développement du rein des Myxinoïdes sont précieuses, car elles montrent, avec une évidente clarté, que le pro et le mesonephros procèdent d'ébauches identiques et qu'ils ne sont que deux régions distinctes d'un même organe, mais autrement différenciées.

Pétromyzontes. — Le développement de leur appareil excréteur est assez bien connu, grâce aux recherches de Götte et surtout de Hatta et de Wheeler ; les stades avancés de la formation du mesonephros ont été étudiés par Vialleton et d'autres encore.

Dans sa première ébauche, et dans les stades qui lui succèdent, le pronephros de l'ammocète est très semblable à celui des Amphibiens, ce qui nous permettra d'être bref : certains détails intéressants s'y remarquent pourtant avec une clarté plus grande.

L'ébauche apparaît d'abord sur le 7e somite à partir de la vésicule auditive, c'est-à-dire sur le premier ou, tout au plus, le second somite troncal et s'étend sur les cinq ou six segments suivants. Dans chacun de ceux-ci — et c'est une différence importante avec les Urodèles — la pièce intermédiaire est

segmentée ; elle est, de plus, dilatée en une petite vésicule dont le feuillet somatique bombe vers l'extérieur. Vers le haut, elle se sépare très tôt du scléromyotome, tandis que vers le bas elle se continue, en se rétrécissant brusquement, dans les deux feuillets de la lame latérale (fig. 471). Grâce à cette conformation et à ces rapports, les pièces intermédiaires de cette région méritent d'être désignées sous le nom de néphrotomes.

Chacun de ces néphrotomes envoie par son feuillet somatique un court diverticule, ébauche d'un canalicule urinaire pronéphritique ; ces canalicules se recourbent en arrière, comme chez les Gymnophiones, s'imbriquent et se soudent à leur extrémité distale en un canal collecteur qui deviendra la partie craniale de l'uretère primaire (fig. 472, comparez avec fig. 453 et 454).

En arrière de cette région et sur l'étendue de 7 ou 8 somites encore, se forment des néphrotomes rudimentaires ; le canal collecteur, par son bout, s'accole à leur feuillet somatique (fig. 473) qui lui abandonne quelques éléments cellulaires, vestiges de canalicules urinaires, puis il s'en détache (fig. 474) et pousse par bout libre, à partir de là, jusqu'au cloaque dans lequel il vient s'ouvrir.

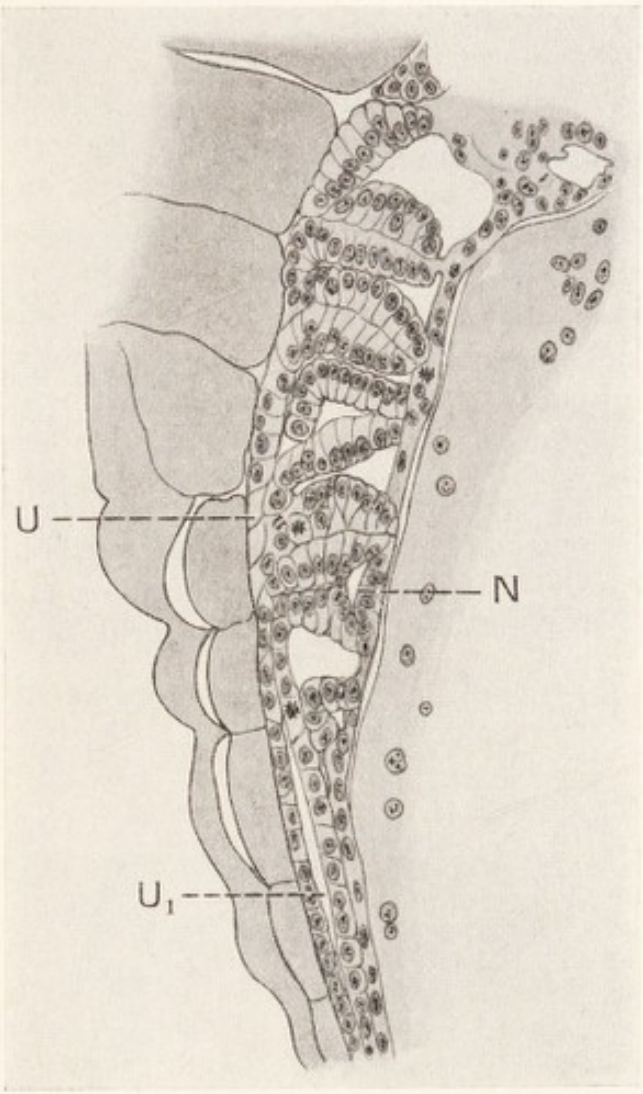
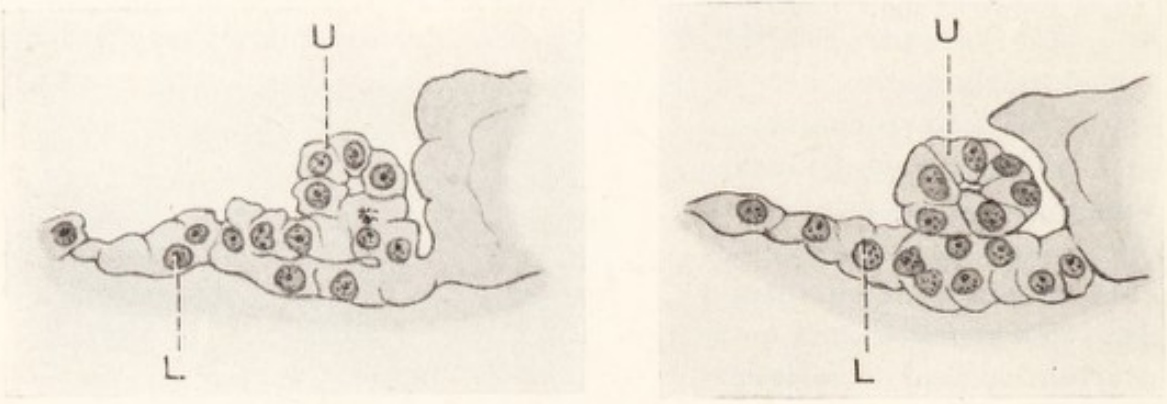


Figure 472. — Embryon d'ammocète. Coupe longitudinale du pronephros (d'après Wheeler). *N*, néphrotomes ; *U* et U_1, canal collecteur et uretère primaire.

Sur ces sept ou huit somites pronéphritiques postérieurs, la néphrogénèse se borne à la participation du mésoblaste somatique à l'allongement du canal de Wolff ; le reste de la pièce intermédiaire se transforme en mésenchyme. Mais en avant, dans la zone pronéphritique vraie, les cinq ou six néphrotomes évoluent en un pronephros. Les canalicules urinaires s'allongent, les cavités néphrotomiales se dilatent, puis les septa qui les séparent les unes des autres se résorbent et, tout comme chez Bdellostoma, elles se confondent en une chambre pronéphritique unique et continue, s'ouvrant largement dans le splanchnocèle par un orifice, unique lui aussi (type du schéma fig. 449). La disposition réalisée à ce moment est donc exactement celle des

Urodèles et des Anoures, sauf que le nombre des néphrocèles initiaux est plus élevé.

Cette chambre pronéphritique, comme celle des Urodèles et des Anoures,



Figures 473 et 474. — Embryon d'ammocète. Mode de formation de l'uretère primaire *U* (d'après Wheeler). *L*, lame latérale.

n'est plus guère, en fin de compte, que la partie dorsale de la cavité viscérale et aucun étranglement n'en marque la limite.

Dans la suite, les canalicules urinaires et leur canal collecteur (partie craniale de l'uretère primaire), s'allongent, se reploient, se pelotonnent de façon très complexe et forment dans leur ensemble, avec le lacis veineux qui les entoure et la masse dispersée du tissu lymphoïde, un organe volumineux, saillant et à la surface duquel s'ouvrent les néphrostomes. En regard d'eux, l'aorte envoie quatre branches, au moins, qui soulèvent le feuillet interne de la chambre en un long glomus vaguement moniliforme (Comparer avec fig. 467). Le pronephros persiste longtemps en cet état mais finit par s'atrophier en ne laissant, comme trace de son existence, que le tissu lymphoïde.

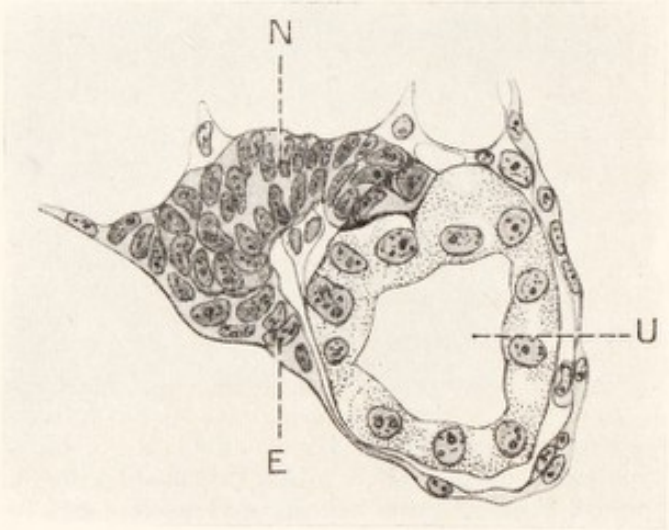


Figure 475. - Embryon d'ammocète (d'après Wheeler). *C*, épithélium cœlomique ; *N*, ébauche mésonéphritique ; *U*, uretère primaire.

Le *mesonephros* ne commence à se former que sur de jeunes larves mesurant une douzaine de millimètres (Wheeler) et apparaît juste derrière la zone intermédiaire, à néphrotomes rudimentaires, dont il a été parlé plus haut. Sa zone formative est longue et l'organe continue à s'accroître et à se compliquer jusqu'aux approches de la métamorphose (Vialleton, Bujor).

Pour ces raisons, les relations entre les ébauches mésonéphritiques et les pièces intermédiaires sont devenues totalement indistinctes ; ces pièces sont depuis longtemps disparues comme telles et leur place n'est plus occupée que par du mésenchyme. Les ébauches du mesonephros sont des cordons cellulaires pleins, compacts (fig. 475), apparaissant dans le mésenchyme et en étroite connexion, au début, avec l'épithélium cœlomique qui semble participer à leur formation (Vialleton, Wheeler). Ils s'en libèrent toutefois bientôt, puis s'allongent, se creusent d'une lumière et se transforment en tubes flexueux, dont une des extrémités s'unit au canal de Wolff (fig. 475), tandis que l'autre se dilate en une ampoule (chambre mésonéphritique) qu'un rameau vasculaire, issu de l'aorte, transformera en un corpuscule de Malpighi. Autour des tubes circule un système porte rénal venant des veines cardinales ; le tissu lymphoïde est très développé.

Pendant longtemps de nouveaux tubes mésonéphritiques prennent naissance par le même processus et la complication du mesonephros va croissant ; chez l'ammocète prête à la métamorphose, l'organe est très volumineux et très long. Mais à aucun moment il n'apparaît de connexions avec le cœlome : les canaux néphrostomiaux font totalement défaut.

Il est clair que le développement du mesonephros des Pétromyzontes n'est qu'un rappel obscurci de celui des Gymnophiones et des autres Amphibiens. Il est trop tardif pour que ses origines réelles puissent être établies solidement par l'observation des faits ; elles ne peuvent être que des déductions auxquelles l'embryologie comparée donne toutefois un grand fond de probabilité.

DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL EXCRÉTEUR DES SÉLACIENS

Dans l'histoire des connaissances et des théories du développement des organes urinaires, les Sélaciens ont joué un rôle considérable et pourtant très peu justifié.

Le rang qu'ils occupent, à bon droit d'ailleurs, dans la systématique, a fait croire que l'étude de leur ontogénèse révélerait des dispositions essentiellement primitives ; or il n'en est rien, et cela pour une raison décisive. Leur pronephros est tout à fait rudimentaire, très éphémère et il est même douteux qu'il soit jamais fonctionnel ; le mesonephros est le rein de l'embryon comme il est celui de l'adulte.

Pourtant le pronephros des Sélaciens est un de ceux qui ont été le plus fréquemment et le plus complètement étudiés (Balfour, Sedgwick, Van Wijhe, Rückert, Laguesse, C. Rabl, E. R. Gregory, Burlend, etc.). Ce sont les recherches dont il a été l'objet qui ont fait croire pendant longtemps à une participation plus ou moins considérable de l'épiblaste à la constitution de l'uretère primaire et ont été le point de départ des spéculations phylogénétiques auxquelles cette soi-disant constatation a donné lieu (Rückert, Van Wijhe, Laguesse, Gregory). Or, il est démontré actuellement que cette parti-

cipation n'existe à aucun degré, ni chez les Sélaciens, ni ailleurs (C. Rabl, Burlend, Bates).

L'ébauche du pronephros (fig 477) se montre sur des embryons possédant de 20 à 25 somites. C'est un épaississement du feuillet somatique de la pièce intermédiaire, s'étendant le long de trois à huit somites, selon les espèces (sept chez Torpedo, cinq chez Scyllium, trois, quatre ou cinq chez Pristiurus) ; chez Torpedo, les somites qu'il occupe portent les numéros trois à huit, en comptant à partir de l'oreille (Rückert).

Tous ces épaississements, qui sont segmentaires comme la pièce intermédiaire elle-même, se confondent en dehors en un bourrelet unique (fig. 476), et dans chacun d'eux s'enfonce un court prolongement du cœlome néphro-

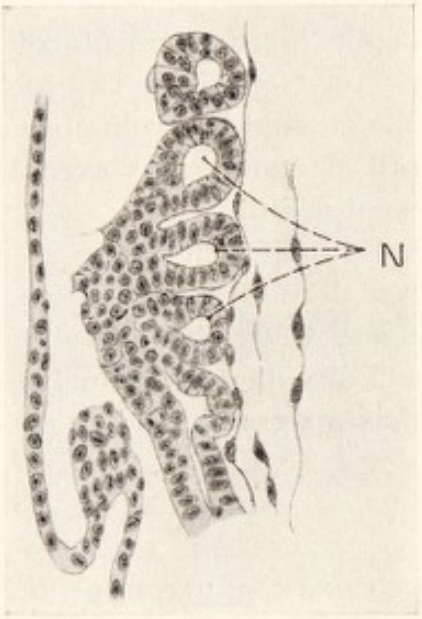


Figure 476. — Embryon de Pristiurus possédant 33 somites. Coupe longitudinale de l'ébauche pronéphritique (d'après C. Rabl). *N*, néphrotomes.

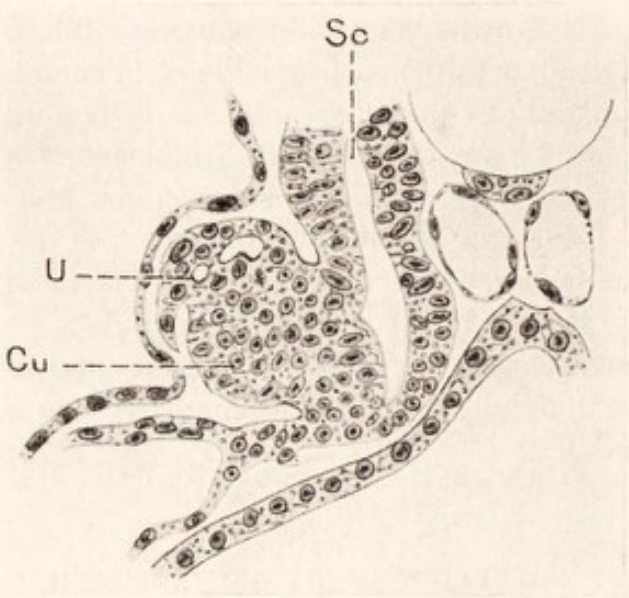


Figure 477. — Embryon de Pristiurus possédant 34-35 somites. Coupe transversale du renflement pronéphritique (d'après C. Rabl). *Cu*, ébauche de canalicule ; *Sc*, scléromyotome ; *U*, canal collecteur.

célien. Ainsi se forme une série de canalicules urinaires pronéphritiques (trois à huit suivant les espèces), issus du feuillet somatique du mésoblaste, ouverts dans le cœlome en dedans, aboutissant en dehors à un canal collecteur commun toujours très étroit et qui reste même souvent virtuel.

Un peu plus tard (fig. 479), le cœlome de la partie inférieure de la pièce intermédiaire s'ouvre largement dans le splanchnocèle, mais le long de son feuillet splanchnique il ne se forme jamais de glomérules ou de glomus véritables. Du côté droit, cinq ou six vaisseaux transversaux, venant de l'aorte et s'engageant le long de l'hypoblaste, comme le font plus en arrière les vaisseaux de P. Mayer, passent en regard des orifices néphrostomiaux et y forment de petites boucles qui soulèvent l'épithélium cœlomique. Du côté gauche, quelques rameaux aortiques ébauchent aux mêmes endroits

des rudiments de glomus bientôt atrophiés (Van Wijhe, C. Rabl, Rückert, Burlend).

Quant à l'uretère primaire, il procède, comme chez les Gymnophiones, de l'accroissement propre du bout caudal du canal collecteur des tubes pronéphritiques (fig. 478). Il pousse ainsi librement, par prolifération de ses éléments, en dehors du mésoblaste et souvent étroitement appliqué contre l'épiblaste dans lequel il trace une empreinte.



Figure 478. — Embryon de Pristiurus possédant 50 somites. Coupe longitudinale du pronephros déjà en voie d'atrophie et de l'uretère primaire *U* (d'après Rabl).

Mais avant même qu'il n'ait atteint tout son développement, le pronephros, qui était resté dans l'état que nous avons décrit, commence à s'atrophier. Les canalicules urinaires disparaissent, mais un ou plusieurs de leurs orifices néphrostomiaux persistent et sont utilisés pour la formation de l'ostium abdominal du canal de Muller (Voir plus loin) ; ce fait paraît à l'heure actuelle bien démontré (Van Wijhe, Rückert, C. Rabl, Burlend). Nous aurons à en reparler.

Le mesonephros se développe très tôt, en raison de l'état non fonctionnel du pronephros. Il se forme sur les 35 somites environ qui suivent la région des canalicules pronéphritiques (Van Wijhe, H. E. Ziegler, Rückert et surtout C. Rabl).

Il procède aussi de la pièce intermédiaire du somite (fig. 480). Celle-ci, très allongée dans le sens dorso-ventral, nettement segmentaire, est constituée d'un feuillet somatique, fait d'un bel épithélium cylindrique, et d'un feuillet splanchnique qui, dans toute sa partie supérieure, complète le sclérotome et intervient comme lui dans la formation du mésenchyme axial (fig. 481) Quand le scléromyotome s'isole définitivement, il ne reste de ce feuillet splanchnique que la partie inférieure, proche du mésentère dorsal ; le feuillet somatique vient la rejoindre et s'unir à elle, en se reployant en dedans et en bas (comparer fig. 481 et 480). Ainsi se constitue, aux dépens de chaque pièce intermédiaire, un court canalicule, recourbé en dehors et ouvert vers le bas dans le splanchnocèle (fig. 480). A côté d'eux court, dans toute l'étendue de la région, l'uretère primaire.

Chacun de ces canalicules a la valeur d'un néphrotome mésonéphritique et son néphrostome est primaire par son origine même. Plus tard, et successivement dans le sens cranio-caudal, de somite en somite, le canalicule s'allonge, puis se soude à l'uretère primaire et sa lumière s'y ouvre ; sa partie moyenne, proche du néphrostome, se dilate en ampoule, que des

glomérules vasculaires, issus de l'aorte, transformeront en corpuscule de Malpighi par le processus habituel (Voir fig. 451).

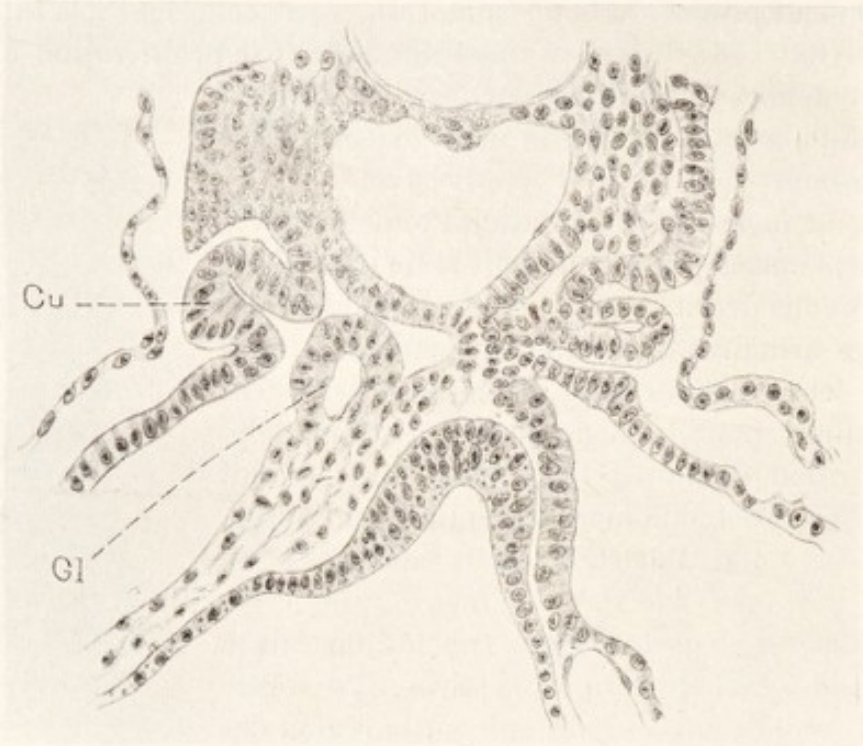


Figure 479. — Embryon de Pristiurus possédant 55 somites. Coupe transversale de la région pronéphritique (d'après C. Rabl). *Cu*, canalicule urinaire ; *Gl*, rudiment de glomérule.

Chez la femelle, les premiers néphrotomes sont toujours rudimentaires,

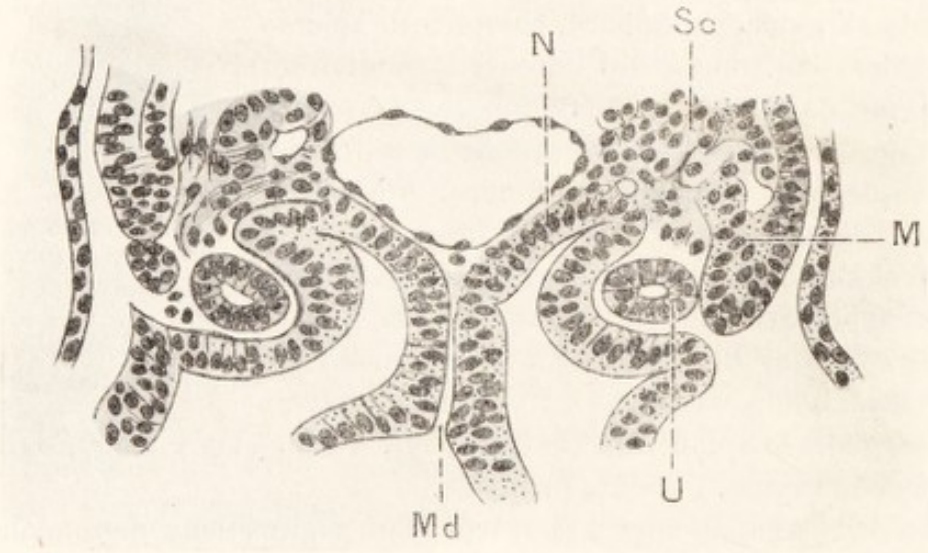


Figure 480. — Embryon de Pristiurus possédant 78 somites. Coupe transversale de la région mésonéphritique (d'après C. Rabl). *Md*, mésentère dorsal ; *N*, néphrotome mésonéphritique ; *M*, myotome ; *Sc*, sclérotome ; *U*, uretère primaire.

n'atteignent pas le canal de Wolff et dégénèrent. Chez le mâle, leur évolu-

tion est au début complète, mais ils seront utilisés, comme on le verra plus tard, dans la formation des voies d'excrétion du sperme.

Chez les Sélaciens comme chez les autres Vertébrés, à cette première génération d'éléments mésonéphritiques en succèdent d'autres, de second et de troisième ordre, peut-être même davantage encore. On n'en connaît pas exactement l'origine. Il est probable cependant (Balfour, C. Rabl) qu'ils proviennent de bourgeons de l'ampoule malpighienne.

Enfin, au fur et à mesure que le mesonephros approche de son état parfait, une dernière modification se produit, mais elle est variable. Chez beaucoup d'espèces, tous les néphrostomes s'oblitèrent et toute trace de communication

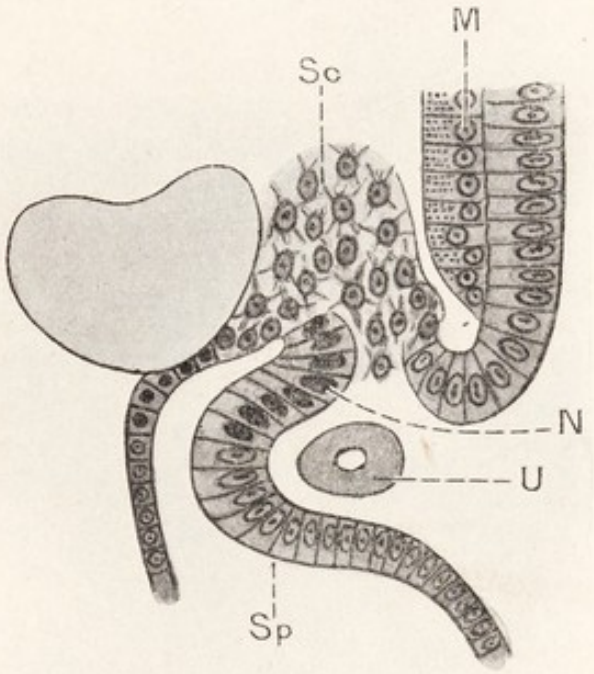


Figure 481. — Embryon de Sélacien. Coupe schématique montrant la formation d'un élément mésonéphritique (d'après C. Rabl). *M*, myotome ; *N*, mesonephros ; *Sc*, sclérotome ; *Sp*, splanchnocèle.

avec le splanchnocèle disparaît en même temps que les canaux néphrostomiaux : il en est ainsi chez les Raies, chez Mustelus, Carcharias, Galeus, etc. Chez d'autres (Spinax, Acanthias, Pristiurus, etc.) quelques néphrostomes persistent toute la vie.

DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL EXCRÉTEUR DES TÉLÉOSTÉENS, DES GANOÏDES ET DU POLYPTÈRE

Nous commencerons par les Téléostéens qui sont, de beauconp, les plus étudiés et les mieux connus.

Téléostéens. — On sait que leur pronéphros est longtemps fonctionnel et que chez Fierasfer (Emery), il persiste peut-être même toute la vie. Son développement est actuellement bien élucidé, au moins en ce qui concerne

les faits, car les divergences ne portent plus guère que sur l'interprétation qu'il faut en donner (Oellacher, Henneguy, H. E. Ziegler, et une série d'autres, puis, plus récemment, Felix, Swaen et Brachet, Derjugin). Ce sont les recherches de Swaen et Brachet qui nous serviront de guide dans notre exposé ; elles ont en effet l'avantage d'avoir porté sur un grand nombre d'espèces très diverses.

Pronephros et uretère primaire. — On se rappelle que dans le tronc tout entier, chez tous les Téléostéens, les lames et les masses intermédiaires, ébauches de l'appareil vasculaire sanguin, se détachent du mésoblaste en dehors du scléromyotome (fig. 482, 483). Elles ne présentent aucune trace

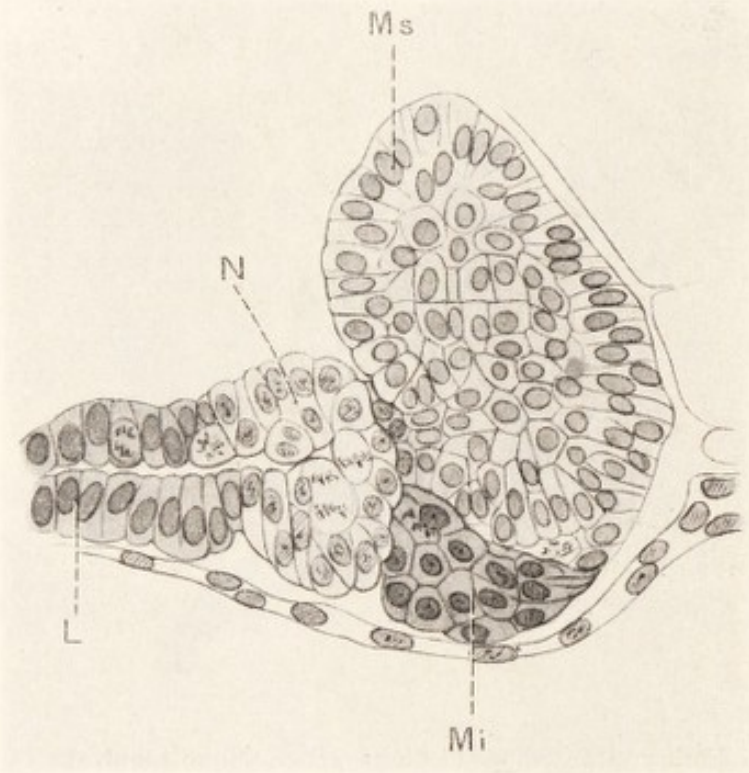


Figure 482. — Embryon de truite. Coupe transversale passant par l'ébauche du pronephros (d'après Swaen et Brachet). *L*, lame latérale ; *Mi*, lame intermédiaire vasculaire ; *Ms*, scléromyotome ; *N*, chambre pronéphritique.

de segmentation, à aucun stade ; le reste du mésoblaste, situé en dehors d'elles, n'en montre pas davantage et pourtant c'est lui qui donnera les ébauches du pronephros et de l'uretère primaire. Les Téléostéens sont donc totalement dépourvus de néphrotomes métamériquement disposés et la partie du mésoblaste qui les représente est séparée des scléromyotomes par toute l'épaisseur des amas vasculaires et sanguins (fig. 482 et 483).

Chez la truite, le développement du pronephros commence sur des embryons possédant treize somites et on en trouve la première indication dans la région des quatrième, cinquième et sixième (comptés à partir de l'oreille) ; l'ébauche s'étend ensuite progressivement dans le sens craniocaudal, mais c'est dans la région où elle apparaît en premier lieu que se formera la chambre pronéphritique.

Dès que, à ce niveau, les lames vasculaires se sont séparées des sclérotomes et de la partie latérale du mésoblaste, celle-ci se renfle suivant son pourtour interne (fig. 482) et le splanchnocèle qui la parcourt comme une étroite fente, se poursuit dans le centre de ce renflement. Ce dernier se marque nettement tout le long des somites 4, 5 et 6, sans changement de forme ni d'aspect et sans montrer la moindre trace de segmentation (1).

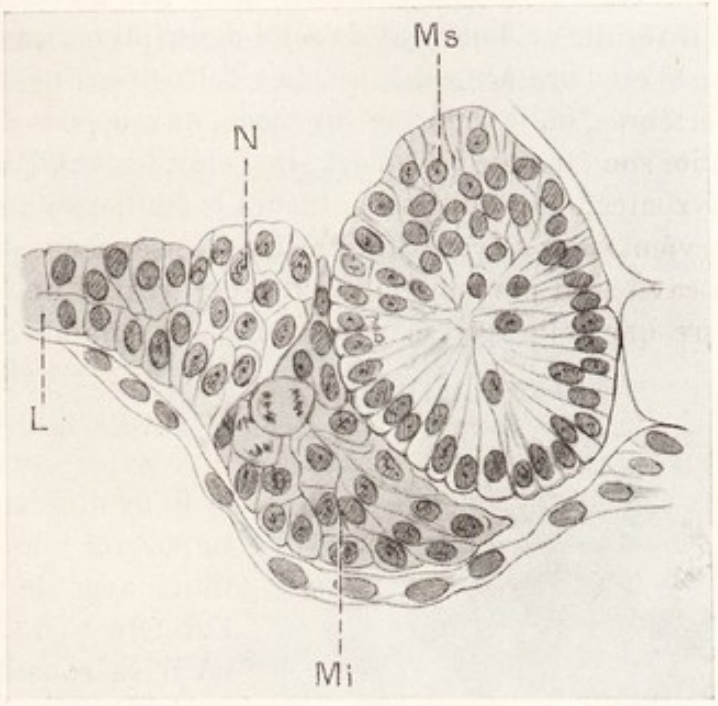


Figure 483. — Embryon de truite. Coupe transversale du tronc (d'après Swaen et Brachet). *L*, *Ms*, comme sur la fig. précédente ; *Mi*, masse intermédiaire ; *N*, uretère primaire.

Au delà du sixième somite, à des stades à peine plus avancés, le bord interne de la lame latérale ne se renfle plus guère, mais il s'isole en bloc du reste, par un plan de clivage oblique en bas et en dedans. Ce processus, se poursuivant régulièrement d'avant en arrière au fur et à mesure que l'embryon avance en âge, amène la formation, depuis le 6e somite jusqu'au dernier, d'un long cordon cellulaire plein, cunéiforme à sommet inférieur sur la coupe transversale (fig. 483), enclavé entre la lame latérale définitive et la masse intermédiaire. En avant, il se continue directement, au niveau du 6e somite, dans l'ébauche de la chambre pronéphritique. Plus tard, il se délimite bien mieux encore, ses cellules s'orientent en épithélium autour d'une lumière centrale (fig. 484),

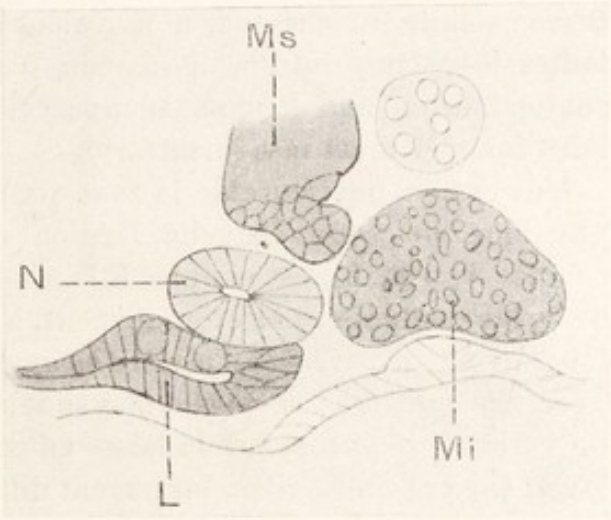


Figure 484. — Embryon de truite. Coupe transversale dans la partie antérieure du tronc (d'après Swaen et Brachet). Même légende que sur la fig. précédente.

(1) Telle n'est pas l'opinion de Félix, mais cet auteur, guidé d'ailleurs par des préoccupations d'ordre théorique, s'est sûrement trompé dans l'observation des faits.

son bout caudal, se dégageant de son lieu d'origine, se rapproche de l'intestin cloacal dans lequel il ne tarde pas à s'ouvrir.

Il résulte évidemment de cette description, que le canal dont il vient d'être parlé est l'uretère primaire. Les Téléostéens ne sont pas les seuls, parmi les Vertébrés, où il se forme sur place, aux dépens du mésoblaste, dans presque toute son étendue : il en est ainsi chez les Urodèles, les Anoures et les Pétromyzontes; mais nulle part ailleurs le feuillet splanchnique du mésoblaste n'intervient dans sa constitution. Une conséquence de cette intervention, est que la cavité qui parcourt le canal est en réalité une partie du cœlome, au même titre que celle qui se creuse dans la chambre pronéphritique (comparer fig. 482 et 484) et que par conséquent l'ébauche de l'uretère primaire et celle du pronephros proprement dit (somites 4, 5 et 6) ne diffèrent que par un seul caractère important : le pronephros reste en continuité avec le splanchnocèle, tandis que l'uretère s'en sépare dès le moment même où il se constitue. L'uretère primaire des Téléostéens, par sa genèse, est donc plus qu'un canal de Wolff : il est une longue chambre néphritique, mais abortive, qui ne donnera ni canalicules urinaires, ni corpuscules de Malpighi.

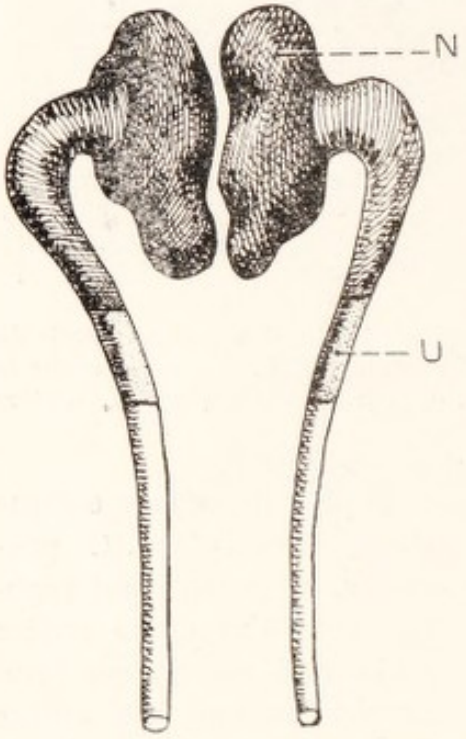


Figure 485. — Reconstitution des pronephros droit et gauche d'un embryon de truite (d'après Felix). *N*, chambre pronéphritique ; *U*, uretère primaire.

En réalité, l'ébauche qui vient d'être décrite et qui va, chez la truite, du quatrième somite au cloaque, a la valeur de toutes les pièces intermédiaires du tronc confondues en une longue colonne cellulaire complètement insegmentée.

L'évolution ultérieure de la zone pronéphritique de cette ébauche (région des somites 4, 5 et 6), est simple. Elle s'isole de la lame latérale, par étranglement, à la fois d'avant en arrière et d'arrière en avant, pour ne plus rester en continuité avec elle que dans sa partie moyenne, en regard du cinquième somite. Là, un véritable néphrostome la laisse en continuité avec le splanchnocèle qui s'est, sur ces entrefaites, largement dilaté (fig. 486).

En ce même point, son feuillet somatique se plisse et s'évagine en un canalicule urinaire qui, en arrière, se recourbe et se continue dans l'uretère. A ce moment, le pronephros est constitué (fig. 485) d'une vésicule en forme d'ampoule allongée — la chambre pronéphritique — donnant naissance par le milieu de sa face externe à un canalicule urinaire unique et s'ouvrant dans le cœlome par le milieu de sa face interne. Un peu plus tard encore, ce néphrostome se ferme à son tour et la chambre se trouve complètement close : le pronephros des Téléostéens, comme le mesonephros de tant

d'autres Vertébrés, est sans connexion directe avec la cavité viscérale du corps.

En même temps que se dilate la chambre pronéphritique et que son feuillet splanchnique s'avance vers le dedans (fig. 486), un rameau venu de l'aorte se glisse le long de sa surface interne. Plus tard, ce rameau grandit, se transforme en un petit glomérule, qui refoule et invagine en doigt de gant l'hémisphère interne de la chambre et transforme cette dernière en un corpuscule de Malpighi typique, avec tous ses éléments constitutifs (fig. 487). Dès ce moment, le pronephros est achevé et capable de fonctionner. Le tube urinaire ne fera plus que s'allonger et se reployer en circonvolutions ; un réseau veineux porte rénal l'entourera de ses mailles et du tissu lymphoïde s'amassera entre elles.

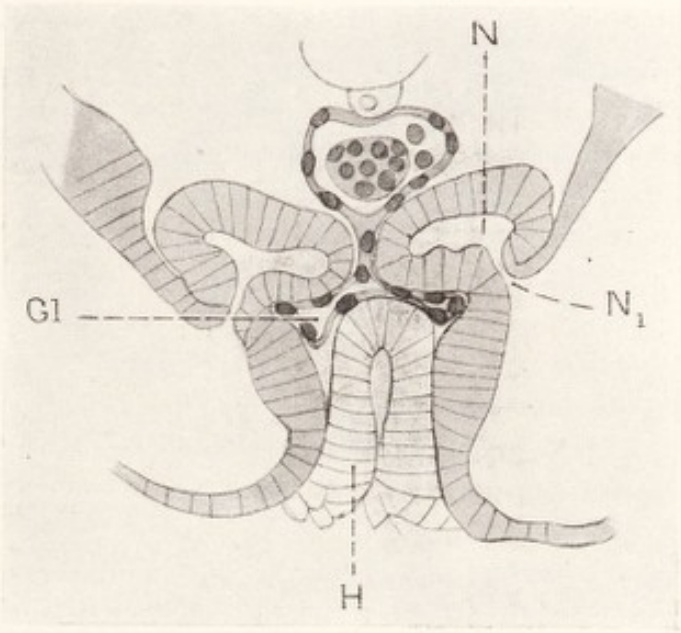


Figure 486. — Embryon de truite. Coupe transversale du pronephros (d'après Swaen et Brachet). *H*, hypoblaste ; *Gl*, glomérule ; *N*, chambre pronéphritique ; *N*, néphrotome.

Chez tous les Téléostéens étudiés jusqu'ici, le développement du pronephros est, dans tous ses traits importants, identique à ce qu'il est chez la



Figure 487. — Embryon d'Exocœtes volitans. Coupe du pronephros avec son corpuscule de Malpighi (d'après Swaen et Brachet). *A*, aorte ; *N*, chambre pronéphritique et canalicule urinaire.

truite. Les différences ne portent que sur des détails : il en est où la chambre pronéphritique n'a que l'étendue d'un seul somite, ou de deux ; chez Leuciscus, son ébauche est en regard du 2e ; chez Clupea, du 6e.

Mesonephros. — Il apparaît toujours très tard ; parfois un peu avant

l'éclosion (truite), souvent après, dans de jeunes alevins vivant d'une vie libre. Aussi est-il extrêmement difficile d'établir exactement son origine.

Chez le saumon et la truite (Felix), les uretères primaires courent, en

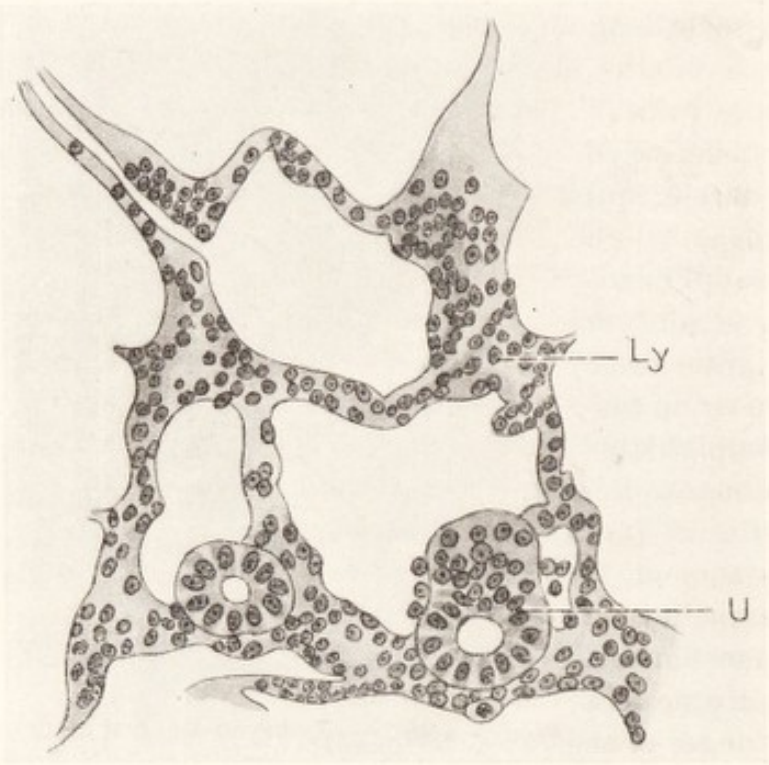


Figure 488. — Embryon de Saumon. Région du tronc (d'après Felix). *Ly*, tissu lymphoïde ; *U*, uretère primaire à paroi bourgeonnante.

arrière du pronephros, au milieu d'un lacis veineux mêlé de tissu lymphoïde. Sur de grands embryons (fig. 488) leur paroi bourgeonne de place en place, avec une régularité qui concorde assez exactement avec la métamérie myotomiale. Ces bourgeons se détachent, s'arrondissent et s'isolent dans le tissu ambiant ; là ils grandissent par prolifération de leurs cellules et forment des amas volumineux, lobulés et de structure assez compliquée. On a pu les croire en relation avec les origines du mesonephros, mais il n'en est rien. Il est probable (Swaen et Brachet, Audigé) qu'ils sont les ébauches des organes interrénaux (corps de Stannius).

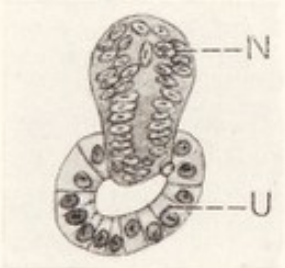


Figure 489. — Embryon de Saumon. Ebauche mésonéphritique *N* ; *U*, uretère primaire (d'après Felix).

Mais un peu plus tard (truites de 90 à 95 jours après la fécondation) apparaissent de petits amas de cellules sombres, serrées les unes contre les autres, métamériquement distribuées et étroitement appliquées contre la face dorsale de l'uretère primaire (fig. 489). Dans la suite naissent une seconde, puis une troisième génération d'ébauches semblables (Felix).

On ne sait pas d'où proviennent ces colonnes cellulaires ; rien n'indique

qu'elles soient issues de la prolifération de l'épithélium urétéral. Au début, en effet, elles ne sont qu'en contact avec lui, plus tard seulement elles se soudent étroitement à lui et pénètrent même jusqu'à sa cavité centrale (fig. 489). Quoiqu'il en soit, elles finissent par s'allonger, se creuser en canalicules flexueux, dont l'extrémité libre se renfle et peut se transformer en un corpuscule de Malpighi. Il ne subsiste donc aucun doute sur leur signification : elles sont les origines du mesonephros.

Chez les Téléostéens qui possèdent un rein caudal, l'uretère primaire envoie dans la partie toute postérieure du tronc, un long diverticule qui s'enfonce dans le tissu lymphoïde périaortique. Autour de cet uretère secondaire, un très grand nombre de cordons mésonéphritiques se rassemblent et viennent s'unir à lui ; chacun d'eux donne un canalicule urinaire et un glomérule de Malpighi. Du seul fait de l'existence d'un uretère secondaire, il est légitime d'appliquer la dénomination de metanephros au rein caudal des Poissons osseux (Audigé).

Enfin, dans un certain nombre d'espèces, ce rein caudal devient prépondérant ; dans la partie antérieure du mesonephros les corpuscules de Malpighi ne se forment pas ou ceux qui existaient s'atrophient ; les tubes urinaires persistent cependant et des capillaires artériels viennent se ramifier à leur surface (Audigé). On se représente mal le mode de fonctionnement d'un semblable appareil.

Ganoïdes. — Le développement de leur pronephros est encore mal connu (Balfour et Parker, Beard, Jungersen, Félix) et les descriptions que l'on en a données mériteraient une révision soigneuse. Il semble certain, toutefois, qu'il est beaucoup moins aberrant que chez les Téléostéens.

La pièce intermédiaire est segmentée. Par son feuillet somatique elle fournit, dans la zone pronéphritique, un canalicule urinaire. Cette zone s'étend le long de trois à six segments, selon les espèces et aussi selon les auteurs ; les tubes urinaires qui s'y sont formés confluent en un canal collecteur qui se continue en arrière dans un uretère primaire, d'origine obscure pour ne pas dire inconnue.

Il semble que, dans la suite, les néphrocèles des pièces intermédiaires confluent en une chambre pronéphritique unique, comme chez les Cyclostomes. En tout cas, chez Amia, il en est bien ainsi ; et de plus il ne persiste qu'un seul des trois canalicules urinaires qui se sont formés. Dès lors, le pronephros ressemble très fort à celui d'un Téléostéen et ne s'en écarte que par la persistance du néphrostome externe et d'un canal néphrostomial, qui ne s'atrophie jamais.

Chez Lepidosteus (Beard, Félix), il y a, au début, six néphrotomes donnant autant de canaux urinaires et qui se transforment chacun en une chambre pronéphritique. Mais ultérieurement, trois de ces canaux s'atrophient, et les six chambres pronéphritiques confluent, de façon à n'en plus former que trois qui s'ouvrent dans le cœlome par un canal néphrostomial.

Plus tard encore, l'œsophage, en s'étalant, s'unit par ses faces latérales aux parois de la cavité viscérale, comme chez les Amphibiens anoures, et découpe cette cavité en une partie ventrale, cardiaque, et une dorsale dans

laquelle débouchent les trois orifices externes des canaux néphrostomiaux. Ce processus n'a rien à voir avec le développement de l'appareil urinaire, quoi qu'en aient dit certains auteurs (Felix, Vialleton), mais il a une conséquence assez curieuse. En regard des néphrostomes, en dessous du glomérule malpighien véritable, un second glomérule se développe, naissant de la racine du mésentère et saillant dans la loge cœlomique dorsale. Puis le canal néphrostomial se dilate largement et cette loge, avec le glomérule ventral qu'elle contient, sont incorporés à la chambre pronéphritique vraie et au glomérule malpighien.

Cette évolution compliquée est évidemment toute secondaire, due à des causes contingentes et n'a aucune portée générale.

Le pronephros ne s'atrophie, chez les Ganoïdes, qu'à des stades très avancés. Quand il le fait, le mesonephros est constitué et capable de fonctionner. Son développement, pour autant qu'on le connaisse (Balfour et Parker, Beard, Jungersen) est très semblable à ce qu'il est chez les Amphibiens urodèles ou anoures. Nous n'en répéterons pas la description.

Polyptère. — Nous possédons, sur l'origine de son appareil excréteur, des données importantes, mais encore fragmentaires, dues aux observations Gr. Kerr.

Sur de jeunes embryons, on reconnaît l'existence de sept à neuf néphrotomes individualisés et dus à l'épaississement de la pièce intermédiaire des somites. Mais cinq d'entre eux seulement donnent naissance, par leur feuillet somatique, à un canalicule urinaire ; les bouts périphériques de ces cinq canalicules s'unissent en un canal collecteur, prolongé en arrière par l'uretère primaire dont l'origine n'a pu être précisée. Le premier, le troisième et le quatrième canalicules s'atrophient dans la suite, tandis que les deux autres persistent à titre définitif.

Quant aux deux néphrocèles, ils se dilatent tous deux en chambres pronéphritiques, dont la paroi interne est refoulée par un glomérule aortique, et qui restent en communication avec le splanchnocèle par un canal néphrostomial. Mais plus tard, les deux chambres se confondent en une seule, très vaste, les deux glomérules confluent en un glomus unique et les deux canaux néphrostomiaux, fusionnés aussi, se dilatent et disparaissent en tant que canaux. La chambre pronéphritique vient alors s'ouvrir largement dans la cavité viscérale dont elle n'est plus qu'un recessus dorsal.

Une des franges du glomus, plus saillante que les autres, se fusionne par son extrémité au revêtement cœlomique du pronephros et cloisonne ainsi la chambre pronéphritique, fort incomplètement d'ailleurs. Ce détail, qui se retrouve encore dans d'autres formes que le Polyptère, est sans importance morphologique.

Les deux ou trois stades décrits du développement du mesonephros chez le Polyptère semblent indiquer qu'il s'édifie selon le même mode que chez les Ganoïdes.

DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL EXCRÉTEUR DES AMNIOTES

Ce n'est que chez les Amniotes que le metanephros devient, à lui seul, le rein de l'animal adulte. Nous avons déjà vu que chez beaucoup d'Amphibiens et chez certains Poissons osseux, le mesonephros, dans sa partie postérieure, était mélangé d'éléments métanéphritiques plus ou moins abondants. Chez les Amniotes il n'y a plus de meso-metanephros. Les deux organes sont complètement dissociés et poursuivent une évolution indépendante. Le pronephros, en revanche, est toujours rudimentaire et n'atteint jamais un état de différenciation suffisant pour pouvoir fonctionner. De plus, il ressemble tellement, dans son ébauche, à la partie antérieure du mesonephros, qu'il est impossible de tracer de limite exacte entre les deux. La notion de l'holonephros, que l'ontogénèse des Gymnophiones imposait déjà à l'esprit, trouve donc chez les Amniotes une confirmation remarquable (K. E. Schreiner, Bertha Kerens).

Le mesonephros (corps de Wolff dans le langage embryologique courant) atteint un développement considérable et est le véritable appareil urinaire pendant une longue période de la vie embryonnaire. Il s'atrophie néanmoins complètement, du moins en tant qu'organe excréteur. Mais, chez le mâle surtout, une partie de ses débris sont utilisés dans l'organogénèse des glandes génitales.

Le développement de l'organe excréteur des Amniotes a été étudié par de nombreux auteurs et l'on doit à Braun, Gasser, A. Sedgwick, Renson, Weldon, Mihalkovicz, Strahl, Hoffmann, Wiedersheim, Felix, C. Rabl, Gregory, Janosik, des observations très précieuses, qui ont constitué les bases de nos connaissances actuelles. En outre, K. E. Schreiner d'une part, B. Kerens de l'autre, ont établi, le premier pour le meso- et le metanephros, la seconde pour le pro- et le mesonephros, qu'ils ne sont que des parties spécialement différenciées d'une ébauche uniforme partout et que l'on peut appeler holonéphritique. Les travaux ultérieurs de H. Rabl et de Burlend n'ont pas, à notre sens, ébranlé la légitimité de ces conclusions. Nous nous appuierons donc sur elles dans tout le cours de notre exposé.

Pronephros, néphrotomes et plaque néphrotomiale. — C'est chez les Reptiles, et notamment chez Lacerta muralis, que les faits sont les plus nets ; c'est là que l'on saisit le mieux la loi générale qui préside à l'évolution de tout l'appareil excréteur.

Chez Lacerta, comme chez Hypogeophis, le mésoblaste, de chaque côté de la ligne médiane, se divise nettement en ses trois parties : lame latérale, pièce intermédiaire et scléromyotome ; les deux derniers sont segmentés dès le début (Comp. fig. 452 et 490). La pièce intermédiaire, volumineuse, de forme vésiculaire, délimitée par un épithélium cylindrique dans la constitution duquel les feuillets somatique et splanchnique prennent une part égale, se sépare très tôt, par étranglement, du scléromyotome (fig. 490) et aussi, mais un peu plus tard, de la lame latérale (fig. 491). Dès ce moment, et en

raison de son évolution ultérieure, le nom de néphrotome doit lui être appliqué.

Le premier néphrotome apparaît sur des embryons qui possèdent cinq somites délimités et se forme dans la pièce intermédiaire du second d'entre eux : il appartient par conséquent au premier somite troncal vrai. Puis, au fur et à mesure que l'embryon avance en âge et qu'augmente le nombre des segments, de nouveaux néphrotomes se délimitent régulièrement d'avant en arrière (fig. 492). Tous se séparent tôt du scléromyotome ; tous se séparent aussi, chez Lacerta muralis, de la lame latérale, mais les tout premiers le font plus lentement et même chez Tropidonotus, les Chéloniens, les Oiseaux et les Mammifères, non seulement la séparation est très tardive, mais elle peut ne jamais s'achever complètement.

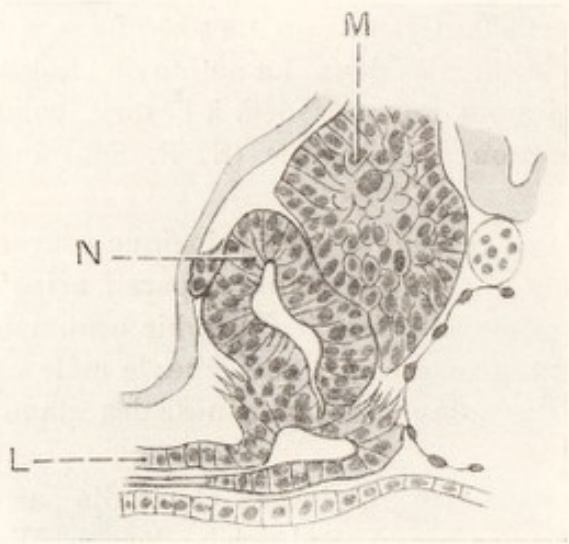


Figure 490. — Embryon de Lacerta muralis. Coupe de la région pronéphritique (d'après B. Kerens). *L*, lame latérale ; *M*, scléromyotome ; *N*, néphrotome.

La longue série des néphrotomes ainsi délimités, s'échelonne en trois régions : une antérieure, qui va chez Lacerta du 2e au 4e somites, dans laquelle les néphrotomes, après avoir ou non ébauché un canalicule urinaire, s'atrophient et se résolvent en mésenchyme. C'est une zone pronéphritique abortive. Une région moyenne, pronéphritique à proprement parler, s'étendant du 5e au 10e somites ; ici, chaque néphrotome fournit, par son feuillet somatique, un cul-de-sac tubulaire, ébauche d'un canalicule urinaire pronéphritique. Ces canalicules se dirigent en dehors puis en arrière, s'imbriquent comme les tuiles d'un toit et se soudent à leur extrémité libre en un canal collecteur (fig. 492). Le premier de cette série reste toutefois rudimentaire et s'atrophie très tôt en même temps que le néphrotome dont il est issu ; leurs cellules se dispersent dans le mésenchyme. Les autres subiront une involution analogue, mais plus tardivement, après que le néphrocèle se sera dilaté en une petite chambre pronéphritique, pourvue d'une minime ébauche de corpuscule de Malpighi.

Quant au canal collecteur, dès qu'il s'est constitué, il s'accroît par bout libre d'avant en arrière, entre l'épiblaste et la série des néphrotomes (fig. 492), jusqu'à ce qu'il ait atteint le cloaque dans lequel il s'abouche. On voit que jusqu'ici, il n'y a pas de différence importante entre Lacerta et Hypogeophis ; l'uretère primaire a la même origine dans les deux cas.

La troisième région, postérieure, est la plus longue ; elle va du 11e au 29e ou au 30e somites. Elle est caractérisée par l'évolution plus complète des néphrotomes. Ils donnent chacun, par leur feuillet somatique, un canalicule

urinaire qui s'ouvre dans l'uretère primaire ; puis leur cavité se dilate en une chambre, dont le feuillet interne, aminci, provenant de la couche splanchnique du mésoblaste, est invaginé par une branche vasculaire venant de l'aorte. Ainsi se forme donc un corpuscule de Malpighi avec sa capsule de Bowmann (Comparer fig. 487). D'autres complications surviennent encore que nous examinerons plus loin, mais ce qui vient d'être dit suffit pour pouvoir affirmer que cette troisième région est mésonéphritique par sa destinée. Jamais on n'y trouve de canal néphrostomial ni de néphrostome externe.

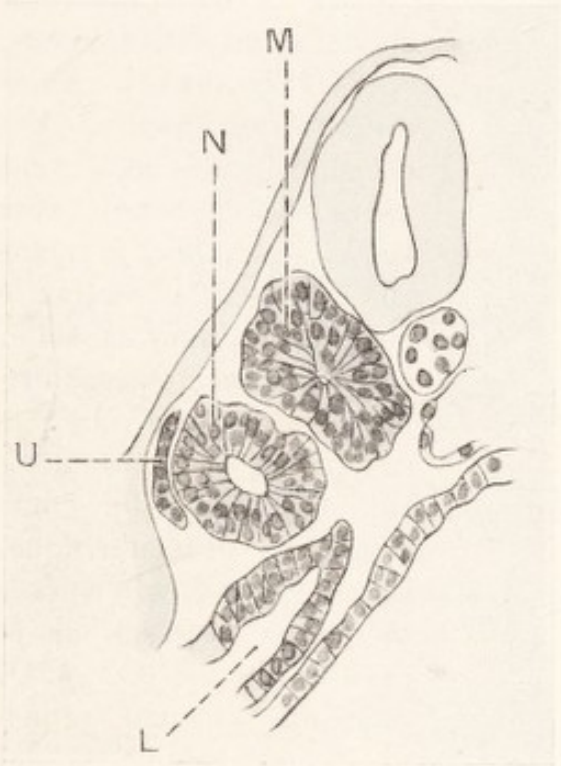


Figure 491. — Embryon de Lacerta muralis. Région pronéphritique (d'après Kerens). Même légende que fig. précédente. *U*, canal collecteur (ébauche).

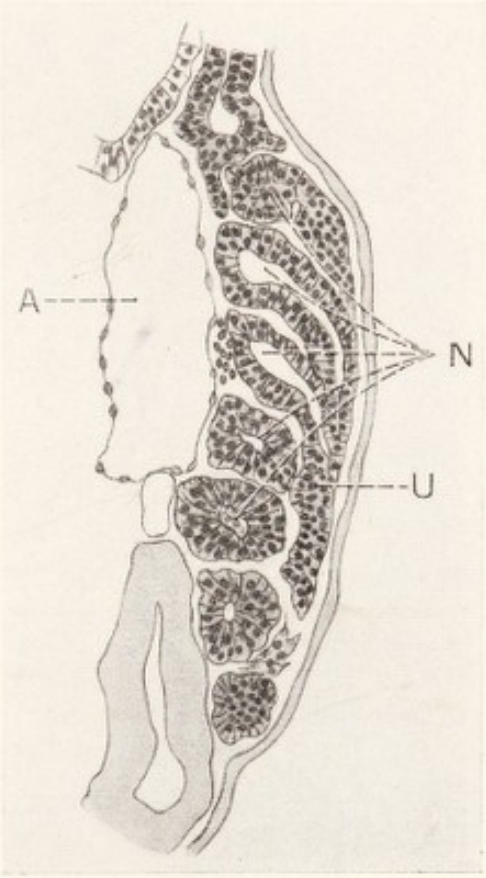


Figure 492. — Embryon de Lacerta muralis. Coupe longitudinale du pronephros (d'après Kerens). *A*, aorte ; *N*, néphrotomes ; *U*, canal collecteur.

La disposition, en quelque sorte schématique, que l'on trouve réalisée chez Lacerta muralis, se présente chez tous les Amniotes, avec quelques variantes dont l'interprétation est généralement aisée et qui offrent même parfois un certain intérêt.

Chez les Oiseaux et les Mammifères, la zone antérieure, abortive, est plus longue, peut s'étendre jusqu'au 8e somite. Les néphrotomes, les premiers surtout, sont mal délimités et se perdent dans le mésenchyme avant d'avoir pris leur aspect caractéristique.

Une autre variante est que la segmentation du scléromyotome et celle du néphrotome peuvent ne pas se faire simultanément. Les pièces intermédiaires confondues forment alors une plaque longitudinale continue, la plaque

néphrotomiale (Kerens) qui ne se découpe que secondairement en néphrotomes isolés. Semblable plaque peut exister dans les trois groupes d'Amniotes (fig. 493). Chez certaines espèces, la néphrogénèse peut se faire par néphrotomes délimités d'emblée dans la partie antérieure du tronc, et par l'intermédiaire d'une plaque néphrotomiale dans la partie postérieure : d'une façon générale cette plaque est plus fréquente dans la région mésonéphritique que dans les autres (Schreiner, Kerens).

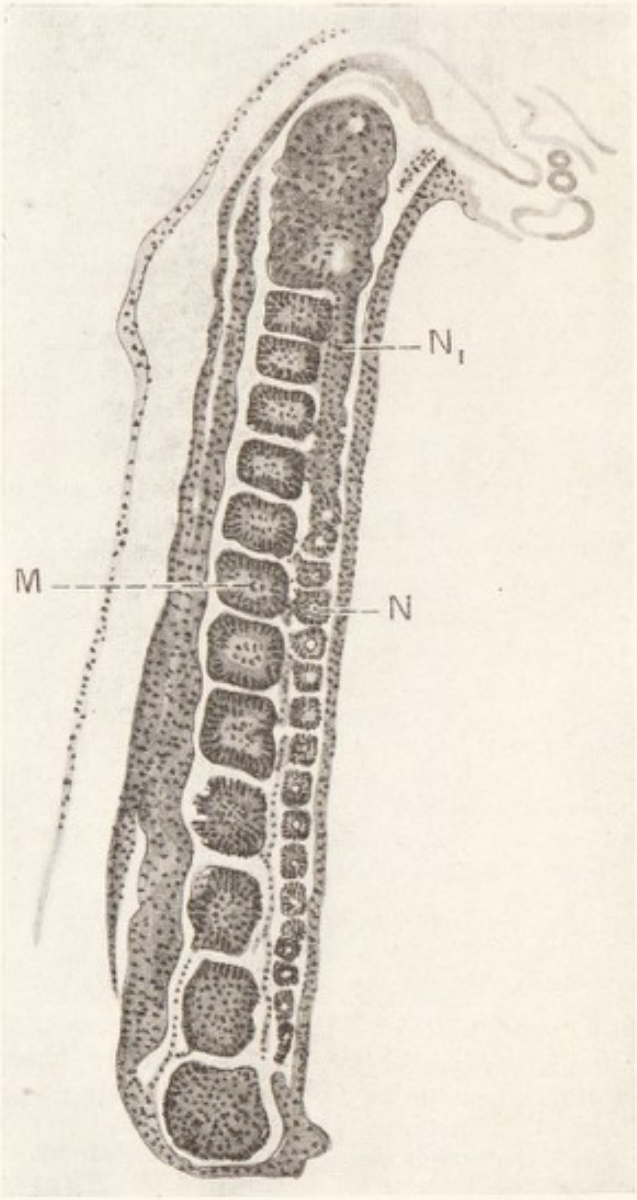


Figure 493. — Embryon de chauve-souris. Coupe longitudinale. *M*, myotomes ; *N*, néphrotomes mésonéphritiques ; N_1, plaque néphrotomiale (d'après O. Vander Stricht).

Chez certains Reptiles, spécialement les Chéloniens, chez les Oiseaux et les Mammifères, les néphrotomes pronéphritiques conservent souvent leur continuité avec la lame latérale et le splanchnocèle. Cette continuité peut même, dans la suite, s'agrandir en un large orifice néphrostomial, au-dessus duquel un petit glomérule fait saillie dans une chambre pronéphritique, laquelle se présente comme un simple recessus de la cavité viscérale (fig. 494).

Quand l'ébauche pronéphritique s'atrophie, le canal collecteur se fragmente d'abord, puis disparaît ; la plupart des canalicules urinaires et des néphrotomes font de même. Mais il en est toujours un ou plusieurs qui persistent longtemps sous forme de petites vésicules closes, noyées dans le mésenchyme, ou de tubes épithéliaux grêles, ouverts dans le cœlome et fermés en culs-de-sac à leur autre extrémité. Ces vestiges du pronephros ont été trouvés sur des embryons d'âges et d'espèces très divers (Tourneux, Soulié, Tandler). Il en reste même des traces chez l'adulte : l'hydatide pédiculée appendue à l'épididyme de l'Homme en est une ; une petite vésicule close, annexée à l'époophoron de la femme en est une autre (Tourneux, Soulié).

Chez les Chéloniens enfin (Wiedersheim, Burlend), il est probable que le

pronephros, dont les chambres, confondues en une seule, s'ouvrent large-

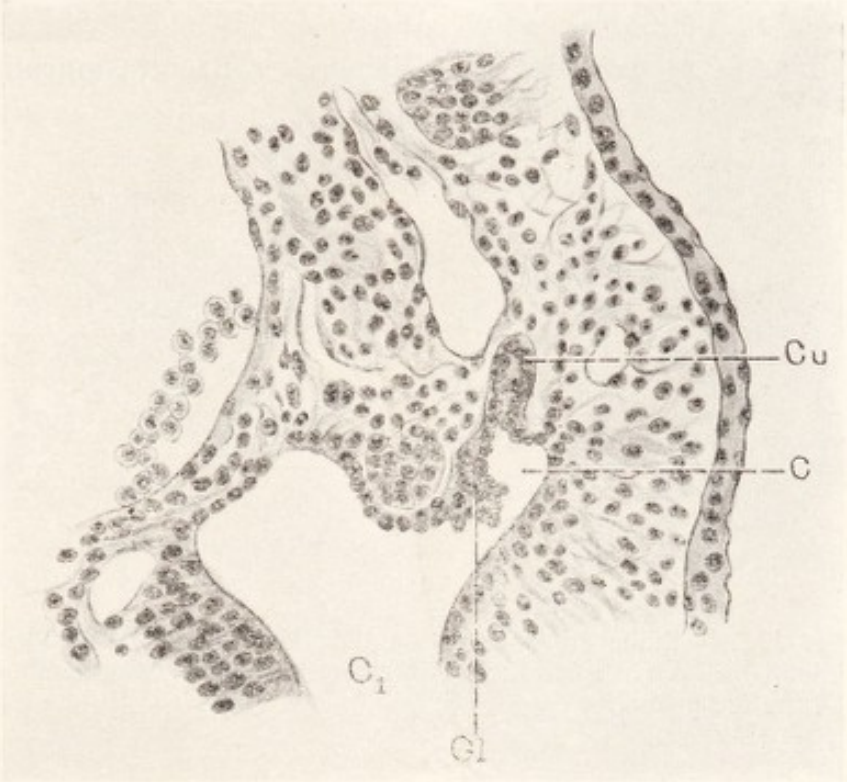


Figure 494. — Embryon de Vanellus cristatus (d'après H. Rabl). *C*, chambre pronéphritique ; C_1, splanchnocèle ; *Cu*, canalicule pronéphritique ; *Gl*, glomérule.

ment dans le cœlome en regard d'un long glomus, est vraiment fonctionnel,

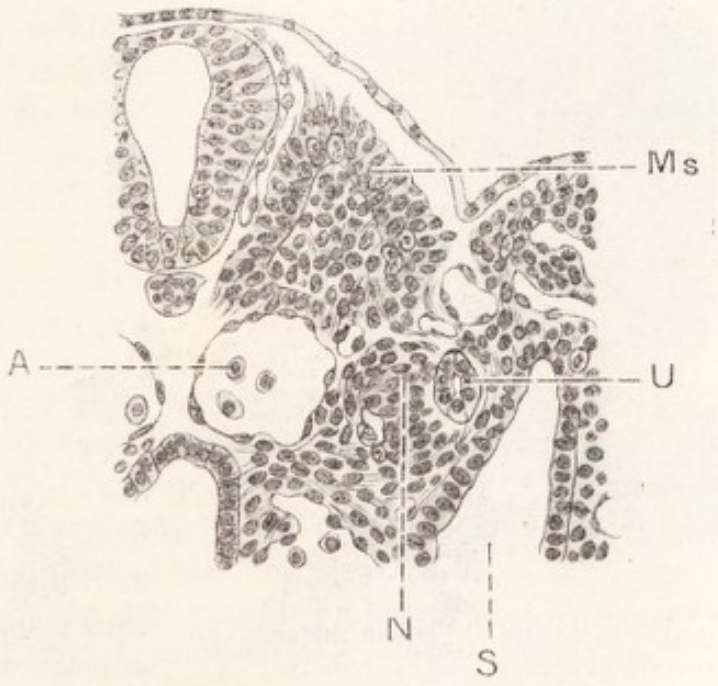
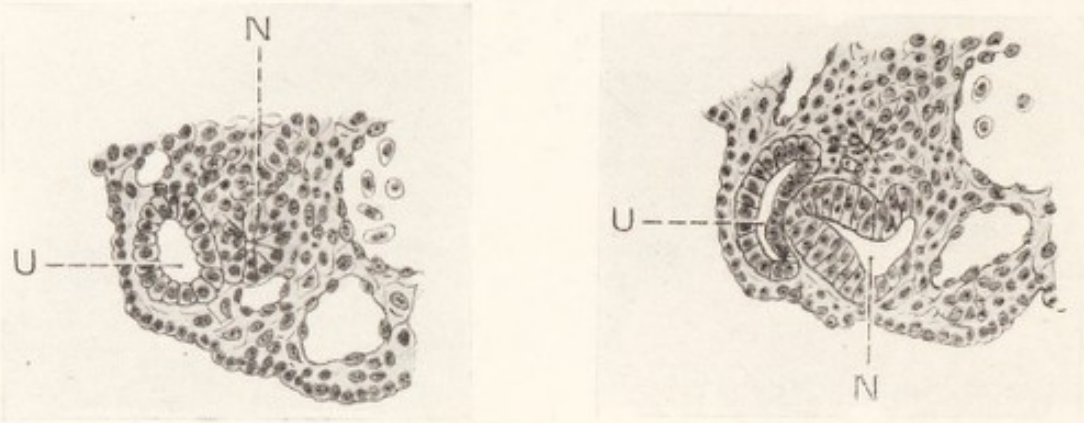


Figure 495. — Embryon de lapin. Coupe transversale de la région mésonéphritique (d'après K. E. Schreiner). *A*, aorte ; *Ms*, scléromyotome ; *N*, tissu néphrogène ou néphrotome ; *Sp*, splanchnocèle ; *U*, uretère primaire.

au moins pendant un certain temps. Mais ce n'est encore qu'une probabilité qu'il incombe à de nouvelles recherches embryologiques, très minutieuses, de transformer en certitude.

Mesonephros et metanephros. — Même chez Lacerta muralis, dans la



Figures 496 et 497. — Embryon de Lacerta agilis. Deux stades de la formation d'un élément mésonéphritique (d'après K. E. Schreiner). *N*, tissu néphrogène et canalicule urinaire ; *U*, uretère primaire.

partie postérieure de la zone mésonéphritique (somites 20 à 30), les néphrotomes se forment et évoluent de façon moins schématique qu'en avant ; chez d'autres Reptiles, chez les Oiseaux et les Mammifères, les processus sont naturellement plus modifiés encore et sur une plus longue étendue.

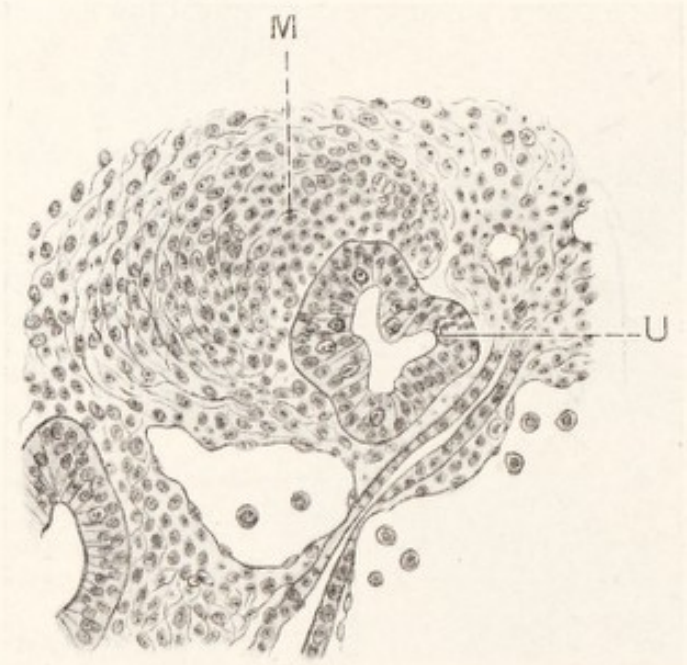


Figure 498. — Embryon de lapin. *M*, tissu métanéphrogène ; *U*, uretère (d'après K. E. Schreiner).

En ces points, les néphrotomes sont toujours plus vaguement délimités, même vis-à-vis du mésenchyme ; leur cavité n'apparaît pas ou s'efface et ils se transforment en des masses pleines de cellules serrées les unes contre les autres, plongées dans un abondant tissu conjonctif embryonnaire (fig. 495) et longées en dehors par l'uretère primaire.

Dans la suite, ces amas continuent à proliférer et, en raison du développement inégal des parties qui les entourent, perdent leur disposition stric-

tement métamérique du début ; ils constituent dans leur ensemble le tissu néphrogène (Schreiner) ou plus exactement, mésonéphrogène.

Or, tandis que dans les zones pronéphritique et mésonéphritique antérieure, un néphrotome donne un seul canalicule urinaire, dans la région qui nous occupe, au contraire, il s'en forme deux ou trois aux dépens de chaque amas mésonéphritique (fig. 493). En d'autres termes, dans les parties moyenne et postérieure du mesonephros prennent naissance deux ou trois générations de canaux au moins, soit successivement, soit plus ou moins simultanément. Chacun d'eux s'ouvrira dans l'uretère primaire d'une part, se renflera d'autre part en une chambre mésonéphritique qu'un glomérule vasculaire transformera en corpuscule de Malpighi (fig. 496 et 497).

Ces multiples tubes, deviennent extrêmement longs et flexueux, se différencient en des segments histologiquement différents et il en résulte que le mesonephros devient un organe très volumineux, fortement saillant dans la cavité viscérale, à droite et à gauche du mésentère dorsal (fig. 527).

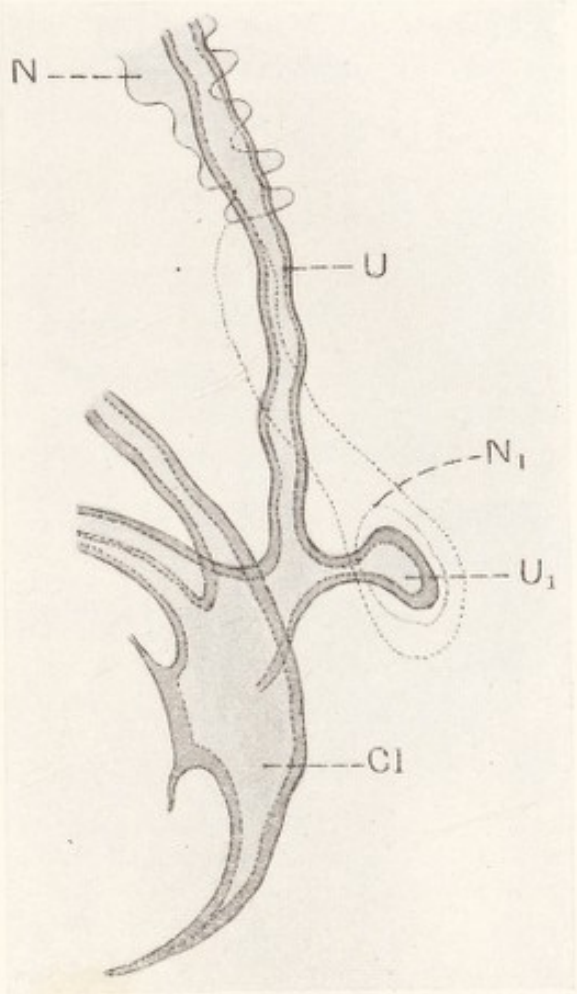


Figure 499. — Embryon de lapin. Reconstruction de la partie inférieure de l'appareil urinaire (d'après K. E. Schreiner). *Cl*, cloaque ; *N*, tissu mésonéphrogène ; N_1, tissu métanéphrogène ; *U*, uretère primaire ; U_1, uretère définitif.

Cette évolution, comme on le voit, n'est pas essentiellement différente de celle des Amphibiens.

En même temps qu'elle s'achève, le metanephros commence la sienne dans la région des trois derniers somites avant le cloaque (29e, 30e, 31e). Ici, dès que les pièces intermédiaires se sont détachées du scléromyotome et de la lame latérale, elles se rassemblent en une masse cellulaire compacte et unique dont les éléments se mettent à proliférer abondamment. Il se forme ainsi une large plage de tissu métanéphrogène, très étendue en longueur et en largeur (fig. 498, 499, 500), qui se distingue du mésenchyme ambiant par la condensation des éléments qui la composent. Dans sa croissance et son extension, elle dépasse en avant la région mésonéphritique et envahit peu à peu le mésenchyme qui recouvre la face dorsale de la portion postérieure du corps de Wolff (Comp. fig. 499 et 500).

En même temps l'uretère primaire, tout près de son embouchure dans le cloaque, émet un diverticule creux, dirigé dorsalement et cranialement (fig. 499) : c'est l'ébauche de l'uretère définitif, métanéphritique. Ce diverticule s'engage d'arrière en avant le long du tissu métanéphrogène fig. 498 à 500), s'en coiffe en quelque sorte et le refoule de plus en plus vers la face dorsale du mesonephros. A son extrémité distale, il se renfle en une ampoule qui deviendra le bassinet, et d'où partent, par ramifications dichotomiques, des branches collatérales aux dépens desquelles se formeront les calices (fig. 500). De ceux-ci enfin, naissent des évaginations beaucoup plus grêles et plus nombreuses, qui s'enfoncent dans la masse du tissu métanéphrogène et donneront l'ensemble des tubes collecteurs du rein, jusqu'à la pièce appelée, en histologie rénale, canal de réunion.

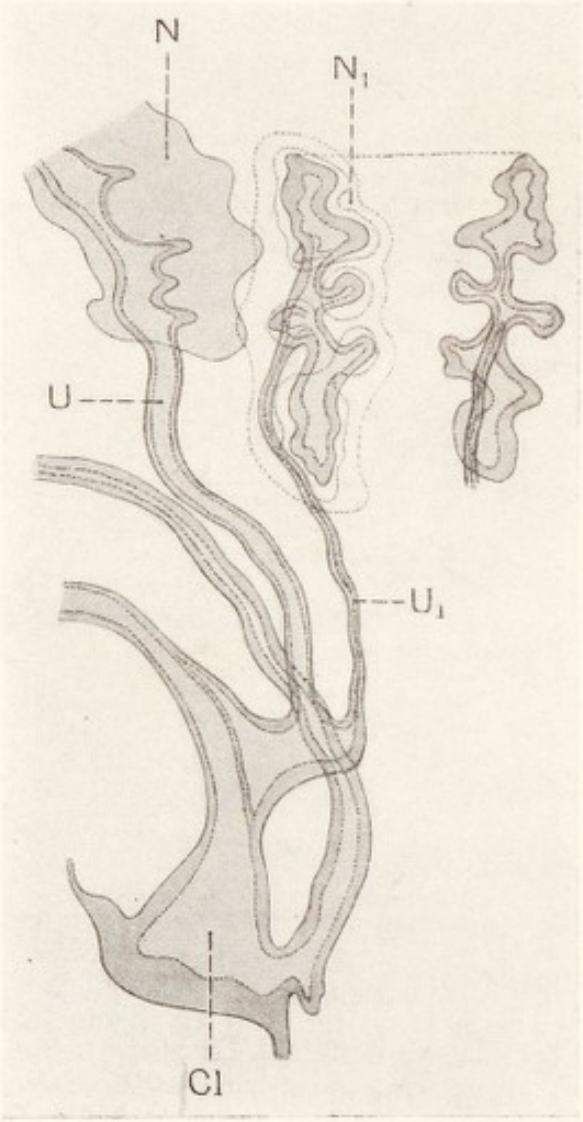


Figure 500. — Embryon de lapin. Reconstruction de l'appareil urinaire (d'après K. E. Schreiner). Même légende que figure précédente.

Alors, dans le tissu métanéphrogène, en de nombreux points, les cellules se groupent en cordons, puis en tubes épithéliaux qui s'allongent, deviennent flexueux, se renflent à une de leurs extrémités en une ampoule de Malpighi, tandis que l'autre, devenant un tube de réunion, s'ouvre dans un des tubes collecteurs issus de l'uretère.

Ainsi se constitue le metanephros, ou rein définitif de tous les Amniotes. On voit que les canalicules urinaires, depuis le corpuscule de Malpighi jusqu'au canal de réunion, ont la même origine que dans le pro- ou le mesonephros. Seules les voies d'excrétion sont autres, et la présence d'un uretère secondaire est le seul élément anatomique qui caractérise spécifiquement le mesonephros.

La longue revue qui vient d'être faite des trois organes excréteurs dans la série des Vertébrés confirme suffisamment l'interprétation qui en a été donnée au début de ce chapitre, pour qu'il soit inutile de développer à nouveau les arguments sur lesquels elle repose. Nous nous bornerons à dire que

pro- meso- et metanephros ne sont autre chose que des parties différentes d'un holonephros dont l'ébauche complète existe partout.

Phylogénétiquement, il est probable que l'extension cranio-caudale de l'holonephros s'est faite parallèlement à l'allongement progressif du tronc et que la fonction urinaire s'est déplacée dans la même direction.

La persistance d'une ébauche pronéphritique dans des groupes où jamais l'organe n'est physiologiquement actif, comme les Sélaciens et les Amniotes (sauf peut-être les Chéloniens), est très remarquable. On peut y voir un cas de récapitulation ontogénétique d'une étape phylogénétique, mais comme toutes les autres récapitulations de ce genre, elle a sa raison d'être : l'ébauche pronéphritique est partout utilisée par l'embryon en développement ; c'est elle qui donne origine à l'uretère primaire et, chez les Sélaciens comme chez les Amniotes, la zone soi disant pronéphritique mériterait bien mieux d'être plus simplement appelée l'ébauche primitive du canal de Wolff. Mais les caractères morphologiques de cette ébauche sont tels, et l'embryologie comparée permet d'en donner une explication si lumineuse, qu'elle s'impose à l'esprit comme une des meilleures preuves de la réalité d'une évolution phylogénétique des organismes.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Audigé, *Arch. Zool. exp. et gén.*, 5, IV, 1910. — Balfour, *Quart. Journ. micr. Sc.* XXII, 1882. — Balfour et A. Sedgwick, *Quart. Journ. micr. Sc.*, XIX, 1879. — Bates, *Journ. Morph.* XXV, 1914. — Beard, *Anat. Anz.*, X, 1894. — Borcea, *Arch. Zool. exp. et gén.*, 4, IV, 1905. — Brauer, *Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont.*, XVI, 1902. — Buchanan et Fraser, *Journ. of Anat.*, LIII, 1918. — Bujor, *Rev. Biol.*, Lille, III, 1891. — Burlend, *Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont.*, XXXVI, 1913 et XXXVII, 1914. — Derjugin, *Soc. Imp. Natural.* Saint-Pétersbourg, XXXIII, 1902. — M. Duval, *Développement de l'appareil génito-urinaire de la grenouille.* Montpellier, 1882. — Emery, *Biol. Centralbl.* 1881. — Felix, *Anat. Hefte*, VIII, 1897 ; *O. Hertwig's Hdb. vergl. u. exp Entw.* 1906. — Field, *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard*, XXI, 1891. — Fürbringer, *Morph Jahrb.* IV, 1878. — Gregory, *Zool. Bull.*, I, 1897 ; *Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont.*, XIII, 1900. — Hall, *Bull Mus. Comp. Zool. Harvard*, XLV, 1904. — Hatta, *Journ. Coll. Sc. imp. Univ.*, Tokyo, XIII, 1900. — C. K. Hoffmann, *Bronn's Klassen*, VI, 1890. — Jungersen, *Zool. Anz.*, XVII, 1894. — B. Kerens, *Arch. Biol.*, XXII, 1907. — Kerr, *Textbook Embryol.* (*Vertebrata*). London, 1919. — Laguesse, *C. R. Soc. Biol.*, Paris, 1891. — Maas, *Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ont.*, X, 1897. — von Mihalkovics, *Intern. Monatsch. Anat. u. Phys*, II, 1885. — Mollier, *Arch. f. Anat. u. Phys. anat. Abt.*, 1890. — Price, *Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont.*, X, 1897 ; *Amer. Journ. Anat.*, IV, 1904. — C. Rabl, *Morph. Jahrb.*, XIX, 1893 ; XXIV, 1896. — H. Rabl, *Arch. mikr. Anat.*, LXIV, 1904 et LXXII, 1908. — Ranson, *Arch. mikr. anat.*, XXII, 1883. — Rückert, *Arch. Anat. u. Phys. anat. Abt*, 1888 ; *Ergebn. Anat. u. Entwick*, II, 1892 ; *Arch mikr. Anat.* LXXXIX, 1917. — Semon, *Zool. Anz.*, XXIV, 1901 ; *Jen Zeitsch. Naturwiss*, XIX, 1891. — A. Sedgwick, *Quart. Journ. micr. Sc.*, XX, 1880 et XXI, 1881. — K. E. Schreiner, *Zeitsch. wiss. Zool*, LXXI, 1902. — Soulié, *Journ. Anat. et Phys.*, XXXIX, 1903. — Swaen et Brachet, *Arch. Biol.*, XVI, 1899 ; XVIII, 1901. — Tourneux et Soulié, *C. R. Assoc. Anat.*, 1903. — Van Wijhe, *Arch. mikr. Anat.*, XXXIII, 1889. — Vialleton, *C. R. Acad. Sc. Paris*, 1890. — Weldon, *Quart. Journ. micr. Sc.*, XXIII, 1883. — Wheeler, *Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ont.*, XIII, 1899. — Wiedersheim, *Arch. mikr. Anat.*, XXXVI, 1890.

CHAPITRE III

DÉVELOPPEMENT DES CELLULES SEXUELLES, DES ORGANES GÉNITAUX ET DES ORGANES INTER-RÉNAUX (CAPSULES SURRÉNALES)

GONOCYTES ET ORGANES GÉNITAUX

L'importante question de l'origine des cellules sexuelles primaires a été pour ainsi dire renouvelée dans ces dernières années, par la démonstration du fait inattendu que la crête génitale ou épithélium germinatif de Waldeyer n'est pas le siège exclusif de leur formation, comme on l'avait cru. Dans la manière de voir qui rallie actuellement la majorité des embryologistes, il y aurait chez tous les Vertébrés — à l'exception, peut-être, des Cyclostomes — deux générations au moins de gonocytes (1), prenant naissance à des époques et en des lieux différents.

Les gonocytes primaires ou de première génération se forment très tôt, en des endroits très éloignés de la région des ébauches des organes génitaux et sans aucune connexion génétique avec elles. Ils ne les rejoignent que lentement et progressivement, en émigrant du point où ils ont pris naissance et en cheminant par des mouvements amiboïdes à travers le mésenchyme. Finalement ils s'insinuent, à droite et à gauche du plan médian, entre la racine du mésentère dorsal et la saillie du corps de Wolff, parmi les éléments d'une bande d'épithélium cœlomique épaissi, la crête ou bandelette germinative.

Tous les gonocytes primaires n'arrivent pas jusque-là ; il en est qui restent en chemin ou s'engagent dans d'autres organes : leur vie est éphémère et ils dégénèrent rapidement. Mais un grand nombre de ceux qui ont pu se mettre en bonne place dégénèrent aussi, tôt ou tard, et il est même très possible qu'il n'en persiste aucun dans l'organe adulte. Seulement, à leur contact et peut-être même sous leur influence, les cellules épithéliales de la crête germinative se mettent à proliférer et un bon nombre d'entre elles pren-

(1) C'est le terme que l'on emploie le plus généralement pour désigner les cellules sexuelles primordiales, quel qu'en soit le sexe.

nent alors les caractères de cellules sexuelles primordiales : ce sont les gonocytes secondaires.

Tel est le schéma général de la formation des cellules sexuelles qui nous paraît le mieux appuyé par les faits (Dustin, J. Firket, et d'autres). Il convient cependant d'ajouter que l'accord n'est pas unanime sur son exactitude. Certains, soutenant encore l'ancienne manière de voir, nient la nature sexuelle des gonocytes primaires (H. de Winiwarter); d'autres, tout au contraire, dénient à l'épithélium germinatif le pouvoir de former des gonocytes et font des gonocytes primaires la souche de toutes les cellules sexuelles à quelque génération qu'elles appartiennent (Rubaschkin, etc.). Le lecteur pourra juger, dans les pages qui vont suivre, de la valeur des arguments invoqués de part et d'autre.

Il résulte en tout cas de ce qui vient d'être dit, que l'étude du développement de l'appareil génital se décompose tout naturellement en deux parties : le développement des gonocytes et l'organogénèse des glandes sexuelles.

ORIGINE ET DÉVELOPPEMENT DES GONOCYTES

A la vérité, l'idée que les gonocytes ne procèdent pas uniquement de l'épithélium des crêtes génitales est très ancienne. Balfour, puis Ch. S. Minot, avaient observé chez les Sélaciens la migration de cellules sexuelles et leur localisation ultérieure dans des ébauches définies. En 1880, M. Nussbaum émettait l'opinion que les gonocytes préexistent à la différenciation des feuillets et que leur origine peut être reculée jusqu'à la segmentation de l'œuf. Cette opinion, accueillie alors avec un scepticisme non déguisé, est actuellement consacrée par les découvertes faites sur une série d'Invertébrés (Nématodes, Crustacés, Annélides, etc.) et même de Vertébrés.

Elle s'est heurtée longtemps à l'opinion classique de l'épithélium germinatif seul producteur de cellules sexuelles (Waldeyer, Mihalkowicz, Semper, Braun, Prenant, Laulanié, Semon, C. Rabl, etc.), complétée par la notion du gonotome (Van Wijhe), qui voit dans la partie ventrale de la pièce intermédiaire la source des organes génitaux et de toutes les cellules qu'ils renferment.

En ce qui concerne les Vertébrés on peut, dans l'état actuel de la Science, distinguer trois étapes successives dans la formation et l'évolution ultérieure des gonocytes primaires : celle des ébauches paires primaires, celle de l'ébauche médiane impaire, enfin celle des ébauches paires définitives (Dustin). Dans cette énumération, le seul point qui soit encore l'objet de controverses, et il est plutôt accessoire, est la parité de l'ébauche primaire. Dans certaines espèces et pour certains auteurs, elle est impaire et médiane (B. M. Allen, H. D. King, Kuschakewitch), mais n'en est pas moins totalement différente de la seconde étape, impaire aussi ; or c'est évidemment là l'essentiel.

Nous allons passer rapidement en revue le mode de réalisation de ces trois étapes dans la série des Vertébrés ; cet exposé ne sera pas sans lacunes, car nos connaissances sont encore insuffisantes en bien des points.

Cyclostomes. — Chez l'embryon d'ammocète, les ébauches paires primaires sont extrêmement nettes et leur existence incontestable (Wheeler). A de jeunes stades, dans la région moyenne du tronc, au moment où les lames latérales du mésoblaste se détachent par clivage de la surface de l'en-

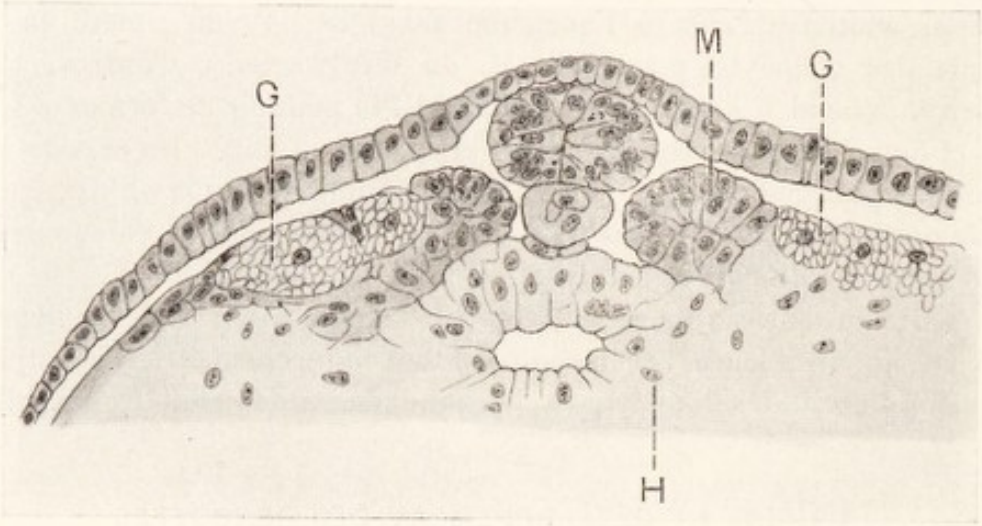


Figure 501. — Embryon d'ammocète. Coupe transversale de la région génitale (d'après Wheeler). *G*, gonocytes ; *H*, hypoblaste ; *M*, mésoblaste.

toblaste, un grand nombre de cellules hypoblastiques, volumineuses et abondamment chargées de grosses plaquettes deutoplasmiques, ayant conservé l'aspect de petits blastomères, émigrent, sortent du feuillet interne (fig. 501)

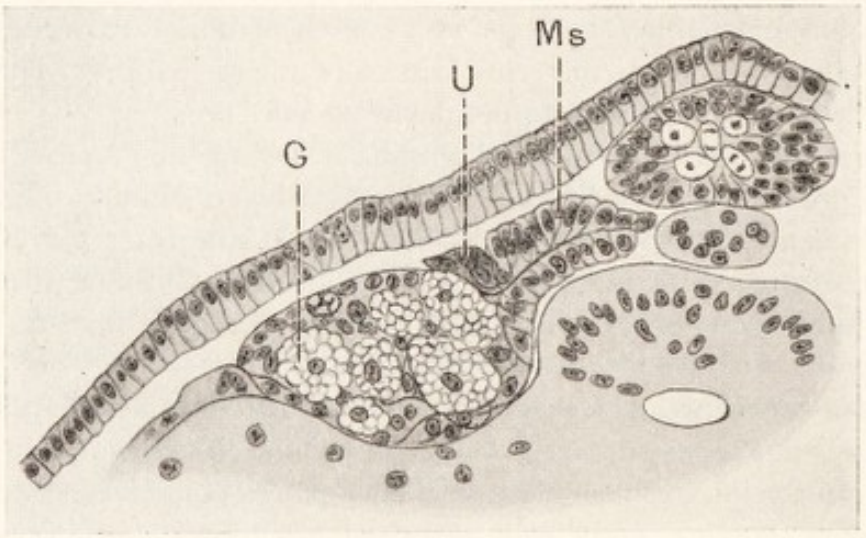


Figure 502. — Embryon d'ammocète. Coupe transversale de la région génitale (d'après Wheeler). *G*, gonocytes ; *Ms*, sclèromyotome ; *U*, uretère primaire.

et s'insinuent entre les cellules mésoblastiques dont elles se distinguent au premier coup d'œil par leurs caractères cytologiques (fig. 502). Ce processus est symétrique, se présente sous la même forme à droite et à gauche, et s'étend, un peu irrégulièrement mais sans métamérie véritable, sur une bonne partie de la région postérieure du tronc.

Les grosses cellules claires sont les gonocytes primaires : les amas qu'elles forment dans le mésoblaste sont les ébauches paires primaires.

Dans la suite du développement, quand les lames latérales s'étendent, quand le mésoblaste se différencie, quand le mésentère dorsal se constitue, les amas gonocytaires d'abord inclus dans le feuillet splanchnique du mésoblaste émigrent, sans doute par le fait de l'amiboïsme de leurs cellules constitutives et peut-être aussi passivement grâce au déplacement topographique des organes voisins ; ils se rapprochent du plan médio-dorsal et se fusionnent, celui de droite à celui de gauche, en une ébauche unique, impaire, étalée sous l'aorte, située entre elle et la racine du mésentère (Wheeler). Pendant cette émigration — et c'est là un caractère commun aux gonocytes primaires de tous les Vertébrés — les gonocytes gardent tous leurs caractères cytologiques distinctifs et ne prolifèrent pas par mitose.

Chez les Pétromyzontes, l'étape d'ébauche médiane impaire n'est pas dépassée et le dernier stade, celui de glande paire secondaire, n'est pas atteint (1). Plus tard, en effet, sans changer de place, les gonocytes perdront leurs grains deutoplasmiques, prolifèreront activement, et il est très probable que les cellules sexuelles définitives naîtront de cette prolifération. On ignore encore s'il se forme de vrais gonocytes secondaires, issus de l'épithélium cœlomique ; d'ailleurs l'achèvement de l'organe génital de l'ammocète appelle encore de nouvelles recherches.

Sélaciens (J. Beard, Woods), ***Téléostéens*** (Eigenmann, Henneguy, Dodds), ***Ganoïdes*** (B. M. Allen). Dans ces trois groupes, l'origine des gonocytes primaires remonte, selon toute probabilité, à la fin de la segmentation de l'œuf. Chez les Téléostéens, c'est dans l'entoblaste primaire qu'on les trouve, avant son clivage en mésoblaste et hypoblaste (Dodds) ; mais elles sont très rares à ce moment et n'existent en grand nombre qu'à des stades bien plus avancés. Chez les Sélaciens, sur de très jeunes embryons, elles siègent en amas pairs dans l'hypoblaste, au point où la portion embryonnaire de ce feuillet se continue dans la partie extraembryonnaire qui repose sur le syncytium nourricier (Ch. S. Minot, Woods). Chez les Ganoïdes (B. M. Allen), elles sont également dans l'hypoblaste, mais disséminées sans ordre apparent le long des parois latérales et ventrale du tube digestif ; l'ébauche n'est donc pas paire à proprement parler.

Partout, sauf chez les Téléostéens où le deutoplasme n'est pas conglomére en plaquettes, mais est diffus dans le cytoplasme, les gonocytes primaires ont à peu près le même aspect que dans la figure 502 ; leur noyau est, de plus, grand et clair.

Contrairement à ce que pensait Beard, leur nombre est variable, non seulement selon les espèces, mais aussi, dans de certaines limites, selon les individus d'une même espèce, alors qu'ils sont au même stade.

Plus tard, les gonocytes primaires sortent de l'hypoblaste et remontent le

(1) On ne connaît rien encore du développement des organes génitaux des Myxinoïdes, mais l'existence chez la myxine adulte d'une seule glande génitale, à droite, permet de supposer qu'il y a eu à un moment donné deux glandes paires dont celle de gauche s'est atrophiée.

long des parois latérales de l'embryon, dans le feuillet splanchnique du mésoblaste, ou entre lui et l'hypoblaste. Quelques-uns restent longtemps inclus dans ce dernier feuillet et selon toute probabilité dégénèrent sur place ; on en trouve aussi qui, perdus en chemin, pénètrent dans les myotomes ou même dans le système nerveux central (Henneguy). Quoiqu'il en soit, la grande majorité d'entre eux se rassemblent dans la racine du mésentère dorsal, sous l'aorte, en un amas impair et médian (Comparer avec fig. 504). Puis l'amas se dédouble, une moitié passe à droite et l'autre à gauche, soulevant l'épithélium cœlomique en une crête génitale, située entre le mésen-

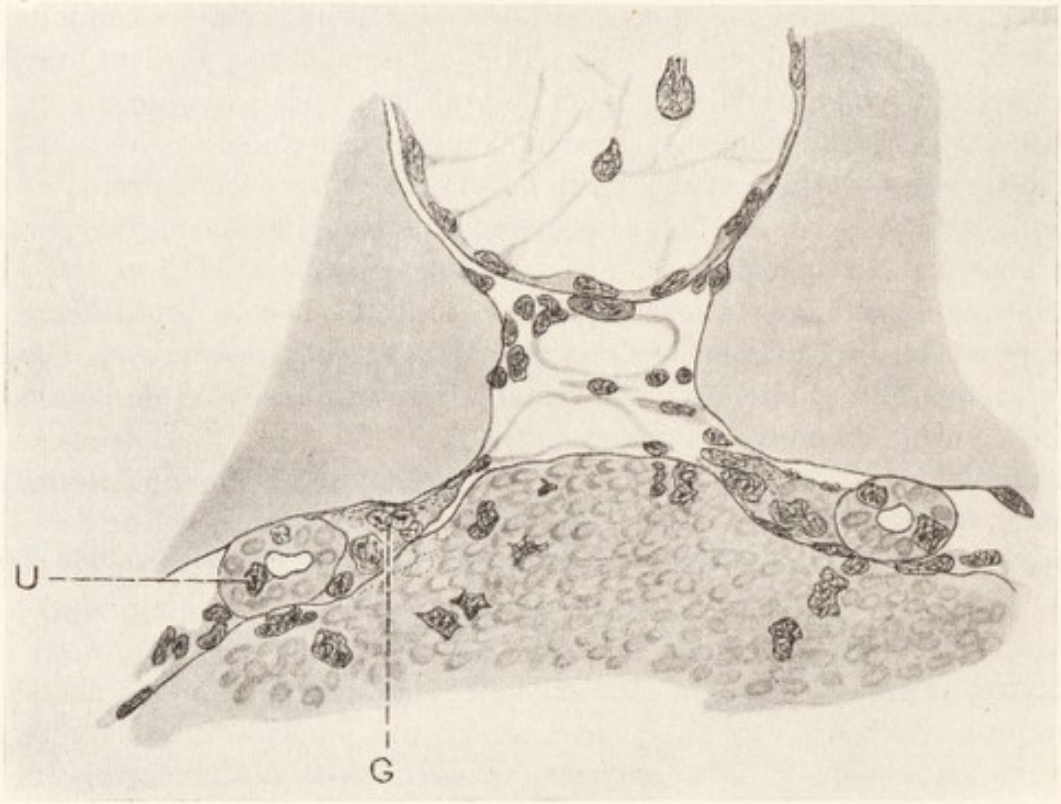


Figure 503. — Embryon de Triton. Coupe transversale de la région génitale (d'après Dustin). *G*, gonocytes de l'ébauche paire primaire ; *U*, uretère primaire.

tère et la saillie du mésonéphros (Comparer avec fig. 506 et 507). Beaucoup de gonocytes s'intercalent entre les cellules épithéliales de cette crête (épithélium germinatif). Arrivés là, un certain nombre d'entre eux dégénèrent, les autres perdent leurs réserves deutoplasmiques et entrent en mitose. Confondus alors avec les cellules de l'épithélium germinatif, qui prolifèrent elles aussi pour donner des gonocytes secondaires, ils en deviennent bientôt totalement indistincts.

Amphibiens urodèles et anoures (M. Bouin, B. M. Allen, Dustin, Kuschakewitch, Schapitz, Spehl et Polus, Witchi). — La période moderne du développement des cellules sexuelles des Amphibiens s'ouvre avec le travail de M. Bouin, qui a bien vu l'ébauche impaire médiane et les ébauches paires secondaires, mais n'a pas pu reconnaître l'origine précise des gonocytes primaires.

Chez les Urodèles, l'existence à de jeunes stades d'une ébauche paire primaire est bien établie (Dustin, Allen, Spehl et Polus, Schapitz). Elle est représentée, à droite comme à gauche, par un petit amas cellulaire, sinon exactement métamérique, tout au moins moniliforme, occupant l'extrémité interne des lames latérales, en dedans du canal de Wolff (fig. 503) et régnant dans toute la partie moyenne du tronc. Les cellules de cet amas sont volumineuses, à noyau clair et chargées de deutoplasme ; ce sont là les caractéristiques habituelles des gonocytes primaires.

Bientôt, les deux bandes gonocytaires se détachent des lames latérales et se

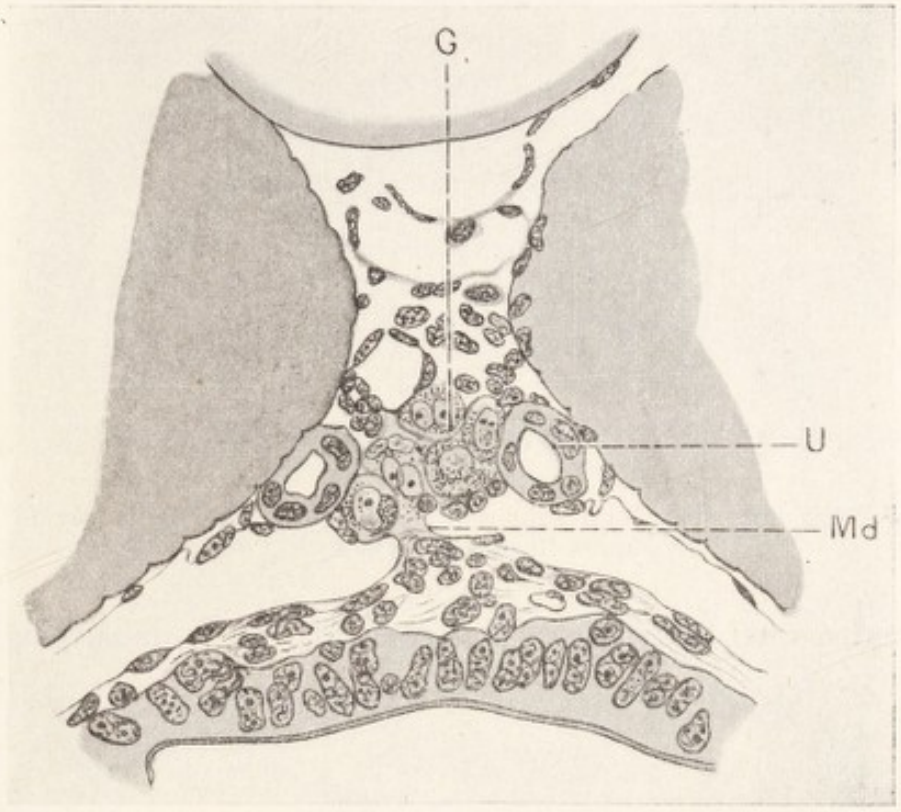


Figure 504. — Embryon de Triton. Coupe transversale de la région génitale (d'après Dustin). *G*, ébauche impaire médiane ; *Md*, mésentère dorsal ; *U*, uretère primaire.

confondent complètement dans le plan médian (fig. 504) pour former l'ébauche génitale impaire. Là, elles perdent la plus grande partie de leur deutoplasme et se chargent au contraire d'un pigment brun. En même temps, l'ébauche se tasse et se raccourcit en s'épaississant. Enfin, elle s'effondre vers la droite et vers la gauche de la racine du mésentère (fig. 506) et chacune des moitiés pénètre dans la crête germinative, fortement saillante à la voûte de la cavité viscérale (fig. 507).

Mais à ce moment déjà, une grande partie des gonocytes primaires, les 2/3 environ, ont subi une dégénérescence complète. Ceux qui restent et qui se sont intercalés dans l'épithélium germinatif ne survivent pas tous non plus, mais ceux qui échappent à la mort provoquent une active prolifération de cet épithélium, à laquelle ils participent eux-mêmes. De là naissent les gonocytes secondaires, deuxième poussée de formation de cellules sexuelles.

Chez les Anoures, l'accord est moins établi en ce qui concerne l'ébauche

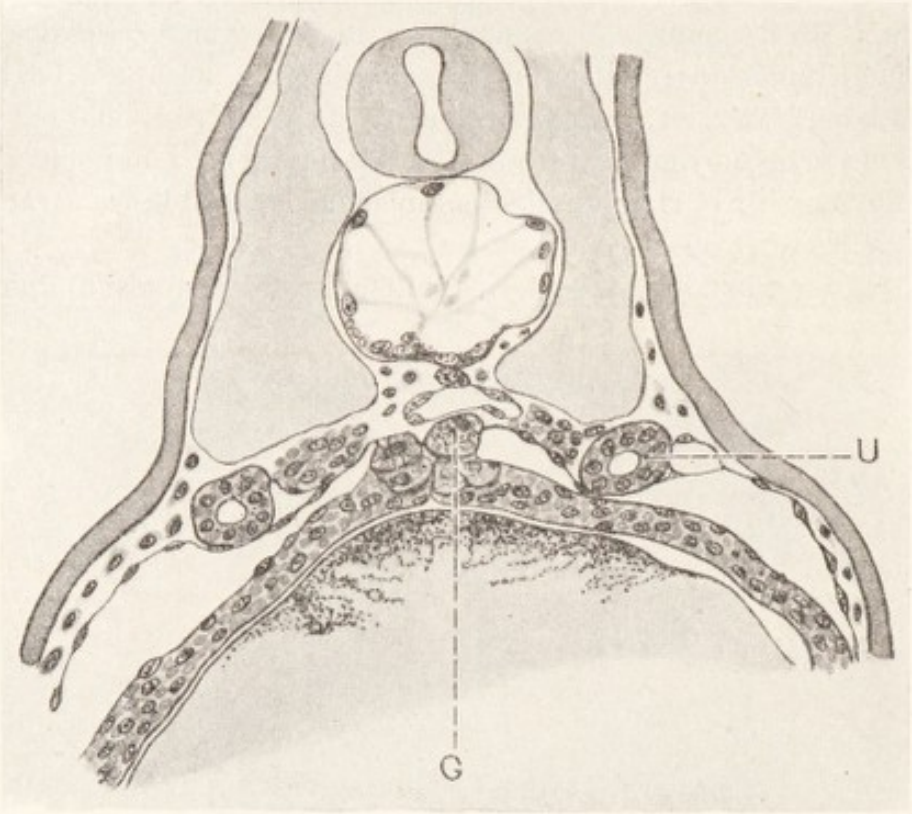


Figure 505. — Embryon de Bufo vulgaris. Coupe transversale de la région génitale (d'après Dustin). *G*, gonocytes.

paire primaire. Chez Rana et chez Bufo, Dustin a admis un développement

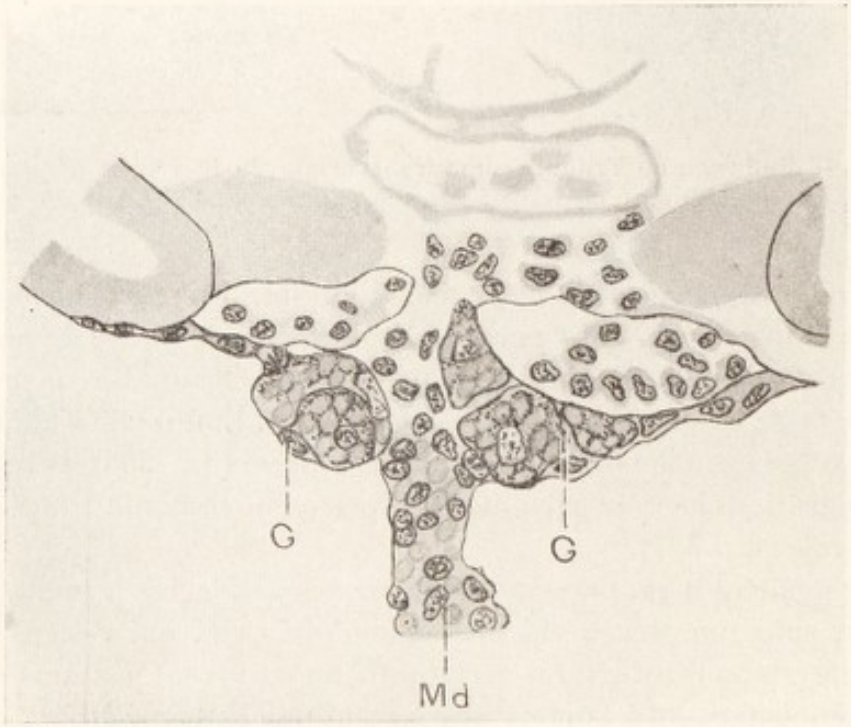


Figure 506. — Embryon de Bufo vulgaris. Coupe transversale de la région génitale (d'après Dustin). *G*, ébauches génitales paires secondaires ; *Md*, mésentère dorsal.

exactement identique à celui des Urodèles (fig. 505, 506 et 507), avec cette seule différence que les gonocytes conservent bien plus longtemps leurs grains

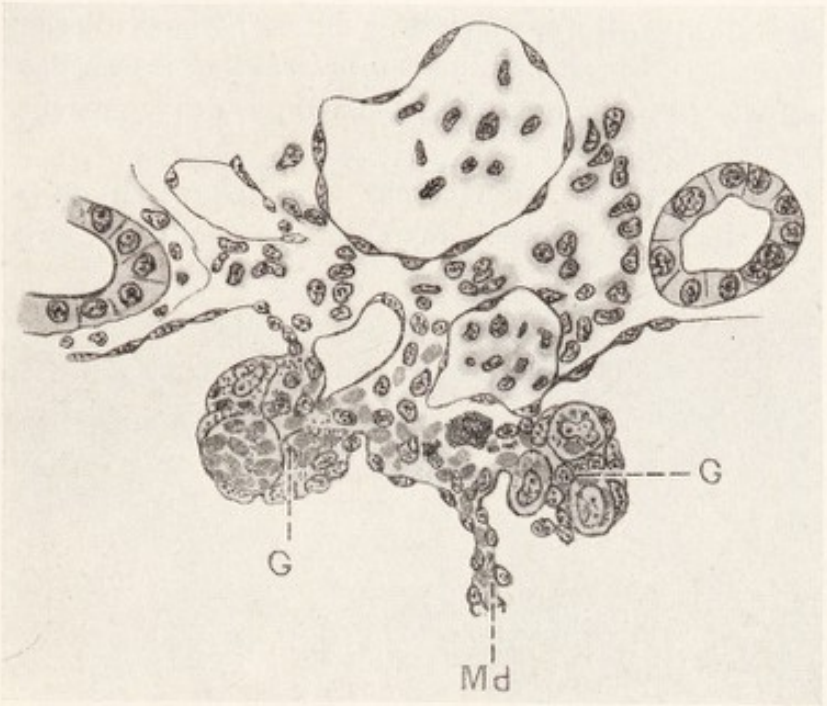


Figure 507. — Têtard de Bufo vulgaris. Coupe transversale de la région génitale (d'après Dustin). *G*, crêtes génitales ; *Md*, mésentère dorsal.

deutoplasmiques (fig. 506, 507). D'autres auteurs au contraire (B. M. Allen,

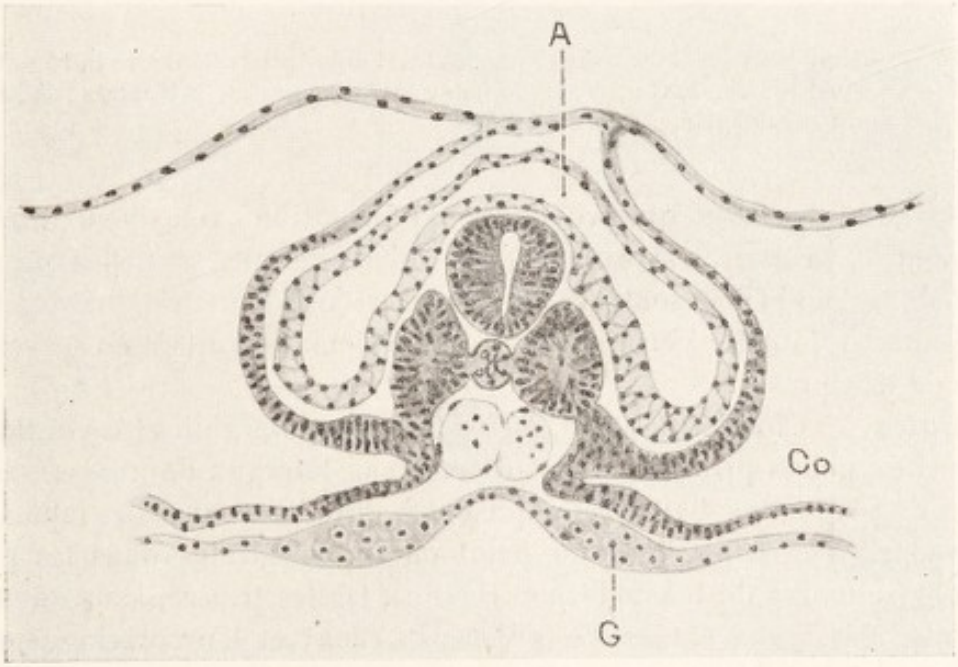


Figure 508. — Embryon de Chrysemys marginata. Coupe transversale de la partie caudale du tronc (d'après Dustin). *A*, Amnios ; *Co*, cœlome ; *G*, ébauches génitales paires primaires.

H. D. King, Kuschakewitch) estiment que l'ébauche médiane (fig. 505) dont la réalité est incontestée, résulte de l'isolement d'un cordon médian de cellu-

les hypoblastiques qui viendrait s'intercaler entre les deux feuillets du mésentère dorsal. Elle naîtrait donc par un processus très analogue à celui qui détache la chorde dorsale. Bouin, en 1900, avait déjà admis la possibilité d'une semblable origine. Il appartiendra à des recherches ultérieures de trancher définitivement cette question, mais *a priori* et en raison des données de l'embryologie comparée, la nature hypoblastique des gonocytes primaires n'a rien d'invraisemblable.

Un fait très remarquable, signalé par Kuschakewitch et retrouvé par Witchi, est que chez les Anoures, dans certaines conditions expérimentales

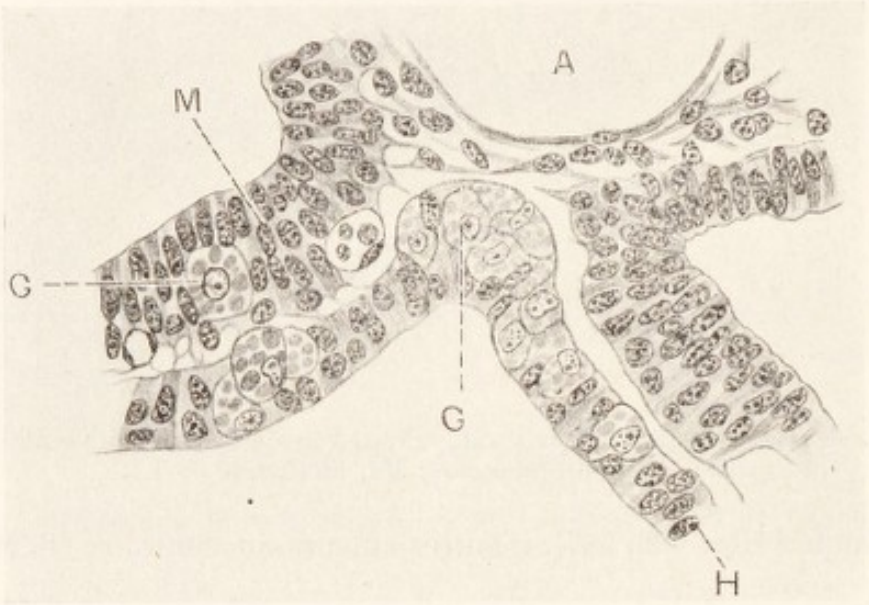


Figure 509. — Embryon de Chrysemys marginata. Coupe transversale de la région génitale (d'après Dustin). *A*, aorte ; *H*, hypoblaste ; *G*, gonocytes primaires ; *M*, feuillet splanchnique du mésoblaste.

(surmaturation des œufs) qui provoquent la formation exclusive de mâles, le stade gonocyte primaire est sauté et les premières cellules sexuelles qui apparaissent dans l'embryon sont des gonocytes secondaires nés aux dépens de l'épithélium de la crête germinative. Ce fait demanderait à être vérifié et analysé de très près.

Amniotes. — Chez les Reptiles, où les faits sont très clairs (Allen, Dustin), les ébauches paires primaires sont deux amas latéraux de grosses cellules chargées de plaquettes deutoplasmiques et à grand noyau clair, inclus dans l'hypoblaste vitellin (fig. 508) au point où il se continue dans les parties extraembryonnaires du blastoderme (Dustin). On les trouve, sous une forme un peu modifiée, à des stades très précoces (Allen) et leur origine peut être reculée jusqu'à la délimitation de l'entoblaste vitellin lui-même.

Très nombreux, très faciles à reconnaître, les gonocytes se dispersent bientôt ; les uns pénètrent dans le feuillet splanchnique du mésoblaste, les autres cheminent dans l'hypoblaste lui-même et se rassemblent souvent le long de son bord dorsal en une crête médiane (fig. 509). Pendant ce temps, ils ne se divisent jamais et il y en a au contraire un certain nombre qui meurent. A

un moment donné, ils forment dans l'axe du mésentère dorsal et le long de sa racine, une volumineuse ébauche médiane (fig. 510) mais dont les éléments sont lâchement unis, disséminés dans le mésenchyme. Enfin, suivant le processus qui nous est bien connu, ils continuent leur émigration, s'engagent à droite et à gauche du mésentère dans les crêtes génitales et se mêlent à leur épithélium (fig. 511). Une fois arrivés là, leurs grains vitellins sont résorbés et ils deviennent indistincts au milieu des gonocytes secondaires, issus de l'épithélium germinatif en nombre de plus en plus considérable.

Ainsi qu'il arrive partout, une partie des gonocytes primaires se perd dans le mésenchyme du mésentère ou de la crête génitale, dans le feuillet splanchnique du mésoblaste et même dans l'hypoblaste du tube digestif où on peut encore les observer sur des embryons relativement avancés. Ces gonocytes égarés dégénèrent sans doute, mais leur destinée exacte mériterait d'être étudiée de près.

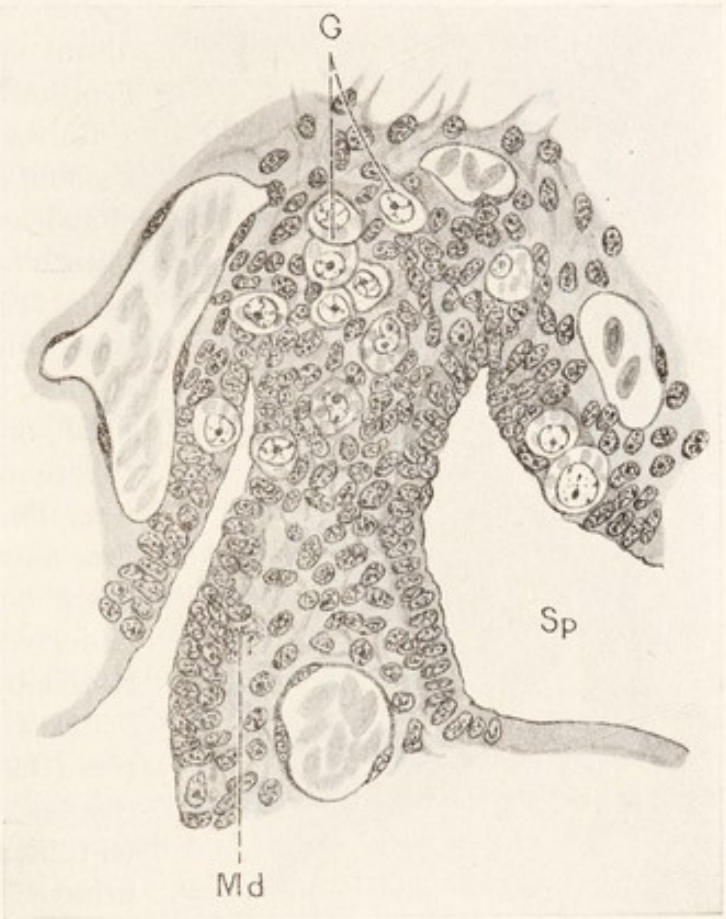


Figure 510. — Embryon de Chrysemys. Coupe transversale de la région génitale (d'après Dustin). *G*, gonocytes primaires ; *Md*, mésentère dorsal ; *Sp*, splanchnocèle.

Chez les Oiseaux (Rubaschkin, von Berenberg Gossler, J. Firket, Swift) et les Mammifères (Rubaschkin, Fuss, Vanneman) l'évolution des gonocytes primaires est essentiellement la même que chez les Reptiles et nous n'insisterons que sur quelques points spéciaux.

Swift les a vus naître en grand nombre dans l'hypoblaste vitellin, à de très jeunes stades, puis en sortir pour pénétrer dans les vaisseaux sanguins (cellules migratrices endodermiques de Vera Dantschakoff) qui leur servent de tuteurs pour gagner la racine du mésentère. Il en dégénère un grand nombre. Chez les Mammifères, l'endroit tout primitif de leur origine n'a pu être déterminé avec certitude, mais il est très probable qu'on doit le chercher dans la région du sac vitellin.

Chez tous les Amniotes, ceux des gonocytes qui sont parvenus dans l'épithélium des crêtes génitales, du fait qu'ils perdent leurs grains deutoplasmi-

ques et se rapetissent, deviennent totalement indistincts et prennent complètement l'aspect des cellules qui les entourent. Il existe donc un stade où, dans la crête génitale, on ne reconnaît plus les gonocytes primaires et où il n'y a pas encore de gonocytes secondaires visibles par les techniques histologiques ordinaires. Ce stade critique a été interprété différemment. Les uns (von Berenberg Gossler) en ont déduit que les gonocytes primaires n'ont rien de sexuel, qu'ils ne sont qu'une forme transitoire que peuvent prendre des cellules du mésenchyme et que les seules cellules génitales vraies sont les gonocytes soi-disant secondaires formés par l'épithélium germinatif.

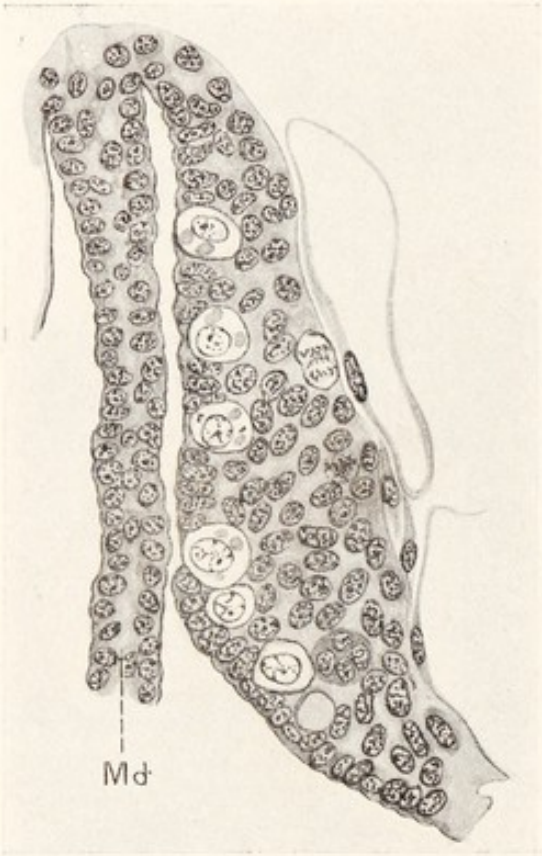


Figure 511. — Embryon de Chrysemys. Coupe de la crête génitale avec l'épithélium germinatif (d'après Dustin). *Md*, mésentère dorsal.

Rubaschkin, au contraire, en s'aidant des méthodes colorant le chondriome, prétend que l'état mitochondrial est spécifique des gonocytes primaires — ce qui est très contesté (Levi, J. Firket) — et que dans l'épithélium germinatif au stade critique, on peut encore les déceler grâce à ce caractère. Pour lui cet épithélium ne joue aucun rôle dans la formation des gonocytes secondaires ; ceux-ci dérivent tous des primaires par simple prolifération.

Ces deux opinions sont exagérées (Dustin, J. Firket, et autres). Que les gonocytes primaires méritent bien ce nom, c'est ce qu'a prouvé J. Firket, en montrant que certains d'entre eux, perdus dans le mésenchyme du mésentère ou de la crête génitale, peuvent y subir les modifications nucléaires préparatoires à la réduction chromatique (stades leptotène et pachytène) avant de dégénérer. Et d'autre part, toute l'organogénèse des glandes génitales démontre que, pendant longtemps, l'épithélium de revêtement des crêtes testiculaire ou ovarienne est une source abondante de gonocytes secondaires. Il y a dans la vie de l'embryon et du jeune individu, non pas une seule, mais bien plusieurs poussées génératrices de spermatogonies et d'oogonies. Les ébauches gonocytaires primaires appartiennent à un système génital larvaire qui dégénère probablement tout entier avant que l'individu qui le portait n'ait atteint la maturité sexuelle.

ORGANOGÉNÈSE DU TESTICULE ET DE L'OVAIRE

La crête génitale, revêtue de son épithélium germinatif reposant sur un stroma de mésenchyme, va donner naissance à l'organe génital définitif mâle ou femelle. Mais avant de se différencier dans l'un des sexes, elle passe par une période d'indifférence plus ou moins longue, mais constante dans tous les groupes.

La crête génitale, qui existe partout sauf chez l'ammocète, est très étendue dans le sens longitudinal : elle n'atteint pas, en avant, l'extrémité antérieure du mesonephros, mais elle dépasse en arrière son extrémité postérieure. Sa constitution n'est pas tout à fait la même partout, en ce sens qu'elle n'est génitale, c'est-à-dire pourvue de gonocytes, que dans sa partie moyenne ; à ses deux bouts elle n'est qu'un plissement de la paroi cœlomique qui s'atténue progressivement : ce sont les parties pré- et post- génitales de la crête. La première n'est pas toujours destinée à s'effacer ou à disparaître par atrophie. Chez la grenouille le corps adipeux, chez le crapaud l'organe de Bidder se forment à ses dépens.

Sa partie génitale proprement dite, la plus étendue d'ailleurs, nous arrêtera seule.

Au fur et à mesure que l'embryon avance en âge, la crête s'épaissit, se renfle, se pédiculise et l'organe auquel elle donne naissance prend la forme d'une masse piriforme à la coupe transversale, appendue par un méso à la voûte de la cavité viscérale, sur le pourtour interne du corps de Wolff ou bien entre lui et l'insertion du mésentère dorsal (fig. 527).

Dans quelques cas, chez la myxine, certains Sélaciens, un grand nombre d'Oiseaux, l'une des deux crêtes s'atrophie et l'organe génital de l'adulte est unilatéral : droit chez myxine et les Sélaciens, gauche chez les Oiseaux.

Cyclostomes. — Après une longue période de latence, pendant laquelle l'organe sexuel reste à l'état impair et médian, les gonocytes prolifèrent, s'entourent d'une gaine de cellules folliculeuses et se différencient en spermatogonies ou en oogonies. Les stades ultérieurs n'ont jamais été bien étudiés ; mais le fait que les œufs et les spermatozoïdes à maturité tombent dans la cavité viscérale, permet de supposer que l'organogénèse du testicule ou de l'ovaire se fait avec un maximum de simplicité.

Téléostéens (Mac Leod, Jungersen, Broek, Felix, etc.). — Ici aussi, l'intérêt embryologique du développement des organes génitaux paraît assez mince, du moins autant qu'on peut en juger par l'état fragmentaire de nos connaissances.

Dans les deux sexes, la crête génitale s'épaissit et se renfle, devient globuleuse, appendue à un méso. L'épithélium germinatif prolifère et de nombreux gonocytes (primaires et surtout secondaires) mélangés de cellules épithéliales indifférentes, s'enfoncent sous forme de traînées dans le stroma conjonctif central ; cette prolifération se localise peu à peu à la surface externe de l'organe.

Dans l'ovaire, ces traînées sont dissociées, par des septa conjonctifs vascu-

larisés, en des nids composés d'oogonies et de cellules épithéliales qui se disposent autour d'elles sous forme de cellules folliculeuses ; le tout continuant à proliférer activement. Au fur et à mesure que le jeune poisson grandit, la surface externe de l'ovaire se reploie en de longs plis qui en accroissent considérablement l'étendue.

A ce moment, ou parfois plus tôt déjà, se constituent les voies d'excrétion des œufs. Chez certaines espèces, le bord libre de l'ovaire se soude à la paroi latérale de la cavité viscérale et sépare ainsi de cette dernière, une sorte de long canal dont les plis de l'organe génital forment la paroi ventrale. Ce canal n'est autre que l'oviducte ; c'est dans sa lumière que tombent les œufs. A son extrémité caudale, il s'ouvre à l'extérieur par un pore dont le mode de formation est encore inconnu. Chez d'autres espèces, l'oviducte se forme différemment ; la face externe, plissée, de l'ovaire, se reploie en gouttière qui se ferme en un canal par soudure de ses lèvres. Ce canal qui occupe naturellement le centre de l'ovaire adulte, s'ouvre aussi à l'extérieur, par un processus qui n'a jamais été bien observé jusqu'ici. Chez les Salmonides enfin, il ne se forme pas d'oviducte; l'ovaire, abondamment plissé longitudinalement, reste libre dans la cavité viscérale où se collectent les œufs quand ils sont mûrs. Un ostium génital les amène à l'extérieur.

Chez le mâle, les premiers processus sont les mêmes ; les nids de gonocytes et de cellules folliculeuses deviennent des logettes ou des acini unis les uns aux autres en une glande composée richement ramifiée et où se fera la spermatogénèse. Elle débouche dans un canal déférent qui s'ouvre à l'extérieur et a probablement la même origine que l'oviducte.

On ne connaît rien encore de l'organogénèse des glandes génitales et de leurs voies d'excrétion chez les Ganoïdes et les Dipneustes. Mais, à en juger par les dispositions réalisés chez l'adulte, elle doit se rapprocher beaucoup de celle des Sélaciens ou des Amphibiens.

Sélaciens, Amphibiens, Amniotes. — Le développement des organes génitaux et de leurs conduits excréteurs est tout autre dans ces groupes que chez les Téléostéens et présente de nombreux traits communs, dont nous donnerons d'abord une idée générale (Voir les travaux relativement récents de Mihalkovicz, Janosik, Cœrt, Skrobansky, H. de Winiwarter, Sainmont, M. Bouin, Wiechmann, B. M. Allen, Kuschakewitch, J. Firket, Swift, Witchi, etc.).

L'épithélium germinatif de la crête génitale, épais, cylindrique, contenant ou ne contenant pas de gonocytes histologiquement différenciés, prolifère par sa face profonde et il se forme ainsi des cordons de cellules conglomérées, qui s'enfoncent dans le stroma mésenchymateux de l'organe.

A partir du moment où ces cordons se sont constitués, la glande sexuelle, indifférente jusque-là, va prendre les caractères d'un testicule ou d'un ovaire.

Chez la femelle, tôt ou tard les cordons génitaux s'atrophient et, si même ils ne le font pas complètement, ils n'interviennent aucunement dans la genèse des oogonies définitives. Chez le mâle, ils se détachent très tôt de l'épithélium germinatif, s'allongent, s'accroissent et deviennent directement

les tubes ou les ampoules séminifères qui constitueront le testicule adulte.

Chez la femelle, après cette première poussée de prolifération abortive, l'épithélium germinatif en subit une seconde. Les cordons sexuels qui en résultent (tubes de Pflueger des Mammifères) seront la source des oogonies définitives et de leurs cellules folliculeuses. Cette seconde poussée peut même être, chez les Mammifères, suivie d'une troisième (de Winiwarter).

On a conclu de ces faits (Kuschakewitch et d'autres), que les spermatogonies et les oogonies définitives représentent deux étapes différentes dans la production des éléments sexuels. Mais cela n'est pas tout à fait exact, car il est démontré que, bien qu'il n'y ait qu'une seule génération de cordons génitaux mâles, les premières spermatogonies qui y apparaissent dégénèrent en totalité après une tentative abortive de différenciation en spermatocytes (préspermatogénèse de Prenant) et qu'elles sont remplacées, dans les mêmes tubes, par une seconde génération spermatogoniale, qui est définitive. La différence, à ce point de vue, entre le testicule et l'ovaire est donc plus apparente que réelle.

A peu près en même temps que les cordons génitaux se sont formés, il apparaît d'autres tractus épithéliaux dans le voisinage du hile de l'organe. Ils naissent comme des excroissances ou des évaginations, soit de la paroi de certains corpuscules de Malpighi du mesonephros (fig. 520), soit de l'épithélium du tube urinaire, non loin de son néphrostome. Souvent, ils se forment dans le mésenchyme, par condensation des cellules de ce tissu, et ne se mettent que secondairement en continuité avec l'épithélium malpighien (Wiechmann, J. Firket et d'autres). Ce sont les tractus urogénitaux (connexions urogénitales de la plupart des auteurs).

Chez la femelle des Amniotes, ces tractus se détachent du mesonephros quand celui-ci commence à s'atrophier et, s'anastomosant entre eux en un système lacunaire, constituent le rete ovarii qui se trouve dans tous les ovaires.

Chez le mâle, ils forment également dans le hile du testicule un réseau de canaux épithéliaux, d'où partiront de courtes branches bientôt unies aux tubes séminifères. Ce système devient, chez les Mammifères, le réseau de Haller avec ses tubes droits. Mais il reste en continuité avec le mesonephros et quand, dans ce dernier, les corpuscules de Malpighi dégénèrent, ceux des tubes séminifères qui sont en connexion avec le réseau de Haller persistent et, sous la forme de canaux efférents de l'épididyme, mettent les tubes séminifères en rapport avec l'uretère primaire. Par le fait même, ce dernier est devenu le véhicule du sperme et doit prendre le nom de canal déférent.

Ainsi donc le testicule, pour déverser ses produits à l'extérieur, emprunte la voie du mesonephros, par le détour des tractus urogénitaux.

L'oviducte, lui, a une tout autre origine et une tout autre signification. Il est représenté, chez l'embryon, par un long canal ouvert dans le cœlome par une de ses extrémités et que l'on appelle le canal de Müller. Son développement a fait l'objet d'assez nombreuses discussions.

L'ancienne opinion de Balfour, qui le faisait provenir d'un dédoublement

du canal de Wolff (uretère primaire) est aujourd'hui abandonnée (1). Partout où elle a été bien étudiée dans ces derniers temps (Sélaciens, Amphibiens, Amniotes) l'ébauche de l'oviducte apparaît d'abord dans la région pronéphritique et s'étend de là, rapidement, dans le sens cranio-caudal.

Dans son état achevé, le canal de Muller est un long tube épithélial, pourvu à son extrémité antérieure d'un large entonnoir (ostium) ouvert dans la cavité viscérale et qui se dirige vers l'arrière, d'abord appendu à une sorte de méso, puis ensuite courant à côté du canal de Wolff tout le long du mesonephros. Il finit par déboucher dans le cloaque, soit directement, soit par l'intermédiaire d'un court tronc commun avec le canal de Wolff.

En ce qui concerne son développement, il est actuellement bien démontré

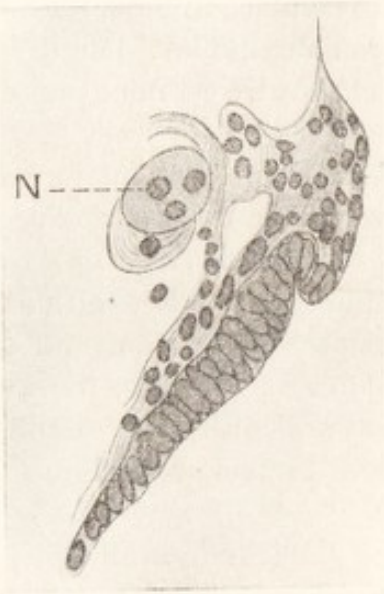


Figure 512. — Embryon d'Amblystoma. Formation de l'entonnoir du canal de Muller (d'après Hall). *N*, tube pronéphritique en dégénérescence.

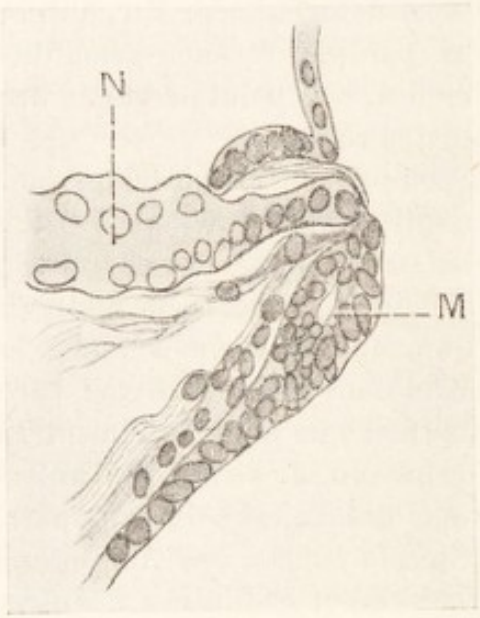


Figure 513. — Embryon d'Amblystoma. Formation du canal de Muller *M*. *N*, tube pronéphritique en dégénérescence (d'après Hall).

que chez les Sélaciens (Van Wijhe, Rückert, C. Rabl, Borcea) et les Amphibiens (Hall, H. Rabl) l'entonnoir cœlomique emprunte, pour se constituer, l'épithélium des néphrostomes pronéphritiques (fig. 512, 513). Chez les Sélaciens, notamment, il paraît incontestable que lors de l'atrophie des canalicules urinaires du pronephros et de la partie correspondante de l'uretère primaire, les orifices néphrostomiaux persistent plus longtemps. Ces orifices ne sont plus alors que des dépressions de l'épithélium cœlomique à la voûte de la cavité viscérale, tapissées de hautes cellules cylindriques. Dans la suite, ils se comportent différemment selon les espèces et peut-être même selon les individus (2). Tous peuvent disparaître sauf un qui devient l'ostium abdominal du canal de Muller ; ou bien deux d'entre eux — les moyens

(1) Sauf peut-être par Borcea, dont la description manque de clarté.

(2) C'est probablement à cela que sont dues les divergences entre les auteurs qui ont étudié cette question (Van Wijhe, Rückert, C. Rabl).

— confluent pour constituer cet ostium ; ou bien encore celui-ci résulte du fusionnement de tous en un large orifice unique. L'ostium n'est lui-même naturellement, au début, qu'une dépression en cul-de-sac ; le fond de ce cul-de-sac s'accroît alors d'avant en arrière par une sorte de bourgeonnement, exactement comme l'a fait, à des stades plus reculés, l'uretère primaire ; et le cordon, puis le tube qui en provient, aboutissent finalement au cloaque.

Chez les Amphibiens (Brauer, Hall, H. Rabl) et les Amniotes (Wiechmann, H. Rabl, de Winiwarter), la formation et surtout l'accroissement du canal de Muller se font un peu autrement que chez les Sélaciens.

L'ostium utilise aussi l'épithélium des néphrostomes pronéphritiques ou plus simplement (Mammifères et Oiseaux) du cœlome de la région pronéphritique, mais le canal ne pousse par bout libre qu'à son extrémité terminale. En effet, sur le prolongement de l'ostium, l'épithélium cœlomique s'épaissit suivant une bande longuement étendue dans le sens cranio-caudal. Cette bande s'invagine en gouttière dans le mésenchyme sous-jacent, puis les lèvres de la gouttière se referment, la transformant en un tube bien isolé. L'extrémité caudale de ce tube n'a plus alors qu'à rejoindre le cloaque et elle le fait par bourgeonnement et prolifération de ses éléments, comme chez les Sélaciens (Tourneux, Soulié, de Winiwarter, etc.).

Tous les détails de ce développement du canal de Muller ne peuvent pas encore être considérés comme définitivement établis. *A fortiori* doit-on être réservé sur les conclusions d'ordre phylogénétique que l'on en a tirées (Wiechmann). L'origine pronéphritique de l'ostium n'étant plus douteuse, on a voulu voir dans la plaque cœlomique épaissie d'où provient la portion antérieure du canal lui-même, le représentant d'une série de néphrostomes pronéphritiques rudimentaires et abortifs. L'hypothèse n'a rien d'invraisemblable, mais dans l'état actuel de nos connaissances, elle reste une hypothèse qui attend encore la sanction des faits.

La donnée essentielle et vraiment importante qui se dégage de tous ces travaux, est que le canal de Muller est un produit de l'involution du pronephros ; c'est cela qui lui donne tout son intérêt au point de vue de l'embryologie générale, car on comprend alors la raison d'être de la réapparition du pronephros, organe vestigiaire qui, chez les Mammifères au moins, ne fonctionne en tant que rein à aucun moment de son évolution. On comprend aussi qu'un canal de Muller se forme dans les deux sexes ; chez le mâle il est rudimentaire et vite atrophié, mais la loi morphogénétique d'où il tire son origine n'en exerce pas moins ses effets.

PRÉCISIONS ET CONCLUSIONS

Telle est, en un bref résumé, l'histoire de l'évolution des organes génitaux des Vertébrés supérieurs, telle qu'elle résulte des travaux récents. Longtemps elle fut confuse et peu intelligible ; longtemps on a confondu les cordons sexuels et les tractus urogénitaux et c'est spécialement à Janosik et à

Mihalkowicz que l'on doit les premières descriptions exactes et les premières notions claires sur la signification des faits.

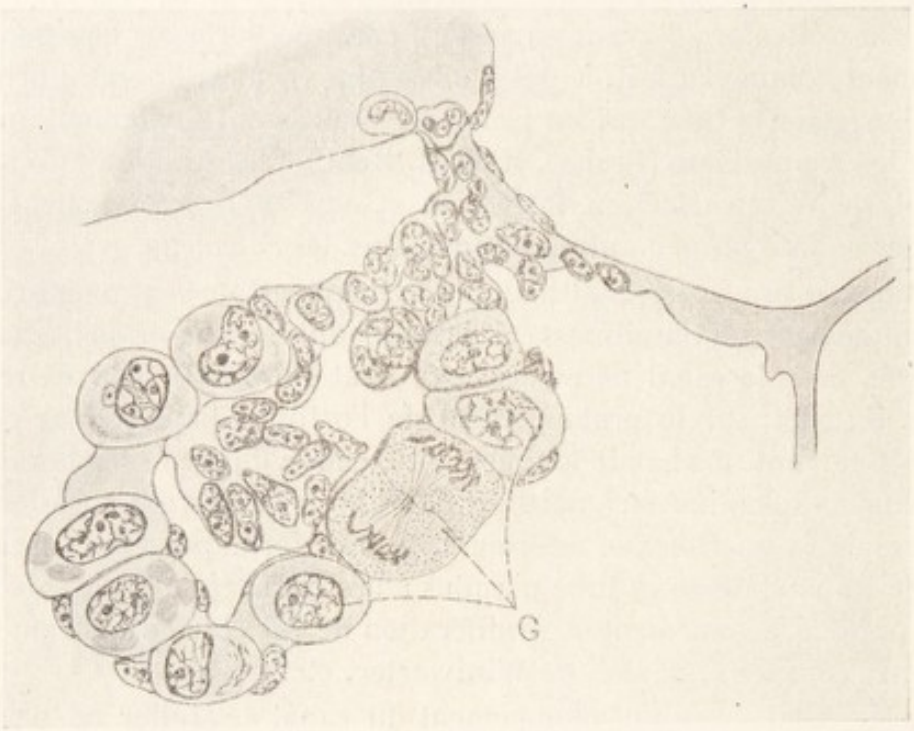


Figure 514. — Embryon de Rana temporaria. Coupe transversale de la crête génitale (d'après M. Bouin). *G*, gonocytes.

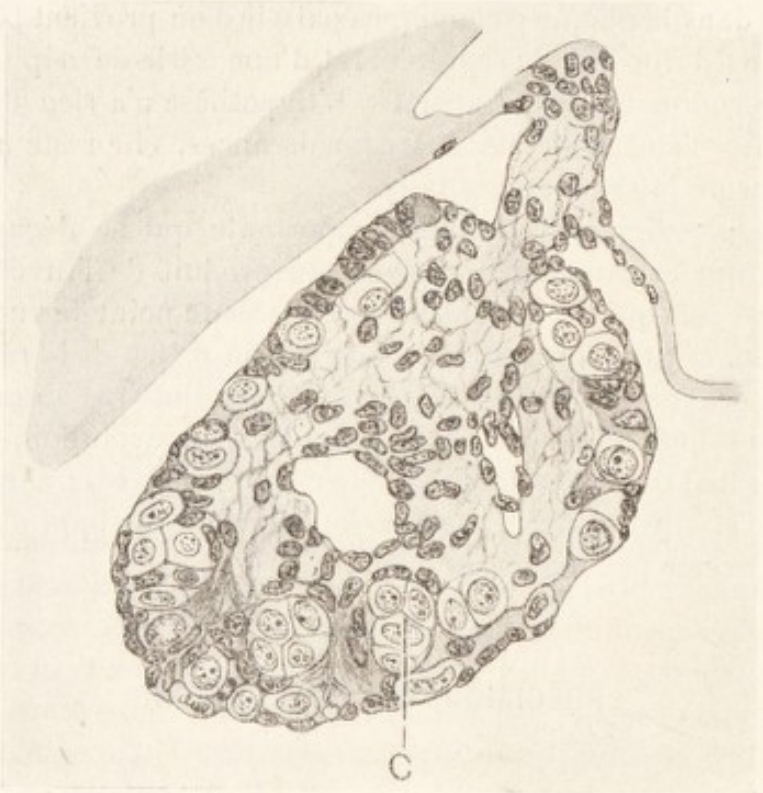


Figure 515. — Embryon de Rana temporaria. Coupe d'un jeune ovaire (d'après Bouin). *C*, cordons génitaux.

Mais cet exposé général ne peut suffire et nous devons maintenant le com-

pléter en y ajoutant quelques précisions et en indiquant les points encore douteux qui devront faire l'objet de nouvelles recherches.

La crête germinative est constituée partout de façon sensiblement identique (fig. 511, 514). Sur un stroma de mésenchyme repose l'épithélium, parsemé de gonocytes primaires encore reconnaissables à leur structure, mélangés à des gonocytes secondaires (fig. 514) en voie de prolifération, ou encore (Mammifères, Oiseaux) d'apparence homogène parce que gonocytes primaires et secondaires ont pris le même aspect (Voir plus haut).



Figure 516. — Embryon de chat. Coupe de la crête génitale (d'après Sainmont). *E*, épithélium germinatif et cordons génitaux.

Cet épithélium et le mésenchyme sous-jacent s'accroissent et augmentent progressivement le volume de l'organe. Mais les mitoses épithéliales ne sont pas seulement destinées à produire une extension en surface de l'épithélium (fig. 514). A un moment donné, la face profonde de l'épithélium bourgeonne, soit de façon discrète (Mihalkowicz), soit sous forme de boyaux plus ou moins épais et étendus (fig. 515 et 516). Dans les deux cas d'ailleurs le résultat final est le même : des cordons de cellules agglomérées s'enfoncent dans le mésenchyme (cordons sexuels ou génitaux). On les a clairement vus et décrits chez les Amphibiens (Comparer fig. 514 et 515) (M. Bouin, Dustin, Kuschakewitch, Witchi), et chez les Amniotes (fig. 516) (Janosik, Mihalkowicz, de Winiwarter et Sainmont, Allen, Firket, Swift et d'autres).

Or ces cordons n'ont pas exactement la même constitution dans les deux sexes, ainsi que nous l'avons déjà dit plus haut. Dans le sexe mâle, ils entraînent avec eux tous les gonocytes primitivement situés dans l'épithélium et ne laissent comme revêtement du testicule qu'une couche de cellules cylindriques indifférentes (fig. 517). Bientôt d'ailleurs toute connexion entre l'épithélium et les cordons s'interrompt par l'interposition d'une couche de mésenchyme, qui deviendra la tunique albuginée.

Dans l'ovaire, chez tous les Vertébrés à partir des Amphibiens (1), les cordons, généralement appelés cordons médullaires, laissent au contraire dans l'épithélium germinatif un nombre plus ou moins grand de gonocytes (fig. 515 et 518), qui vont continuer à proliférer et ne seront utilisés que plus tard. Nombreux, volumineux, richement ramifiés et anastomosés (fig. 518), ils passeront d'abord par une période d'évolution progressive, pendant laquelle les oogonies, après s'être multipliées, iront jusqu'au stade d'oocytes et en montreront les figures nucléaires caractéristiques. Cette période est plus ou moins longue suivant les groupes : chez les Mammifères elle peut durer jusqu'à ce qu'il se forme de petits follicules de de Graaf dont l'oocyte s'entoure d'une couche régulière de cellules folliculeuses ; chez les Amphibiens et les Sauropsidiens, elle se termine notablement plus tôt.

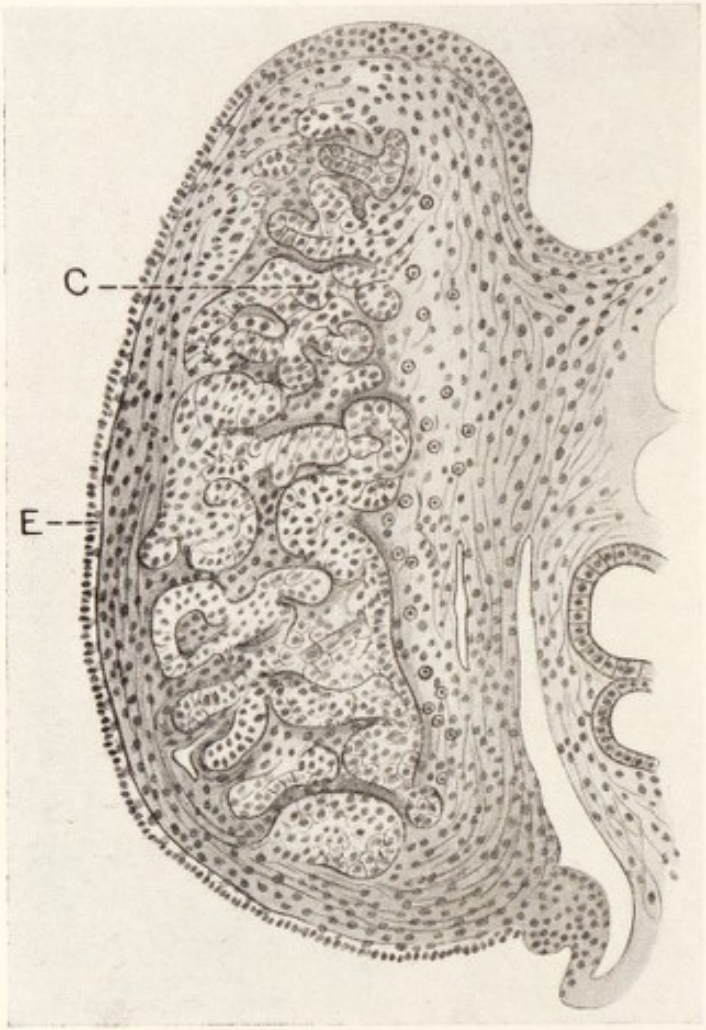


Figure 517. — Embryon de chat. Coupe de l'ébauche du testicule (d'après Sainmont). *E*, épithélium germinatif ; *C*, cordons génitaux.

Toujours, à un moment donné, des gouttelettes de graisse apparaissent dans les cellules (Loisel, de Winiwarter), puis les oocytes dégénèrent et les cordons se transforment en un système réticulé de travées épithéliales creusé de cavités irrégulières, parfois très vastes (Oiseaux), mais qui finit aussi par s'atrophier. Il est possible qu'un certain nombre des cellules qui le composaient se perdent dans le mésenchyme et participent à la formation de la glande interstitielle.

Cette évolution progressive puis régressive des cordons médullaires, se fait lentement ; elle ne s'achève chez les Amniotes qu'après la naissance et sur ces entrefaites, bien d'autres complications sont survenues.

L'épithélium ovarien — resté à l'état d'épithélium germinatif — a subi

(1) Le développement de l'ovaire des Sélaciens attend de nouvelles recherches. Les travaux dont il a été l'objet sont anciens et il est difficile d'en faire cadrer les résultats avec les idées actuelles.

une nouvelle poussée de prolifération dont le résultat est la production d'une nouvelle série de cordons (fig. 519) qui, dans l'embryologie des Mammifères portent le nom de tubes de Pflueger Ceux-ci entraînent avec eux, dans l'immense majorité des cas tout au moins, tous les gonocytes de l'épithélium et sont par conséquent définitifs : ils seront la réserve d'oogonies et de cellules folliculeuses qui achèveront de mûrir pendant la vie sexuelle de l'organisme.

Enfin, chez les Mammifères, à cette seconde poussée en succède une troisième (fig. 519), beaucoup plus tardive, et qui chez la plupart d'entre eux (chienne, chatte, lapine, femme, etc), sont de simples culs-de-sac épithéliaux dépourvus, semble-t-il, de tout pouvoir de différenciation. Pourtant il y a des exceptions : chez les Chéiroptères adultes, on trouve encore par places, dans l'épithélium de revêtement de l'ovaire, des cellules volumineuses et claires qui ressemblent à des oogonies (Ed. van Beneden). Chez un Lémurien, Galago mossambicus, P. Gérard a décrit tout récemment, dans l'ovaire adulte, une abondante production d'oocytes à tous les stades de la période de petit accroissement, dans ces bourgeons tertiaires. Cette observation est très intéressante, parce qu'elle démontre que la réserve gonocytaire de l'épithélium germinatif peut ne pas être épuisée par la genèse des cordons de Pflueger et que les invaginations épithéliales tertiaires, loin d'être des plissements de croissance sans importance morphologique, sont une manifestation normale de l'organogénèse de l'ovaire, généralement mais pas forcément abortive.

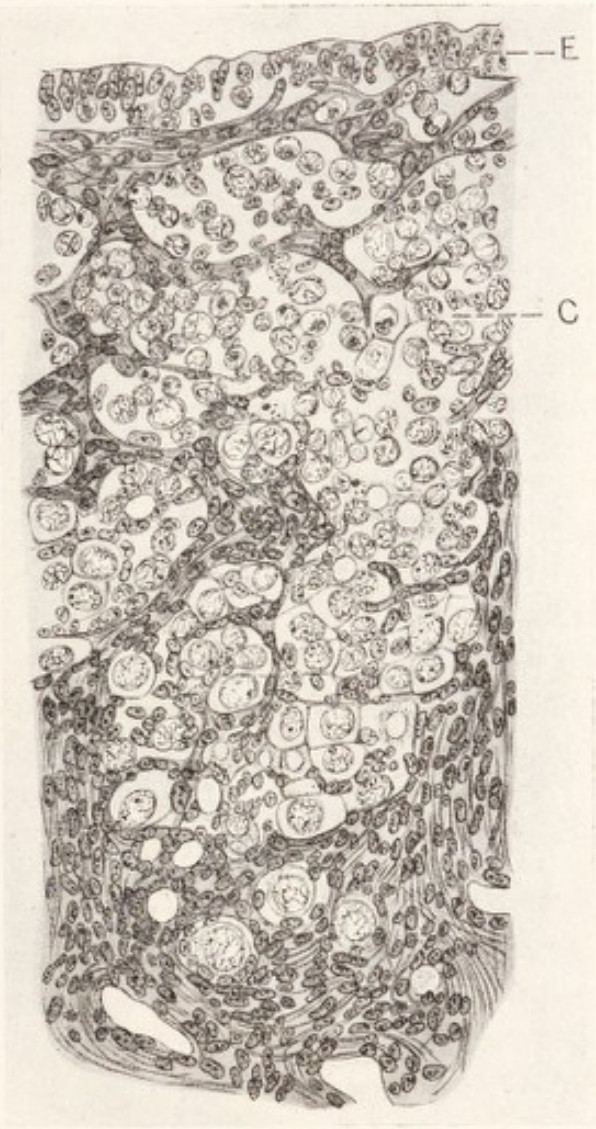


Figure 518. — Ovaire de lapin 10 jours après la naissance (d'après de Winiwarter) *E*, épithélium germinatif ; *C*, cordons génitaux.

Si, tous ces faits étant connus, on compare le développement du testicule à celui de l'ovaire, la conclusion s'impose que les cordons génitaux mâles, ébauches des tubes séminifères définitifs, sont homologues, non pas seulement aux cordons médullaires de l'ovaire, mais bien aux trois poussées successives de prolifération de l'épithélium germinatif qui se succèdent dans la

glande femelle (cordons médullaires, tubes de Pflueger, invaginations épithéliales). Ce qui se fait par échelons chez la femelle, se produit en une fois chez le mâle et là est toute la différence, au point de vue embryologique, entre les deux sexes. Une preuve encore de l'homologie qui vient d'être établie est que, dans les cordon sexuels mâles, il se produit une poussée abortive de spermatogénèse (Prenant, confirmé par de nombreux auteurs), tout comme dans les cordons médullaires femelles, les oogonies ne dégénèrent qu'après avoir franchi plusieurs des stades de la période d'accroissement.

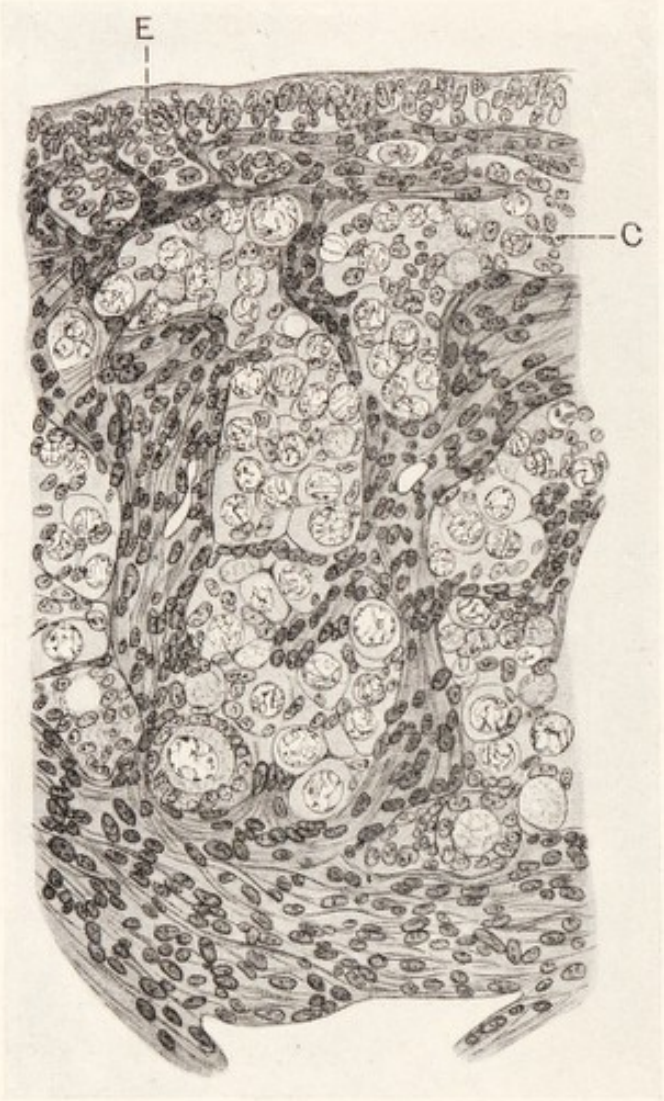


Figure 519. — Ovaire de lapin 18 jours après la naissance (d'après de Winiwarter). *E*, épithélium germinatif et invaginations épithéliales ; *C*, tubes de Pflueger.

Signification de la période d'indifférence sexuelle. — Au début de ce paragraphe, il a été parlé de période d'indifférence sexuelle ou de glande sexuelle indifférente. D'après ce que l'on sait actuellement sur les causes déterminantes du sexe, il est probable que cette expression est incorrecte, ou plutôt signifie simplement qu'à de tout jeunes stades, le testicule et l'ovaire ont la même structure et que le microscope est impuissant à les reconnaître l'un de l'autre.

Pourtant, il convient de rester encore sur une certaine réserve, car on a fait récemment, sur le développement des glandes génitales des Amphibiens anoures, des observations très intéressantes mais aussi fort troublantes (R. Hertwig, Kuschakewitch, Witchi). Il semble bien qu'il y ait vraiment, chez la grenouille, un stade d'indifférence sexuelle ou d'hermaphrodisme latent. L'ébauche génitale, dans les conditions normales, commence toujours son évolution comme si elle devait devenir un ovaire et le testicule n'est en réalité qu'un ovaire transformé. Ce n'est que dans certaines conditions spéciales et que l'expérimentation peut reproduire (surmaturation des œufs, élevage dans des conditions anormales de température), que le stade femelle peut être sauté et que la crête germinative peut devenir directement un tes-

ticule. Le sexe de la jeune grenouille est donc déterminé par des circonstances contingentes, peut-être même par de simples conditions extérieures.

On ignore encore le déterminisme de ce changement de la sexualité. Siège-t-il dans l'organe lui-même (Witchi) ou en dehors de lui ? On ne peut émettre à ce sujet que des hypothèses et la seule conclusion à tirer de ces faits est que le problème de la sexualité réserve encore bien des surprises à ceux qui en feront l'étude par l'observation et l'expérience.

TRACTUS UROGÉNITAUX. FORMATION DES VOIES D'EXCRÉTION DU SPERME. INVOLUTION DE LA PARTIE GÉNITALE DU MESONEPHROS

Nous avons vu dans le chapitre précédent que chez les Sélaciens, les Amphibiens et les Amniotes, le mesonephros se compose d'une partie antérieure, simple et ne contenant guère que des tubes primaires, et d'une partie postérieure plus complexe, issue de plusieurs générations d'éléments rénaux. C'est de la partie antérieure seule (portion sexuelle du mesonephros) que procèdent les tractus urogénitaux.

Chez les Sélaciens, malgré les recherches récentes de Borcea, le développement et la destinée de ces tractus sont encore obscurs, surtout dans le sexe femelle. On sait depuis longtemps que les premiers segments mésonéphritiques s'atrophient dans les deux sexes, mais que le nombre en est plus grand chez la femelle que chez le mâle. Chez ce dernier les tubes, en nombre variable suivant les espèces, qui suivent immédiatement le dernier dégénéré, perdent leur néphrostome par oblitération de ses lèvres et leurs canaux néphrostomiaux engagent dans le hile du testicule leur extrémité libre. Celles-ci s'anastomosent entre elles en un canal longitudinal, ou plutôt en un système de lacunes (canal externe du mesonephros de Felix) d'où partent des bourgeons épithéliaux qui se creusent et s'unissent aux ampoules séminifères auxquelles ils servent de canaux excréteurs. Les voies d'élimination du sperme se complètent par l'atrophie des corpuscules de Malpighi dans toute la portion sexuelle du mesonephros qui se trouve, grâce à cette évolution, transformée en un véritable épididyme, en même temps que la partie antérieure du canal de Wolff devient un canal déférent.

Chez les Amphibiens aussi, nos connaissances sur les tractus uro-génitaux et leur destinée sont encore incomplètes.

Au début, ils apparaissent identiques dans les deux sexes. Les néphrostomes de la région sexuelle du mesonephros ne se sont, en général, jamais ouverts ; il n'y a donc pas, là, de canaux néphrostomiaux.

A un moment donné on voit apparaître, entre les corpuscules de Malpighi et l'ébauche génitale, des tractus formés de cellules tassées les unes sur les autres (Bouin, Kuschakewitch), qui s'unissent bientôt aux capsules de ces corpuscules par une de leurs extrémités, tandis que par l'autre ils s'anastomosent en réseau. Leur nombre varie selon les genres et même les espèces.

L'époque précoce d'apparition de ces tractus urogénitaux, leur proximité des cordons sexuels, font qu'on les a souvent confondus avec ces derniers et

que certains auteurs ont pu croire qu'ils appartenaient à une seule et même formation (Voir sur ce point les travaux anciens de Fürbringer, Spengel, Hoffmann, et les études plus récentes de M. Bouin et de Kuschakewitch).

Jusqu'à ce stade il n'y a pas de différence entre les deux sexes, mais plus tard il n'en est plus ainsi. Chez la femelle, les tractus se détachent des corpuscules de Malpighi et se placent, isolés de toutes parts, dans le hile de l'ovaire. Il se creusent de cavités et persistent ainsi sans fonction apparente jusque chez l'adulte (poches ovariques de Kuschakewitch).

Chez le mâle, les tractus conservent leurs connexions avec le mesonephros, leurs cellules s'orientent en un épithélium délimitant une cavité tubulaire et ils se transforment ainsi en une série de tubes s'ouvrant en dehors dans un canalicule mésonéphritique, au contact d'un corpuscule de Malpighi en voie d'atrophie et confluant en dedans en un réseau de cavités (*rete testis*). De ce réseau partent alors de petits tubes droits qui viennent se mettre en rapport avec les tubes séminifères.

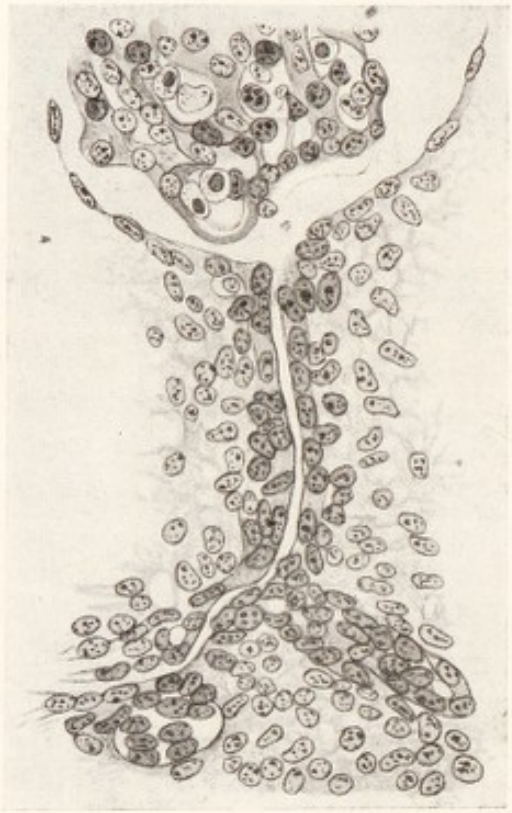


Figure 520. — Embryon de chat. Tractus urogénital partant d'un corpuscule de Malpighi (d'après Sainmont).

Comme chez les Sélaciens, la portion sexuelle du corps de Wolff devient un véritable appareil excréteur du testicule, une sorte d'épididyme. La partie correspondante du canal de Wolff est, par le fait même, un canal déférent ; cette partie, plus tard, se séparera par étranglement du reste de l'uretère primaire et viendra isolément s'ouvrir dans le cloaque.

Chez les Amniotes enfin, le développement et la destinée des tractus urogénitaux sont très semblables à ceux qui viennent d'être décrits, mais ils sont beaucoup plus solidement établis, grâce surtout aux recherches récentes de Winiwarter, de Sainmont, de Wichmann, de J. Firket et de Swift.

Les tractus sont très précoces chez les Oiseaux et les Reptiles, plus tardifs chez les Mammifères. Ils se forment soit comme des bourgeons de la capsule d'un certain nombre (10 à 15) de corpuscules de Malpighi (Sainmont), soit comme des travées de mésenchyme condensé bientôt mises en continuité avec ces corpuscules (Wichmann, J. Firket).

Ils se creusent rapidement d'une lumière (fig. 520) et s'anastomosent entre eux en réseau dans le hile de l'ébauche testiculaire ou ovarienne (fig. 521).

Chez la femelle, après s'être séparés du corps de Wolff, ils forment ce système de cavités épithéliales persistant jusque chez l'adulte, connu sous le

nom de rete ovarii et dont Tourneux a depuis longtemps établi l'homologie avec le réseau de Haller du testicule.

Dans le sexe mâle, après l'atrophie des corpuscules de Malpighi correspondants, les tractus urogénitaux deviennent le réseau de Haller, d'où partent d'une part les tubes droits aboutissant aux canaux séminifères et d'autre part les vaisseaux efférents de la tête de l'épididyme, formés aux dépens des tubes urinaires mésonéphritiques de la portion sexuelle du corps de Wolff. A partir de ce moment, l'uretère primaire prend le nom de canal de l'épididyme dans sa partie craniale, de canal déférent dans le reste de son étendue.

Après ce qui vient d'être dit, il semble qu'il soit assez aisé de dégager la signification des tractus urogénitaux des Amphibiens et des Amniotes. Chez les Sélaciens, en effet, ils ne sont autre chose, en fait, que les canaux néphrostomiaux dont l'orifice péritonéal s'est oblitéré. Chez les Amphibiens, il n'y a plus de néphrostomes dans la portion sexuelle du mesonephros et il n'y en a dans aucune partie de l'organe chez les Amniotes. Que chez les Vertébrés terrestres les tractus urogénitaux prennent naissance sur place aux dépens du mésenchyme qui entoure le mesonephros, ou qu'ils procèdent par bourgeonnement de l'épithélium du corpuscule de Malpighi, ils n'en dérivent pas moins, dans les deux cas, du tissu mésonéphrogène issu de la prolifération de la pièce intermédiaire des somites (Wichmann, J. Firket). Dès lors leur homologie avec les canaux néphrostomiaux des Sélaciens, dont ils sont une réapparition en vue de la fonction qu'ils vont exercer, devient évidente.

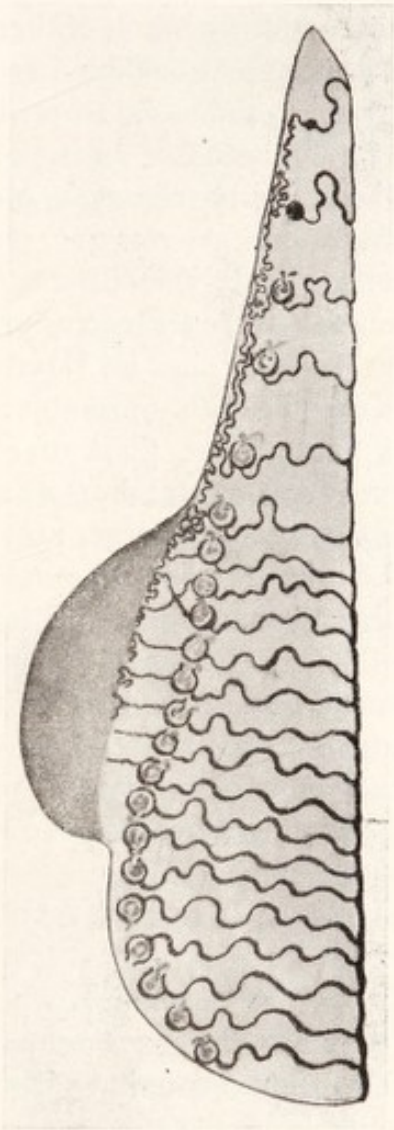


Figure 521. — Schéma des connexions du mésonéphros et de l'organe génital (d'après Sainmont).

Peut-on conclure de ces faits que, primitivement, les gonades siégeaient en regard des néphrostomes mésonéphritiques et éliminaient par eux les cellules sexuelles ? On serait tenté de le faire si l'on s'en tenait aux données de l'embryologie des Amphibiens et des Amniotes. Mais il ne faut pas perdre de vue que, chez les Cyclostomes et chez les Téléostéens, l'expulsion des œufs et des spermatozoïdes se fait par un processus bien plus simple : c'est le cœlome lui-même qui, en tout ou en partie, devient le spermiducte ou l'oviducte et ceux-ci s'ouvrent à l'extérieur par un simple pore qui n'a rien à voir ni avec le mesonephros ni avec son uretère.

La fonction génitale des néphrostomes peut très bien avoir été acquise

secondairement par le simple fait de l'oblitération, pour une cause quelconque, des pores abdominaux. On s'expliquerait ainsi l'existence des tractus urogénitaux dans les deux sexes et leur évolution complète dans le sexe mâle seulement ; et en appliquant aux néphrostomes pronéphritiques le même raisonnement qu'à ceux du mesonephros, on pourrait comprendre, sans grand effort d'imagination, la formation d'un canal de Muller chez le mâle comme chez la femelle et sa persistance chez cette dernière seulement. Tractus urogénitaux et canaux de Muller reconnaîtraient ainsi, comme origine phylogénétique, une utilisation par les organes génitaux des voies d'excrétion de l'urine, et en conséquence, la localisation de la fonction urinaire dans une partie plus caudale du tronc.

Derniers vestiges du mesonephros. Destinée du canal de Muller. — Nous venons de voir que, chez le mâle, la portion sexuelle du mesonephros devient l'épididyme. Chez la femelle, les tubes urinaires qui se sont trouvés en connexion avec les tractus urogénitaux, persistent après que ces derniers s'en sont isolés et chez les Mammifères en tout cas, il en reste encore des vestiges chez l'adulte. Ensemble ils forment l'epoophoron (Waldeyer), bien connu des anatomistes. C'est un complexe d'une dizaine de tubes plus ou moins flexueux s'ouvrant dans un canal collecteur commun ; il siège chez la femme dans le ligament large, près du hile de l'ovaire.

La portion urinaire, après une assez large période d'activité fonctionnelle (Jacqué), s'atrophie dans les deux sexes par dégénérescence, à l'exception de l'uretère primaire qui devient chez le mâle le canal déférent. De ce volumineux organe, il ne reste rien ou seulement de minimes vestiges. On les connaît bien dans l'espèce humaine. Chez l'homme, c'est le paradidyme, amas de petites vésicules épithéliales siégeant un peu au-dessus de la tête de l'épididyme. Chez la femme, une formation analogue existe le long de la trompe utérine ; on lui a donné le nom de paroophoron (Waldeyer) ; sa persistance chez l'adulte est douteuse. De plus, les extrémités terminales des canaux de Wolff peuvent se retrouver sur les côtés du vagin dans lequel elles peuvent encore déboucher (vache, truie) ; ce sont les tubes de Gartner. Leur présence est une anomalie chez la femme.

Quant aux canaux de Muller, ils s'atrophient chez le mâle et il n'en reste que de faibles traces. On les connaît chez l'homme sous le nom d'hydatide sessile et d'utérus masculin. La première, qui dérive de l'ostium, est un petit repli frangé placé sur le testicule, tout près de la tête de l'épididyme. Le second est un petit cul-de-sac situé au sommet du veru montanum de la prostate. Il provient de l'extrémité distale des canaux de Muller, et est l'équivalent morphologique du vagin.

Chez la femelle, les canaux de Muller sont des organes définitifs qui fonctionnent comme oviductes et éventuellement comme utérus et comme vagin.

Chez les Sélaciens les deux ostiums se rapprochent l'un de l'autre dans le plan médian et finissent par se confondre en un large entonnoir unique.

A leur extrémité caudale, les canaux de Muller s'ouvrent dans le cloaque ; les transformations qu'ils subissent là varient suivant les groupes et les

genres ; on les trouvera décrites dans les traités de zoologie et d'anatomie comparée.

Nous nous bornerons à dire que, chez la femme, les parties terminales de ces canaux s'unissent, vers le 5e mois, en un canal utéro-vaginal commun (Tourneux), aux dépens duquel se différencieront la totalité de l'utérus et du vagin.

Le pavillon de la trompe porte souvent des appendices en forme de vésicules ou de petites franges aberrantes, qui dérivent de l'épithélium pronéphritique. On trouve des formations semblables dans les ligaments larges ; ils proviennent de parties non utilisées de la plaque d'épithélium cœlomique épaissi d'où la partie antérieure du canal de Muller tire son origine (Wichmann).

DÉVELOPPEMENT DES ORGANES INTERRÉNAUX ET DE LA PORTION CORTICALE DES CAPSULES SURRÉNALES

Dans un chapitre précédent (L. II, Ch. II), nous avons exposé le développement du système nerveux sympathique et retracé l'origine et l'évolution de ses deux composants : nerveux et phaéochrome. Nous avons dit alors que le système phaéochrome composait à lui seul les organes surrénaux des Sélaciens, mais qu'il s'associait, par une sorte de symbiose, à d'autres organites, issus de proliférations localisées de l'épithélium cœlomique et désignés sous le nom générique d'organes interrénaux. Le complexe formé chez les Vertébrés supérieurs par cette association de deux tissus de valeur morphologique différente, constitue ce que l'on appelle habituellement le système surrénal, appliquant ainsi à un ensemble quelque peu disparate par sa répartition topographique, un terme tiré de l'anatomie régionale des Mammifères.

Ce système, dont la physiologie est obscure et remise tout entière en question par les recherches récentes de Gley et Quinquaud, appartient histologiquement au type des glandes endocrines, tant par sa portion phaéochrome que par sa partie interrénale (corticale chez les Mammifères). Son importance, au point de vue biologique aussi bien que morphologique, est suffisante pour que nous en exposions la genèse avec quelque détail.

Chez les Cyclostomes, la symbiose phaéochrome — interrénale est incomplète ; les deux sortes d'éléments ont une répartition diffuse ; les cellules interrénales, dont l'origine aux dépens de l'épithélium cœlomique n'est pas douteuse (Poll), sont, comme les phaéochromes, disposées en traînées le long des parois vasculaires.

Chez les Sélaciens (Balfour, Van Wijhe, C. Rabl, Poll), cellules phaéochromes et interrénales restent groupées en amas bien séparés et indépendants les uns des autres. Les premières forment les organes surrénaux de Balfour ; situés sur la face dorsale du mesonephros, ces organes restent toute la vie en rapport intime avec la partie nerveuse du grand sympathique

(V. fig. 438). Les secondes existent à des stades très jeunes, sont même plus précoces que le mesonephros, et naissent de proliférations de l'épithélium cœlomique se produisant de chaque côté de la racine du mésentère ; elles se disposent aussi en amas agglomérés, juxtaposés dans le plan médian entre les deux reins, d'où le nom d'organes interrénaux qu'on leur a donné.

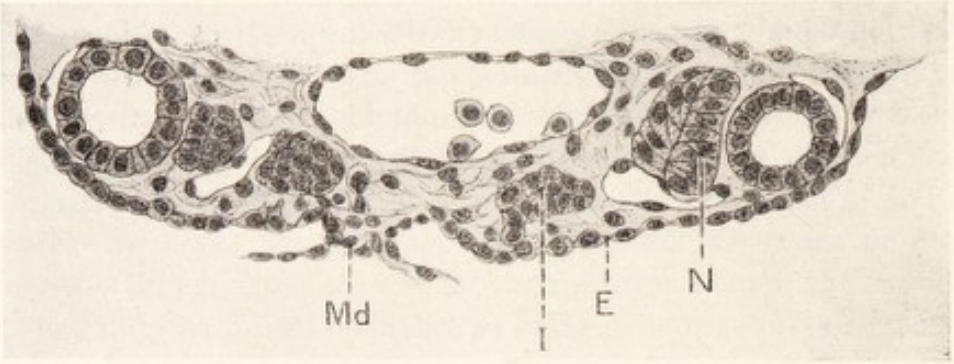


Figure 522. — Embryon d'Hypogeophis. *E*, épithélium cœlomique ; *I*, nodules interrénaux ; *Md*, mésentère dorsal ; *N*, néphrotomes mésonéphritiques (d'après Brauer).

Ces amas, bien qu'espacés les uns des autres, ne sont nullement métamériques, ni dans leur état parfait, ni dans leur ébauche (Balfour, C. Rabl). Topographiquement, ils siègent le long de la partie caudale du mesonephros.

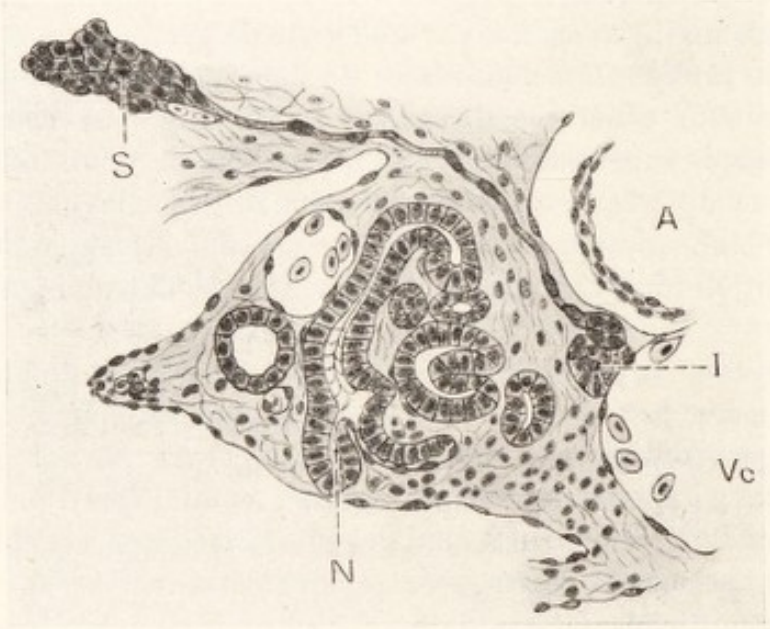


Figure 523. — Embryon d'Hypogeophis. *A*, aorte ; *I*, organe interrénal ; *N*, mésonéphros ; *S*, ganglion sympathique ; *Vc*, veine cardinale.

Chez les Téléostéens (et probablement chez les Ganoïdes) du tissu phaéochrome est disséminé le long des veines cardinales et rénales (Giacomini). Le système interrénal est, d'autre part, représenté par les organes de Stannius, dont on connaît assez mal l'origine. Peut-être (Swaen et Brachet ; voir page 516), procèdent-ils par bourgeonnement de la paroi de l'uretère primaire. Chez les Lophobranches, Huot a observé ce bourgeonnement dans la paroi

de l'uretère voisine du cloaque et la transformation des bourgeons en organes de Stannius, mais le fait a été contesté par Srdinko pour qui l'épithélium cœlomique interviendrait seul. Cette question reste donc sans solution jusqu'ici et attend de nouvelles recherches.

D'autre part, les corpuscules de Stannius, pour certains auteurs du moins, ne sont pas du tissu interrénal pur ; ils seraient revêtus d'une sorte de calotte d'éléments phaéochromes et pourraient être rangés dans la même catégorie que les capsules surrénales des Vertébrés supérieurs.

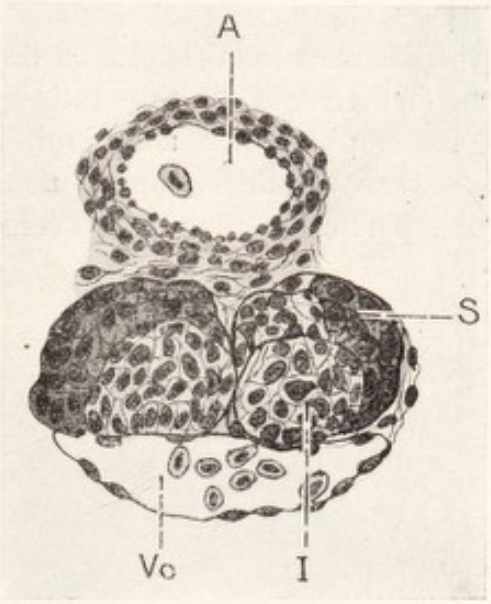


Figure 524. — Embryon d'Hypogeophis. *A*, aorte ; *I*, organes interrénaux ; *S*, tissu phéochrome ; *Vc*, veine cardinale (d'après Brauer).

Les Amphibiens possèdent de véritables capsules surrénales, c'est-à-dire des amas endocrines où les tissus phaéochrome et interrénal sont étroitement juxtaposés et associés pour une fonction commune : le premier recouvrant le second complètement ou incomplètement (fig. 524).

Leur développement a été bien étudié chez les Gymnophiones (Brauer). A des stades où le pronephros s'achève et où la segmentation mésoblastique n'a pas encore envahi le tronc tout entier, il apparaît sur les côtés de la racine du mésentère, en dedans des veines cardinales (fig. 522), de petits épaississements localisés de l'épithélium cœlomique. Les amas cellulaires ainsi formés se détachent, s'isolent dans le mésenchyme et viennent se placer sur le pourtour ventral de l'aorte, dans l'angle qu'il forme avec le tronc médian de la veine cardinale (fig. 523) Ils sont très nombreux, car il s'en forme dans le tronc tout entier et ils ne sont aucunement métamériques.

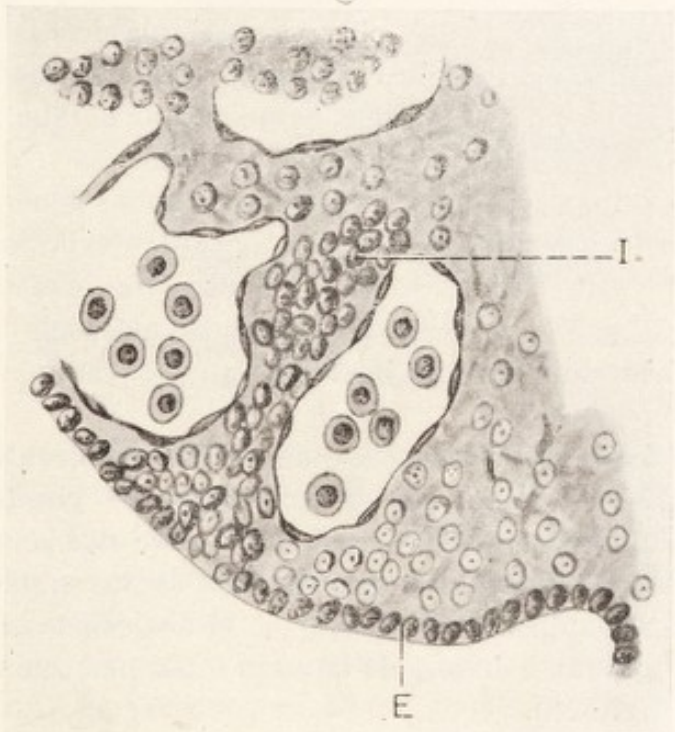


Figure 525. — Embryon de perruche. *E*, épithélium cœlomique ; *I*, prolifération interrénale (d'après Soulié).

Bientôt (fig. 523) un tractus de cellules fusiformes, issu d'un ganglion

sympathique voisin, s'applique par une extrémité renflée sur chacun de ces éléments et y dépose une couche de cellules qui ne tarderont pas à prendre les caractères histologiques du tissu phaéochrome.

Le développement est essentiellement le même et aboutit à des résultats analogues chez les Urodèles et les Anoures (Soulié, Srdinko, Albrand). La zone formative d'éléments interrénaux est pourtant moins étendue que chez les Gymnophiones ; son extrémité antérieure est en arrière du pronephros.

Chez les Amniotes, elle est moins longue encore, bien qu'elle occupe une bonne partie du tronc. Elle s'étend tout le long de la crête génitale, qu'elle dépasse légèrement, cranialement et caudalement (Soulié). Les formations interrénales sont aussi moins précoces que chez les Vertébrés inférieurs ; la formation de leur ébauche coïncide assez exactement, chronologiquement, avec celle du mesonephros et des organes génitaux. Enfin, un dernier caractère différentiel est que les organes interrénaux — et surrénaux — disséminés en organules isolés jusque chez les Amphibiens, se ramassent, chez les Amniotes, en un organe unique, la capsule surrénale.

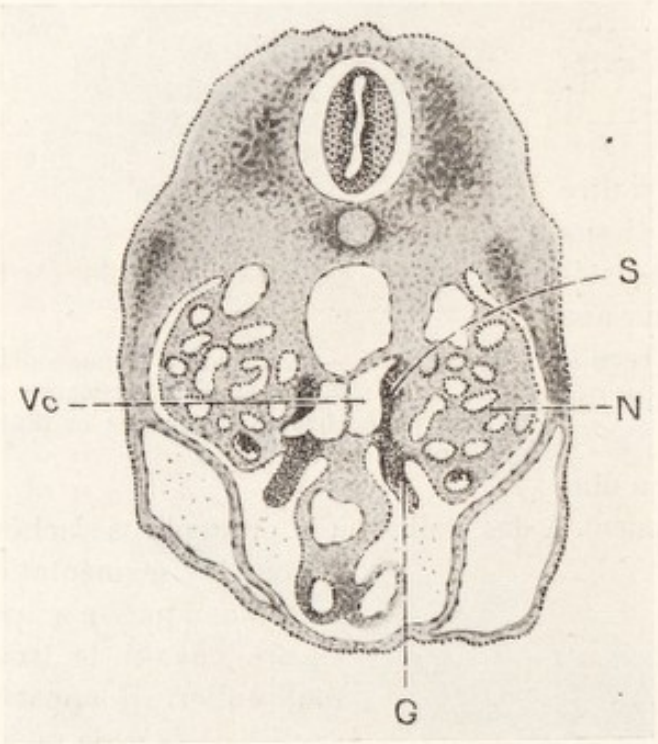


Figure 526. — Embryon de Lacerta muralis. Coupe transversale (d'après Soulié). *G*, crêtes génitales ; *N*, mésonéphros ; *S*, capsule surrénale ; *Vc*, veines cardinales.

Les observations généralement concordantes de Soulié, de Poll et de Celestino da Costa nous ont bien fait connaître les détails de la genèse des éléments interrénaux, chez les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères.

La portion interrénale de la capsule procède d'une active prolifération de l'épithélium cœlomique (fig. 525), se produisant suivant une bande longitudinale, comprise entre l'insertion du mésentère dorsal et la saillie des corps de Wolff (fig. 526). On voit les éléments qui en proviennent se rassembler le long de la face interne du mesonephros, près de l'aorte et des veines cardinales. La crête génitale est un peu en dehors de la zone interrénale, mais se confond en partie avec elle (fig. 526).

L'étroit rapport de voisinage qui existe, dans les jeunes stades, entre les cordons interrénaux, les cordons sexuels et les tractus urogénitaux, a été la cause de nombreuses confusions et ces confusions sont d'autant plus aisées que, chez les Oiseaux tout au moins, la prolifération interrénale se fait de part et d'autre de l'ébauche génitale ; on peut voir en effet des tractus naître

de l'épithélium cœlomique entre celle-ci et le corps de Wolff (J. Firket). Ces confusions sont d'ailleurs aujourd'hui dissipées, grâce surtout aux recherches précises de Soulié.

L'évolution ultérieure de la capsule surrénale n'est pas la même chez tous les Amniotes. Partout, il est vrai, de nombreux éléments phaéochromes, issus des ganglions du grand sympathique (fig. 527) viennent se mettre au contact de la portion interrénale. Celle-ci, dès qu'elle s'est isolée, s'agrandit beaucoup par prolifération de ses éléments et sa surface devient, de ce fait, très étendue. Chez les Lacertiens parmi les Reptiles, une couche de tissu

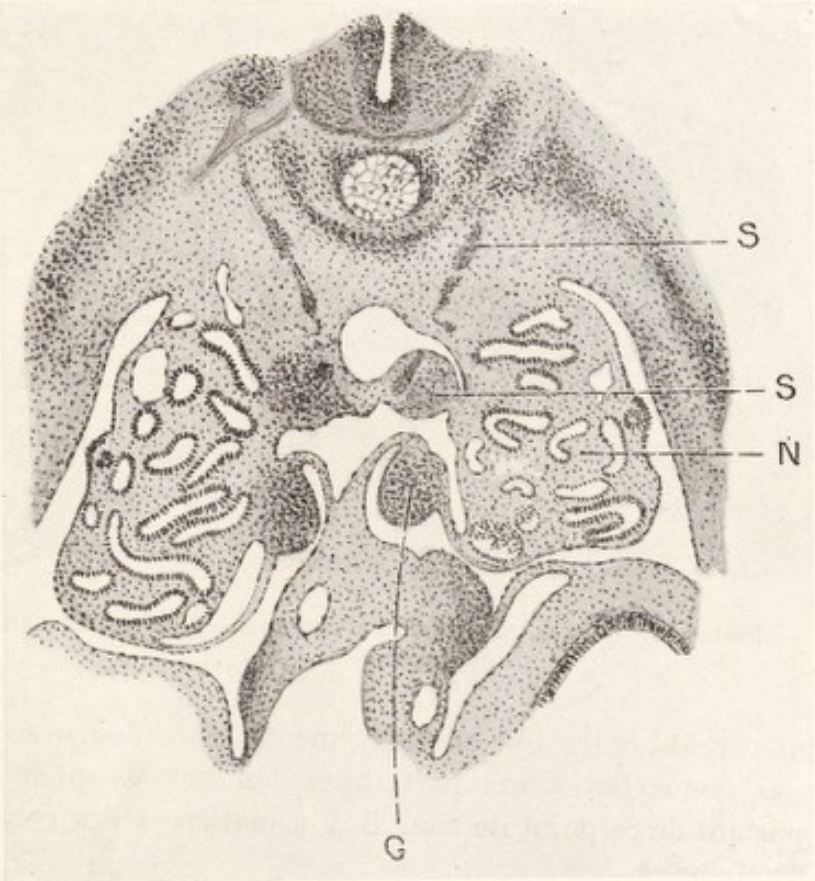


Figure 527. — Embryon de perruche. Coupe transversale (d'après Soulié). Même légende que fig. précédente. *S*, traînée venant du grand sympathique.

phaéochrome la revêt d'une enveloppe totale ou partielle. Chez les Chéloniens et les Oiseaux, les connexions des deux composants de la capsule deviennent beaucoup plus étroites : ils s'interpénètrent l'un l'autre, en ce sens que des travées de cellules phaéochromes s'enfoncent dans la masse centrale, interrénale, et y forment un véritable feutrage par leurs ramifications et leurs anastomoses. Enfin, chez les Mammifères (fig. 528), la partie sympathique pénètre en masse dans l'intérieur de la portion cœlomique, en l'abordant par sa face interne et devient topographiquement médullaire.

Il résulte de cette description, que les termes de substance corticale et de substance médullaire ont une signification inverse chez les Mammifères d'une part, les Lacertiens et les Amphibiens de l'autre, et qu'ils sont absolument inapplicables aux Chéloniens et aux Oiseaux.

L'analogie frappante qui existe entre les proliférations interrénales et les cordons sexuels des organes génitaux, a attiré depuis longtemps l'attention des observateurs (Mihalkowicz, Janosik) et ont amené certains d'entre eux, Janosik surtout, à admettre qu'il existe entre eux des connexions d'ordre non seulement morphologique, mais aussi physiologique. Les connexions physiologiques ne sont nullement démontrées mais, toutes réserves faites sur ce que réserve l'avenir, on peut se demander si les proliférations de l'épithélium germinatif et de la bandelette interrénale ne sont pas, en réalité, une seule et même formation, dont la destinée est déterminée par la nature de la



Figure 528. — Fœtus de cheval. Coupe de la surrénale (d'après Soulié). *S*, éléments sympathiques.

symbiose qui s'établit entre elle et des éléments issus d'autre source : symbiose avec les gonocytes d'une part, avec les cellules phaéochromes de l'autre. En partant de ce point de vue, il y a matière à des recherches probablement fructueuses.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Albrand, *Arch. mikr. Anat.*, LXXII, 1908. — B. M. Allen, *Amer. Journ. Anat.*, III, 1904 ; V, 1906 ; *anat. Anz.*, XXIX, 1906 : XXX, 1907 ; XXXIX, 1911 ; XXXI, 1907 ; *Journ. Morph.*, XXII, 1911. — Beard, *Journ. Anat. and Phys.*, XXXVIII, 1904. — Von Berenberg, Gossler, *Arch. mikr Anat.*, LXXXI, 1913 : *anat. Anz.*, XLVII, 1914. — Borcea, *Arch. Zool. exp. et gen.*, 4, IV, 1905. — M. Bouin, *Arch. Biol.*, XVII, 1900. — Brauer, *Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ont.*, XVI, 1902. — Braun, *Arb. Zool. Inst. Wurzburg*, 1878. — Celestino da Costa, *Mém soc. port. sc. nat.*, IV, 1917. — Dodds, *Journ. Morph.*, XXI, 1911. — Dustin, *Arch. Biol.*, XXIII, 1907 ; XXV, 1910. — Eigenmann, *Journ. Morph.*, V, 1892. — Firket, *Arch. Biol.*, XXIX, 1914 ; XXX, 1920. — P. Gérard, *Arch. Biol.*, XXX, 1920. — Gley et Quinquaud, *Arch. Physiol. norm. et path.*, 1917. — Hall, *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard*, XLV, 1904. — Hays, *Anat. Rec.*, VIII, 1914. — Hennequy, *Titres scientifiques*. — R. Hertwig, *Biol. Centralbl.*, XXXII, 1912. — Janosik, *Stzb. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien. math naturwiss. Kl.*, XCI, 1885 ; *Arch. mikr. Anat.*, LXIV, 1904 ; *Arch. Biol.*, XXVIII, 1913. — Jona, *Arch. ital Anat. e Embriol.*, XII, 1914. — Jungersen, *Arb. Zool. Inst. Würzburg*, IX, 1889. — H.-D. King, *Journ. Morph.*, XIX, 1908. — Kingery, *Journ. Morph.*, XXX, 1917. — Kingsbury, *Amer.*

Journ. Anat., XV, 1913. — Kuschakewitch, *Festsch. R. Hertwig.*, II, 1910. — Laulanié, *C. R. Soc. Biol.*, Paris, 1886, 1888. — Mac Leod, *Arch. Biol.*, II, 1881. — Mihalkowicz, *Intern. Monatsch. Anat. u. Phys.*, II, 1885. — Ch. S. Minot, *Anat. Anz.*, IX, 1894 et *Traité d'embryologie.* — Nussbaum, *Arch. mikr. Anat.*, XVIII, 1880. — Poll, *Arch. mikr. Anat.*, LXII, 1903 ; *Internat Monatsch. Anat. u. Phys.*, XXI, 1904 ; *O. Hertwig's Hdb. vergl. u. exp. Entwick*, 1906. — Prenant, *Internat. Monatsch. Anat. u. Phys.*, VI, 1889. — H. Rabl, *Arch. mikr. Anat.*, LXIV, 1904. — Rubaschkin, *Anat. Hefte*, XXXV, 1908 ; XXXIX, 1909 ; XLI, 1910 ; XLVI, 1912. — Sainmont, *Arch. Biol.*, XXII, 1907. — Schapitz, *Arch. mikr. Anat.* LXXIX, 1912. — Skrobansky, *Arch. mikr. Anat* , LXII, 1903. — Soulié, *Journ. Anat. et Phys.*, XXXIX, 1903. — Spehl et Polus, *Arch. Biol.*, XXVII, 1912. — Srdinko, *Anat. Anz.*, XVIII, 1900. — Swift, *Amer. Journ. Anat.*, XVIII, 1915 ; XX, 1916. — Tourneux, *Journ. Anat. et Physiol.*, XXIII, 1888. — Vanneman, *Amer. Journ. Anat.*, XXII, 1917. — Van Wijhe, *Arch. mikr. Anat* , XXXIII, 1889. — Van Beneden, *Arch. Biol* , I, 1880. — Waldeyer, *Eierstock und Ei* 1870. — Wheeler, *Zool., Jahrb. Abt. Anat. u. Ont.*, XIII, 1899. — Wichmann, *Anat. Hefte*, XLV, 1912 ; *Arch. Biol.*, XXIX, 1914. — de Winiwarter, *Arch. Biol.*, XVII, 1900 ; XXV, 1910. — de Winiwarter et Sainmont, *Arch. Biol.*, XXIV, 1908. — Witchi, *Arch. mikr. Anat.*, LXXV, 1914 ; LXXVI, 1915. — Woods, *Amer. Journ. Anat.*, I, 1902.

CHAPITRE IV

DÉVELOPPEMENT DU TUBE DIGESTIF ET DE SES ANNEXES. CLOISONNEMENT DU CŒLOME. DÉVELOPPEMENT DU CLOAQUE ET DES ORGANES GÉNITAUX EXTERNES.

TUBE DIGESTIF

Nous ne pouvons, dans ce livre, étudier en détail le développement particulier du tractus intestinal dans les divers groupes de Vertébrés. Chacun d'entre eux et même chaque genre, chaque famille, a des adaptations propres et un volume ne suffirait pas à les décrire ; elles n'ont d'ailleurs aucun intérêt d'embryologie générale.

En revanche, comme la digestion est la même partout et réclame pour s'accomplir des organes analogues, il y a dans le développement de ces organes des traits communs qui doivent être signalés.

Chez tous les Vertébrés le tube digestif, de la bouche à l'anus, se laisse facilement subdiviser en trois portions : l'intestin antérieur spécialement affecté à la préhension des aliments et à certaines de leurs transformations chimiques ; l'intestin moyen, dans lequel le chimisme s'achève et où se fait l'absorption des aliments digérés ; enfin l'intestin terminal où s'accumulent les déchets et les résidus qui doivent être rejetés au dehors.

Il résulte de cette définition que l'intestin antérieur est le plus diversifié ; on lui donne conventionnellement comme limite postérieure, un plan passant au dessus de l'embouchure des canaux biliaires. Il se compose donc de la bouche, du pharynx ou de l'intestin branchial, puis de l'œsophage et de l'estomac ; les poumons et la trachée chez les Vertébrés terrestres, la vessie natatoire chez les Poissons en dérivent à la façon d'évaginations glandulaires.

La distinction d'un œsophage et d'un estomac est en général aisée ; le premier est tantôt plus long et tantôt plus court, mais il offre partout les mêmes caractères fondamentaux. Mais l'estomac, en tant que sac gastrique, manque chez les Cyclostomes qui n'ingèrent que de petites proies ; chez les Ganoïdes et beaucoup de Téléostéens, il n'y en a non plus que des traces.

Embryologiquement, il résulte toujours, quelle que soit la complication qu'il aura chez l'adulte, d'une dilatation localisée de la cavité digestive, siégeant juste au-dessus du point où sera l'ébauche hépatique. Il est inutile que nous en disions davantage.

L'intestin moyen peut toujours être divisé en deux parties : l'une proximale, courte, où débouchent les conduits hépatiques et pancréatiques, et l'autre longue, parfois même très longue, qui ne possède plus que de petites glandes microscopiques mélangées d'amas lymphoïdes et qui sert à l'absorption des matériaux nutritifs. Ces deux parties sont généralement appelées respectivement duodenum et intestin grêle ou iléon, termes empruntés à l'anatomie humaine et qui sont d'ailleurs d'une clarté suffisante.

Le développement du duodenum, en tant qu'organe, ne mérite pas de description spéciale : son histogénèse seule offre de l'intérêt. Celui de l'intestin grêle est toujours caractérisé par une extension, parfois énorme, de la surface absorbante.

Ce résultat peut être atteint par divers processus qui ne sont d'ailleurs que des variantes les uns des autres. Le plus souvent l'allongement se fait par croissance interstitielle, également répartie sur toute la longueur du tube. Comme celui-ci est fixé à ses deux extrémités, il ne peut que se reployer en anses, ou se contourner en tortillon (larves d'Anoures). D'autres fois (Sélaciens, Dipneustes, Crossoptérygiens), l'allongement est assuré par la formation d'un pli spiralé (fig. 529), qui se réalise partout de la même façon (C. Rabl, Rückert, Kerr, Neumayer) : l'épithélium s'invagine dans la cavité digestive suivant une ligne spiraloïde qui va de l'intestin antérieur à l'intestin terminal. Dans l'axe de l'invagination pénètre du mésenchyme vascularisé et richement pourvu de tissu lymphoïde. Selon les espèces, le nombre des tours de spire est plus ou moins grand, ils sont plus ou moins serrés, etc.



Figure 529. — Tube digestif d'un embryon de Lepidosiren, montrant le repli spiral (d'après Gr. Kerr).

L'intestin terminal, enfin, est toujours large, mais d'une longueur variable. Aucune grande glande n'y est annexée, mais il est pourvu d'une infinité de petites et aussi de nodules lymphoïdes. Parfois aussi ceux-ci s'amassent en de vrais organes, comme par exemple la bourse de Fabricius des Oiseaux (Jolly).

L'organogénèse du tube digestif, envisagée d'une façon générale, est donc très simple et ne devient compliquée que quand on veut entrer dans le détail des cas particuliers. Son histogénèse est beaucoup plus importante, mais elle est en dehors de notre cadre. Nous devrons cependant dire un mot de la façon dont, chez certains Anamniotes, se constitue l'épithélium du tube digestif.

Chez les Sélaciens et les Amniotes, cet épithélium n'est autre que l'hypoblaste embryonnaire enroulé en un tube et séparé, par étranglement progres-

sif, de l'hypoblaste extraembryonnaire qui reste appliqué sur le syncytium nourricier, ou entre dans la délimitation de la vésicule ombilicale. Chez les Téléostéens, où il n'y a pas d'hypoblaste extraembryonnaire, le processus est simplifié : la lame hypoblastique étalée en une couche mince sous la chorde et le mésoblaste, se concentre vers le plan médian en glissant de dehors en dedans à la surface du syncytium vitellin et se ramasse en un cordon, plein d'abord, qui se creuse dans la suite d'une cavité centrale.

Chez les Ganoïdes, où la masse deutoplasmique, extrêmement abondante, n'est pas extraembryonnaire à la façon d'un sac vitellin de Sélacien ou de Téléostéen, l'épithélium du tube digestif se constitue de façon un peu plus compliquée (Nicolas). Les intestins antérieur et terminal sont rapidement épithéliaux et ne méritent pas de description spéciale. Mais toute la réserve nutritive, clivée en grosses cellules souvent plurinucléées, siège dans l'intestin

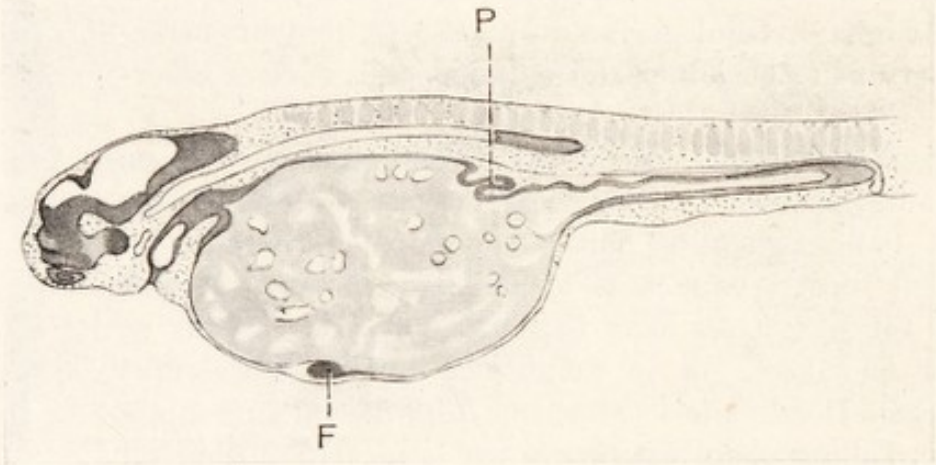


Figure 530. — Embryon de sterlet. Coupe sagittale (d'après Nicolas). *F*, ébauche hépatique ; *P*, pancréas dorsal.

moyen futur et lui donne un volume considérable (fig. 530). Sa voûte, dès l'achèvement de la gastrulation et de la formation de l'embryon, est formée d'une couche de cellules régulières, volumineuses, mais mononucléées (fig. 132). Elles se rapetissent dans la suite parce qu'elles utilisent leurs réserves en proliférant et deviennent un épithélium régulier bien net.

En revanche, les parois latérales et ventrales de la masse deutoplasmique sont longtemps constituées d'énormes cellules qui diffèrent à peine de celles qui en occupent le centre. Puis, progressivement, les plus superficielles d'entre elles se multiplient, perdent leur deutoplasme, se rapetissent, et donnent aussi finalement naissance à une couche d'épithélium cylindrique, continue et qui prolonge la voûte vers le bas (fig. 530).

Sous ce revêtement, la masse des gros blocs deutoplasmiques commence à se résorber; elle se creuse de vacuoles, beaucoup de ses éléments dégénèrent et sont probablement digérés; d'autres prolifèrent régulièrement en de petites cellules qui viennent se ranger dans l'épithélium superficiel et former avec lui la paroi du tube digestif définitif.

Un développement très analogue s'observe chez les Dipneustes (Neumayer).

Chez les Amphibiens (Götte, Weysse, etc.), nous savons que la paroi ventrale de l'intestin moyen est très épaisse et formée d'un grand nombre de couches de grosses cellules, bourrées de réserves et moulées les unes sur les autres (fig. 258). Aucune de ces cellules ne dégénérera, toutes seront utilisées dans la formation de l'épithélium intestinal et de ses glandes annexes (poumons, foie, pancréas). Elles ne feront que se multiplier sur place et perdre peu à peu leurs réserves, puis elles s'orienteront en épithélium autour des cavités des organes qu'elles sont appelées à constituer. Dans le tortillon de l'intestin moyen des larves d'Anoures, les cellules sont encore très chargées de plaquettes deutoplasmiques. Le têtard s'en débarrassera brusquement au moment de la métamorphose (K. Reuter, Duesberg).

PREMIÈRES TRANSFORMATIONS DE LA CAVITÉ VISCÉRALE. FORMATION DES MÉSENTÈRES ET DU SEPTUM TRANSVERSUM

Nous avons vu que le splanchnocèle, ébauche de la cavité viscérale du corps, se creuse partout de la même façon et que partout aussi le tube digestif y plonge, appendu à sa voûte par un mésentère dorsal (fig. 266 et autres), dû à l'accolement, sous l'aorte, des feuillets splanchniques droit et gauche du mésoblaste. Ce mésentère existe, au début du moins, dans toute l'étendue du tube digestif, inséré sur son bord dorsal où il se dédouble pour envelopper ses faces latérales.

C'est dans la cavité viscérale, qui va s'agrandir progressivement, que l'estomac se dilatera, que l'intestin moyen décrira ses circonvolutions, que le foie, le pancréas et la rate prendront leur position définitive. Chez les Vertébrés inférieurs, elle est au début continue, sans cloisonnement d'aucune sorte. En avant et ventralement, vers la région branchiale, elle se prolonge directement dans la cavité péricardique, qui occupe la partie postérieure du champ mésobranchial. En avant et latéralement, elle est fermée, chez les embryons de tous les Vertébrés, par le dernier arc branchial.

Cette simplicité originelle ne dure pas ; la cavité viscérale va se compliquer dans la suite, et cela d'autant plus qu'on s'élèvera dans la série des Vertébrés.

Chez les Sélaciens, que nous prendrons comme type pour les Vertébrés inférieurs, le développement de la membrane prépéricardique (Voir page 436) a pour résultat de rejeter le cœur et le péricarde derrière la région branchiale et de les faire rentrer dans la cavité viscérale générale. La cavité péricardique n'est plus dès lors que la partie ventrale du cœlome du tronc et dans sa partie dorsale fait saillie l'œsophage, appendu à la paroi dorsale du corps par son mésentère (fig. 531). En arrière, le cœur se continue dans le sinus veineux formé de l'union des veines vitellines et ce sinus, jusqu'à l'ombilic, se soude au revêtement cœlomique ventral du tube digestif, auquel il se trouve dès lors appendu par un méso que l'on peut appeler mésentère ventral (fig. 550).

Mais dès ces stades, les vaisseaux des parois du corps de l'embryon se sont

formés, et les canaux de Cuvier qui ont déjà à peu près la disposition qu'on trouvera chez l'adulte viennent, en traversant le cœlome, se jeter dans la partie craniale du sinus veineux, c'est-à-dire dans la portion auriculaire future du cœur (fig. 532). En ce point, mais en ce point seulement, il se constitue, grâce à cette anastomose veineuse, un septum frontal (mésocardes latéraux), tendu d'une paroi latérale du corps à l'autre, qui sépare la cavité péricardique, impaire et ventrale, du cœlome périœsophagien dorsal, lequel se présente sous forme de deux gouttières latérales entre lesquelles s'interpose le mésentère dorsal et le tube digestif (fig. 532). Ces faits, connus depuis longtemps, ont été étudiés avec plus de détail dans ces dernières années, par Hochstetter.

Cranialement et caudalement aux canaux de Cuvier, le septum s'inter-

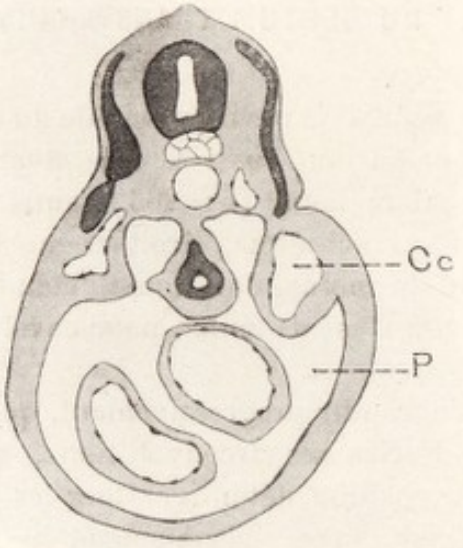


Figure 531. — Embryon de Spinax niger. Coupe transversale. *Cc*, canal de Cuvier ; *P*, cavité péricardique.

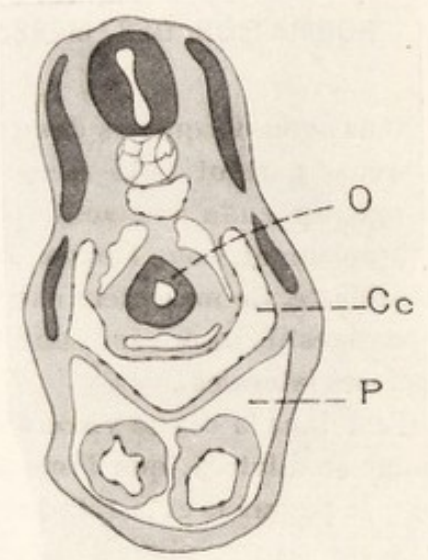


Figure 532. — Embryon de Spinax niger. Coupe transversale. Même légende que fig. précédente. *O*, œsophage.

rompt et les dispositions antérieures reparaissent. Telle est la première trace du cloisonnement de la cavité viscérale ; elle se présente sous la même forme et le même aspect chez tous les Anamniotes. Plus tard, des complications surviendront, la cavité péricardique se fermera totalement chez tous les Vertébrés, dans sa partie caudale ; elle le fera totalement aussi, sauf chez les Sélaciens, dans sa partie craniale et cessera de faire partie de la cavité viscérale générale.

Le développement du foie jouant dans cette fermeture un rôle considérable, nous n'en examinerons le mécanisme que dans un autre paragraphe.

Les faits sont bien moins simples chez les Amniotes et il est très difficile d'en donner une description brève et claire.

Nous avons dit antérieurement (voir page 300), que chez l'embryon de tous les Amniotes, la cavité péricardique a la forme d'un croissant (fig. 295) coiffant l'extrémité céphalique de l'embryon et qui, par sa convexité, se con-

tinue dans le proamnios (fig. 303). Or, le proamnios est dépourvu de mésoblaste ; la cavité péricardique est donc close sur son pourtour et sans connexion avec le cœlome extraembryonnaire (fig. 297). Cette disposition, qu'elle conservera pendant tout le cours de son développement, est la clef du cloisonnement primaire du cœlome chez les Amniotes.

Nous avons dit aussi comment la cavité péricardique vient se placer sur la face ventrale du pharynx. La convexité du croissant péricardique se reploie en bas puis en arrière et, en même temps que la tête se soulève et se libère, tout le croissant se resserre et se concentre vers la face ventrale du corps, où la cavité péricardique, fortement dilatée, finit par venir se placer en prenant la forme d'une poche (fig. 534) dont le fond concave, caudalement, placé répond, topographiquement, au pourtour antérieur de l'ombilic (Rouvière, etc.) (fig. 307). C'est de ce fond que part l'insertion du proamnios sur l'embryon. Il est donc, du côté ombilical, tapissé par l'hypoblaste. Semblable fond ou paroi caudale de la cavité péricardique (fig. 534), n'existe naturellement pas chez les Anamniotes, qui sont dépourvus de proamnios.

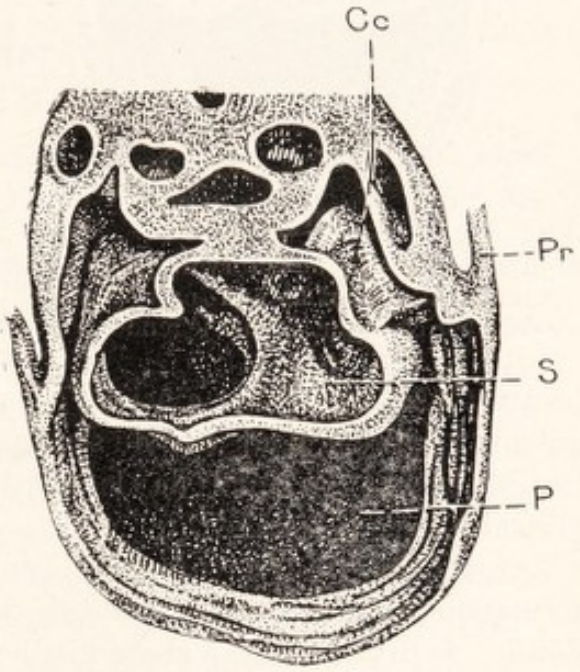


Figure 533. — Embryon de lapin. Moulage de la région des canaux de Cuvier *Cc* et du sinus veineux *S*. *P*, cavité péricardique, d'où le cœur a été retiré ; *Pr*, proamnios.

Dorsalement, le fond de la poche péricardique se relève en lui formant une paroi supérieure (fig. 533 et 534). Celle-ci, unie en son milieu à l'hypoblaste du tube digestif par une large bande de mésenchyme (mésentère ventral), forme d'autre part une paroi ventrale aux cavités viscérales droite et gauche, que le mésentère sépare l'une de l'autre. Elle est peu étendue aux jeunes stades et se termine bientôt par un bord libre (fig. 533) dont les parties latérales épaisses sont occupées par les canaux de Cuvier, tandis qu'en son milieu le sinus veineux s'en dégage pour se continuer dans la portion auriculaire du cœur. En arrière, au voisinage du point de continuité du fond et de la paroi dorsale de la cavité péricardique, le sinus veineux se dédouble (fig. 534) et chacune de ses moitiés droite et gauche se bifurque elle-même en deux gros troncs veineux : les veines ombilicales qui passent dans le feuillet somatique du mésoblaste et les veines omphalo-mésentériques qui, s'engageant dans son feuillet splanchnique, longent avec lui les parois latérales du tube digestif jusqu'à l'ombilic. Telle est la disposition réalisée chez un embryon de lapin de 9 jours 1/2.

On aura remarqué que, comme chez les Sélaciens, les canaux de Cuvier des Mammifères (comparer fig. 532 et 533) forment un septum frontal

séparant les cavités viscérales paires (en réalité pleuro-péricardiques) de la cavité péricardique impaire, mais que chez les Amniotes ce septum se continue dans la paroi ventrale du corps de l'embryon en se recourbant pour former un fond ou paroi caudale à la cavité péricardique ; celle-ci est donc complètement close en arrière et ne communique avec les cavités pleuro-péricardiques qu'au devant des canaux de Cuvier (fig. 533 et 534).

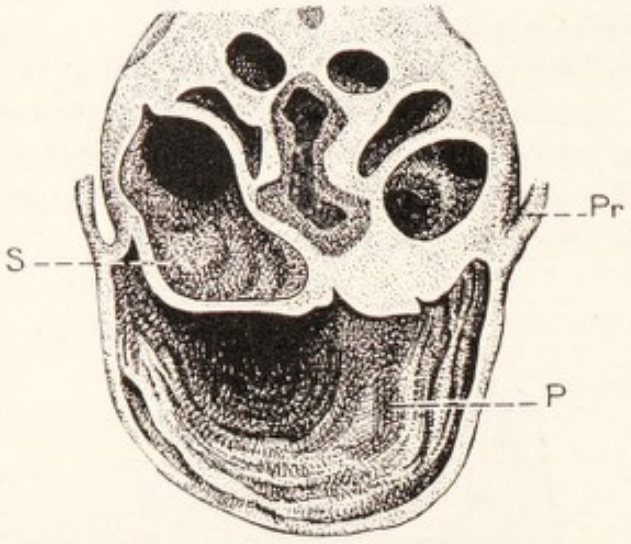


Figure 534. — Même embryon que le précédent. Moulage montrant le fond (paroi caudale) de la cavité péricardique. Même légende.

On a donné des noms divers à la formation que nous venons de décrire et qui est connue depuis longtemps (His, Kölliker, Cadiat, Lockwood, Ravn, Hochstetter, etc.). On l'a appelée masse transverse, mésocardes latéraux, etc. Nous croyons plus simple de l'appeler septum transversum, appliquant ainsi à l'ensemble une dénomination que certains auteurs réservent pour une de ses parties seulement : le fond de la cavité péricardique.

Le septum transversum est-il une formation unique, ou résulte-t-il de l'union de deux parties d'abord distinctes : fond du péricarde et anastomose transversale des canaux de Cuvier et du sinus veineux? La question est assez peu importante, mais la seconde alternative est probablement vraie, car les canaux de Cuvier sont des vaisseaux de formation secondaire chez les Mammifères comme chez les Sélaciens (Ed. Ravn, Hochstetter, Schönbauer).

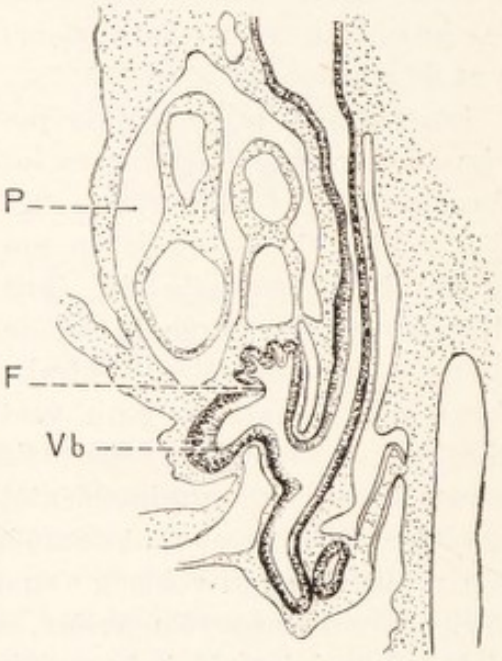


Figure 535. — Embryon d'Acanthias. Coupe sagittale (d'après Hochstetter). Le foie *F* s'engage dans la paroi postérieure de la cavité péricardique *P* ; *Vb*, Vésicule biliaire.

Plus tard (embryons de lapin de 10 jours et plus) le septum transversum se modifie et ces modifications ont une grande influence sur le développement du tube digestif et du foie. Pour le moment, nous nous bornerons à dire que l'ombilic allant en se fermant de plus en plus au fur et à mesure que le développement progresse, son pourtour cranial recule et s'éloigne peu à peu du fond de la cavité péricardique qui, elle, ne se déplace pas. Entre les deux s'interpose une masse de plus en plus épaisse de tissu mésenchymateux

(fig. 535), qui ne fait que prolonger vers l'arrière et épaissir la partie caudale du septum transversum et dans le milieu de laquelle vient s'insérer le mésentère ventral. C'est dans cette masse que s'engage la partie principale de l'ébauche hépatique (fig. 535) ; aussi les anciens embryologistes (Kölliker) lui avaient-ils donné le nom de foie primitif (Vorleber).

Nous possédons maintenant les bases nécessaires pour aborder fructueusement l'étude du développement et surtout de l'organogénèse des grandes glandes qui dérivent des intestins antérieur et moyen et pour poursuivre chez les Vertébrés supérieurs la formation de la membrane pleuro-péricardique et du diaphragme.

DÉVELOPPEMENT DE LA VESSIE NATATOIRE ET DES POUMONS

a) ***Vessie natatoire.*** — Les Cyclostomes et les Sélaciens n'ont ni vessie natatoire ni aucun organe qui puisse lui être assimilé (1). En revanche, elle existe chez les Ganoïdes et beaucoup de Téléostéens ; chez les Dipneustes et les Crossoptérygiens elle a peut-être la valeur d'un poumon.

L'idée de l'homologie entre la vessie natatoire des Poissons et les poumons des Vertébrés à respiration aérienne est très ancienne et si l'on s'en tient aux données de l'anatomie comparée, il faut reconnaître que les termes de transition sont assez nombreux pour que cette idée acquière un grand fond de vraisemblance (Spengel). Au contraire, les résultats fournis par l'embryologie sont, comme on va le voir, beaucoup moins concluants.

Le développement de l'appareil hydrostatique des Téléostéens (F. Moser, Stricker, A. Weber) et des Ganoïdes (Balfour et Parker, Salensky, Piper, Makuschok) est en réalité très simple. C'est d'abord une légère évagination en gouttière de l'épithélium intestinal ; puis un étranglement dirigé d'arrière en avant l'isole en un tube qui reste en continuité permanente (Physostomes) ou transitoire (Physostyles) avec le tube digestif. La vessie alors s'allonge, tandis que sa paroi s'amincit et que le mésenchyme qui la revêt se vascularise abondamment. Chez certains Téléostéens et chez les Ganoïdes, elle se cloisonne et prend une structure celluleuse.

Mais pour arriver à une interprétation convenable de l'organe, il faut entrer dans certains détails. D'abord, la vessie natatoire est toujours un organe tardif ; elle n'apparaît qu'après le foie et le pancréas et même, chez les Ganoïdes, après l'éclosion. Topographiquement, la gouttière d'où elle tire son origine est très éloignée de la région branchiale ; parfois même elle est si rapprochée de la zone hépato-pancréatique, que l'on a pu se demander si elle n'était pas un dérivé de l'intestin moyen ; la vérité est qu'elle se forme à l'extrémité toute distale de l'intestin antérieur (A. Weber). Chez Lepidosteus, il est vrai, elle débouche à la voûte du pharynx (Balfour et Parker), mais cela

(1) Certains auteurs ont cru voir une vessie natatoire dans un petit diverticule dorsal de l'intestin antérieur, qui apparaît très tardivement chez certains Sélaciens, mais aucun argument important n'appuie cette manière de voir.

résulte d'un déplacement secondaire dont les étapes ont pu être suivies en détail (Makuschok).

Enfin, un dernier point important est de savoir si elle naît de la paroi dorsale ou ventrale du tube digestif. Il n'est pas si aisé de répondre à cette question qu'il peut le paraître (Cf. F. Moser, A. Weber, Makuschok). En effet, l'intestin, à ces stades avancés, n'a plus sa topographie primitive ; il s'est souvent déplacé, tordu suivant son grand axe. Il est pourtant suffisamment démontré, à l'heure actuelle, que l'ébauche de la vessie natatoire, chez les Ganoïdes et de nombreux Téléostéens, est nettement médio-dorsale (Makuschok) ; chez les Lophobranches (fig. 536), elle siège un peu à gauche de cette ligne (A. Weber) ; ailleurs elle est reportée à droite, quitte à se déplacer encore dans la suite. D'une façon générale, elle est donc dorsale.

Notons, enfin, que toujours elle

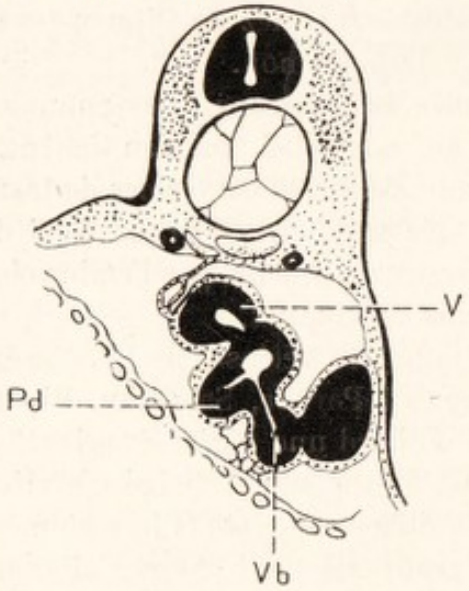


Figure 536. — Embryon d'hippocampe. Coupe passant par l'ébauche de la vessie natatoire *V* ; *Pd*, pancréas dorsal ; *Vb*, vésicule biliaire (d'après A. Weber).

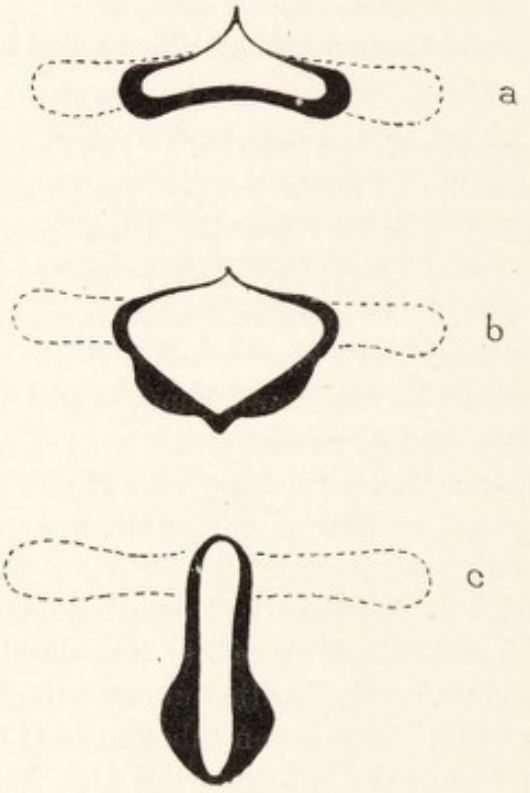


Figure 537, a, b, c. — Schémas montrant la première ébauche des poumons : *a*, chez le canard ; *b*, chez le poulet ; *c*, chez le minioptère (d'après A. Weber).

s'accroît dans l'épaisseur du mésentère dorsal, sous l'aorte, et est par conséquent extracœlomique.

Le sac aérifère des Dipneustes et du Polyptère — on ne sait si on doit lui donner le nom de vessie natatoire — se forme aussi aux dépens d'une évagination de l'épithélium de l'intestin antérieur, mais celle-ci est très nettement ventrale. Chez le Polyptère, dont Kerr a pu étudier quelques stades, elle est relativement précoce, procède de la partie postérieure du pharynx et se prolonge en un tube qui se dirige vers l'arrière et se dédouble en deux longs canaux qui s'allongent de plus en plus, contournent les faces latérales du tube digestif pour gagner sa face dorsale et s'étendent progressivement à travers tout le tronc, jusqu'en regard du cloaque. Leur fonction d'appareil hydrostatique n'est pas douteuse.

Chez les Dipneustes, où le sac aérifère peut jouer le rôle de vessie natatoire et de poumons, il naît aussi de la paroi ventrale du pharynx (Gr. Kerr). Chez Ceratodus (Neumayer, Kellicott), le diverticule est impair et médian ; quand il s'allonge en tube, celui-ci contourne le côté droit de l'œsophage et s'applique sur son pourtour dorsal ; un sac gauche n'est représenté que par un petit diverticule latéral du canal principal. Chez Lepidosiren et Protopterus (Gr. Kerr), l'ébauche primitive se bifurque assez tôt et il en naît deux longs canaux de calibre inégal qui se dirigent tous deux vers la droite et gagnent la face dorsale du tube digestif.

Nous ne tirerons de conclusions de ces faits que quand nous aurons passé en revue le développement des poumons.

b) ***Poumons***. — L'ébauche des poumons est toujours beaucoup plus précoce que celle de la vessie natatoire des Poissons et même du sac aérifère des Dipneustes. Elle apparaît en même temps que l'appareil branchial, et est déjà reconnaissable, chez les Reptiles notamment, avant que la deuxième poche hypoblastique n'ait atteint l'épiblaste.

Elle est essentiellement une évagination de l'hypoblaste de l'intestin antérieur, mais sa forme et sa topographie sont quelque peu variables. On peut grouper ces variations sous trois types principaux qui peuvent se rencontrer dans des espèces différentes d'un même groupe (A. Weber). Dans le premier type (fig. 537, *a*), les ébauches pulmonaires sont très nettement paires, et se présentent comme des évaginations des parois latérales de la partie postérieure du pharynx, à une courte distance du saccule hypoblastique de la dernière fente branchiale (fig. 538), et sur son prolongement direct (A. Weber, Makuschok).

Dans le second type, réalisé chez le poulet et d'autres Oiseaux encore, chez les Reptiles et chez certains Mammifères (Tarsius), le point de départ des évaginations est un peu reporté ventralement (fig. 537 *b*) et siège dans les parties latérales de la paroi ventrale du pharynx (A. Weber, Hochstetter, Rösler, Schmidt). Enfin dans un troisième type (la plupart des Mammifères), les zones pulmonaires de l'épithélium pharyngien convergent ventralement et vers le plan médian (fig. 537 *c*) ; le pharynx est aplati de dehors en dedans et l'ébauche pulmonaire n'est plus qu'une gouttière médio-ventrale, simplement épaissie sur ses faces latérales : sa dualité primaire est devenue presque méconnaissable.

Il semble légitime d'admettre que, de ces trois types, le premier doive être considéré comme primitif et fondamental, tandis que le dernier est le résultat d'un développement plus condensé, plus raccourci, d'une tachygénèse. L'embryologie comparée vient déjà à l'appui de cette manière de voir, puisque chez les Amphibiens (fig. 538) les diverticules pulmonaires sont exactement latéraux (Makuschok), mais l'expérimentation en fournit une preuve bien plus décisive encore. Si chez le poulet, où la parité de l'ébauche est encore très évidente (type *b*), on accélère le développement par une température d'incubation supérieure à la normale (41°), le développement du poumon se fait suivant le type *c* (A. Weber). Ces faits ont une grande importance théorique, ainsi qu'on le verra plus loin.

Dès qu'ils sont apparus, les diverticules pulmonaires poursuivent le cours de leur développement. Dans les cas les plus habituels (types *a* et *b* et fig. 539), une crête horizontale et transversale ne tarde pas à les réunir l'un à l'autre sur la paroi ventrale du pharynx (fig. 540) ; en avant d'elle, cette paroi se renfle en une gouttière longitudinale et médiane qui s'étrangle et s'isole d'arrière en avant, à partir de la crête d'union des deux culs-de-sac latéraux (fig. 541). Ceux-ci, dès lors, s'ouvrent dans un canal commun qui n'est autre que l'ébauche de la trachée (Hochstetter, Rösler, Schmidt). Chez certains Reptiles (Mabuia) et chez Tarsius parmi les Mammifères, la gouttière trachéenne elle-même est paire à son origine (Schmidt, A. Weber).

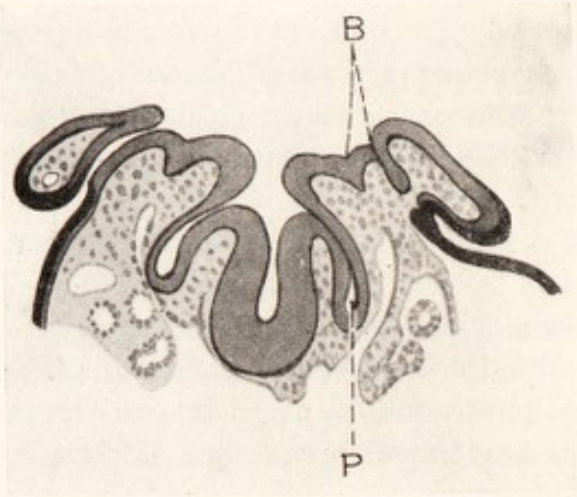
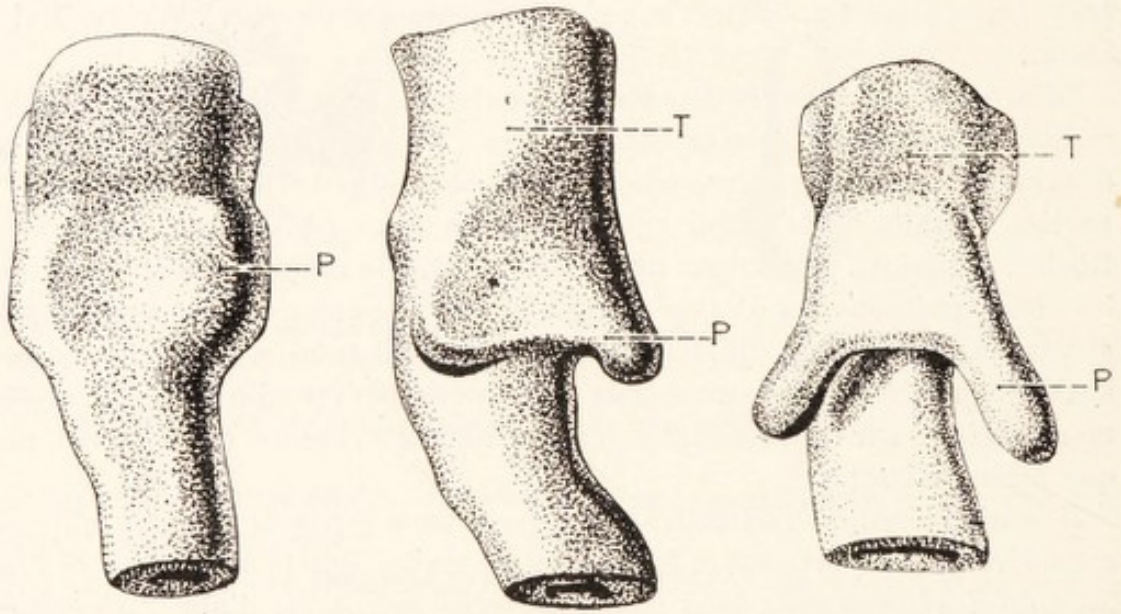


Figure 538. — Embryon d'Amphibien. Coupe frontale demi-schématique de la partie inférieure de l'intestin branchial (d'après Makuschok). *P*, poumons ; *B*, poches branchiales.

Quand les culs-de-sac pulmonaires et le tube trachéen se sont délimités (fig. 541), les premiers se développent et s'allongent en refoulant devant eux



Figures 539, 540, 541. — Trois stades du développement des poumons et de la trachée chez Emys (d'après Hochstetter). *P*, poumons : *T*, trachée.

l'épithélium cœlomique et en formant dans la cavité pleuro-péritonéale des saillies, droite et gauche, que l'on appelle généralement les ailes pulmonaires (fig. 553).

La suite du développement est simple chez les Amphibiens : les poumons deviennent de vastes sacs épithéliaux, plongés dans un mésenchyme peu

abondant mais richement vascularisé, et qui s'engagent de plus en plus loin dans la cavité viscérale. Leur alvéolisation se fait tardivement, par des plissements de leur paroi.

Chez les Reptiles (Baumann, Hesser), ils prennent d'abord la forme de larges ampoules allongées d'avant en arrière, dont la paroi fournit une série de diverticules creux qui, après s'être accrus, envoient eux-mêmes une autre série de diverticules secondaires, et ainsi de suite. Le poumon acquiert ainsi peu à peu la structure qu'il a chez l'adulte. Chez les Oiseaux, la complication devient extrême par suite de la formation des sacs aérifères, des adhérences pleurales, etc. (Juillet, Locy et Larsell). Nous ne pouvons entrer dans le détail de ce développement tout à fait aberrant et d'intérêt très spécial : cette étude est bien plus du domaine de l'anatomie comparée que de l'embryologie.

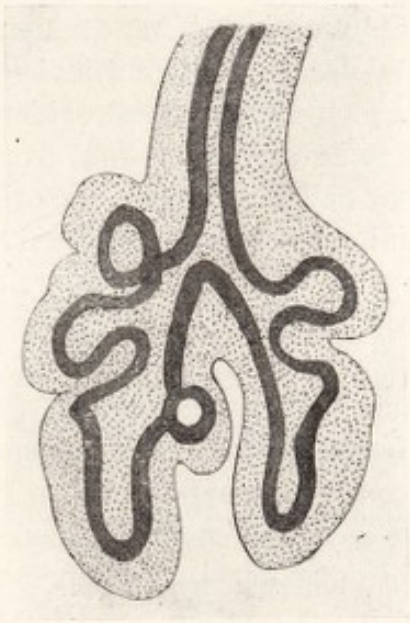


Figure 542 — Développement de l'arbre bronchique chez le lapin (d'après d'Hardivillier).

Chez les Mammifères, le tube pulmonaire s'allonge d'abord et s'étend cranio-caudalement dans le mésenchyme des faces latérales du tube digestif ; il deviendra le tronc bronchique axial du poumon adulte (Narath). De ce tronc partent, monopodiquement, une série de bourgeons ventraux et dorsaux (fig. 542), qui seront les branches collatérales principales ; elles bourgeonneront elles-mêmes, par un processus identique, et ainsi de suite (d'Hardivillier, Nicolas et Dimitrova). On sait que l'asymétrie des deux poumons est la règle chez les Mammifères. Bien que très précoce (fig. 542), elle est toujours secondaire.

Nous ne pouvons dire qu'un mot du développement du larynx, qui trouve mieux sa place dans un traité d'anatomie et d'embryologie humaines. Le cartilage thyroïde procède embryologiquement de trois pièces, deux latérales et une médiane, qui se soudent secondairement (Nicolas, Soulié). De ce fait et de quelques autres analogues, on a cru pouvoir conclure à des relations génétiques entre les cartilages du larynx et ceux du squelette des derniers arcs branchiaux. En réalité cette conclusion ne repose sur aucune base objective (Vialleton, Soulié). Les cartilages du larynx n'ont pas d'autre signification que les anneaux de la trachée et des bronches dont ils représentent un mode d'adaptation spéciale.

Conclusions. — Il y a une analogie évidente entre les diverticules pulmonaires des parois latérales du pharynx et les poches branchiales hypoblastiques, et tout porte à croire que, phylogénétiquement, les poumons dérivent d'une ultime poche branchiale. Cette conception n'est pas neuve ; il y a longtemps que Götte, Fol, Katschenko ont admis l'origine branchiale des poumons des Vertébrés terrestres. Vivement combattue par divers auteurs et récemment encore par Greil, les observations récentes de A. Weber et de

Makuschok l'ont appuyée de faits si précis, qu'elle s'impose pour ainsi dire à l'esprit.

Chez les Amphibiens et chez beaucoup d'Amniotes, la première ébauche des poumons est, morphologiquement et topographiquement, identique à une évagination branchiale hypoblastique (fig. 538). Le pharynx branchial, quand il lui donne naissance, obéit donc à la même loi morphogénétique que quand il édifie une fente viscérale. Telle est la conclusion solide que les faits permettent de dégager. Nous nous garderons bien d'en diminuer la portée en imaginant les étapes d'une évolution phylogénétique dont nous ne connaissons que le début et l'achèvement.

Cette notion étant établie, la comparaison des poumons et de la vessie natatoire des Poissons devient beaucoup plus aisée et peut s'appuyer sur des bases objectives. Il est évident, de par les constatations ontogénétiques, que les deux organes ne sont pas homologues : le poumon est précoce, pharyngien, pair dès sa première origine, en étroite connexion avec l'appareil branchial. La vessie natatoire est tardive, œsophagienne sinon gastrique, toujours impaire à son début, sans relations primitives avec le pharynx ; elle est donc, selon toute probabilité, un organe spécifique, nouveau, apparu dans le phylum même des Téléostéens et qui n'est représenté par rien chez les Vertébrés à respiration aérienne.

Les sacs aérifères des Dipneustes sont-ils, ontogénétiquement, des poumons ou une vessie natatoire d'un type spécial ? Cette question ne sera résolue que par de nouvelles recherches. Ce que l'on a décrit (Neumayer, Kellicott, Kerr, Greil) chez les divers représentants du groupe, comme toute première ébauche, n'est peut-être pas le stade du début et l'embryologie des Dipneustes est dans son ensemble si analogue à celle des Amphibiens urodèles (Kellicott), que l'on peut parfaitement s'attendre à découvrir un jour une phase du développement dont la figure 538 pourrait représenter les dispositions.

DÉVELOPPEMENT DU FOIE ET DU PANCRÉAS

Tous les Vertébrés, et même l'Amphioxus (Hammar), ont un organe hépatique pourvu généralement, mais pas toujours (beaucoup d'Oiseaux et certains Mammifères), d'une vésicule biliaire. Il est à la fois une glande exocrine et endocrine, sauf chez le Pétromyzon où les voies d'excrétion se sont atrophiées et où la sécrétion interne s'est conservée seule (Schneider).

Tous les Vertébrés ont également un pancréas : diffus et vague chez l'ammocète, il est une glande conglomérée partout ailleurs. Comme le foie, il a une double fonction, exocrine et endocrine, cette dernière étant exercée par les îlots de Langerhans (Laguesse).

Il faut distinguer, dans le développement du foie et du pancréas, trois grandes étapes, évidemment reliées par des intermédiaires. Ce sont : 1° le stade de la zone annulaire hépato-pancréatique (A. Weber) ; 2° le stade de la gouttière hépatique primitive et des diverticules pancréatiques dorsal et ventraux ; 3° le stade de prolifération ou de formation de tissu glandulaire.

La première étape n'a été bien observée jusqu'ici que chez les Amniotes, mais on en trouve des traces chez les Ganoïdes (Nicolas) et il est très probable qu'elle ne fait défaut chez aucun Vertébré. Nous la décrirons telle qu'elle se dégage des recherches de A. Weber.

A des stades très précoces, sur des embryons d'Oiseaux ou de Mammifères ne possédant encore que quelques paires de somites et dont l'hypoblaste est encore étalé en lame dans la plus grande partie de son étendue, on trouve sur ce feuillet, dans la région de l'intestin moyen futur, des épaississements localisés, dus à des proliférations épithéliales ; il y en a un médian sous la chorde, et en dehors de lui, deux autres encore de chaque côté du corps : l'un sous la partie dorsale du splanchnocèle, l'autre plus externe, sous la veine omphalo-mésentérique. Ces épaississements sont assez nettement segmentaires, au début du moins, et règnent le long de trois ou quatre segments. Quand, dans cette région, le tube digestif se ferme et acquiert une paroi ventrale, les bourgeons latéraux hypoveineux droits et gauches s'unissent dans le plan médian et l'ensemble des bourgeons se trouve réparti sur trois ou quatre bandes annulaires superposées. Chacun de ces anneaux constitue un adénomère. Cette adénomérie, à bien examiner les faits, paraît un peu schématique, mais il n'en reste pas moins vrai que sur une étendue correspondant à plusieurs segments mésoblastiques, il existe, sur la surface du tube digestif, des bourgeons disposés en série.

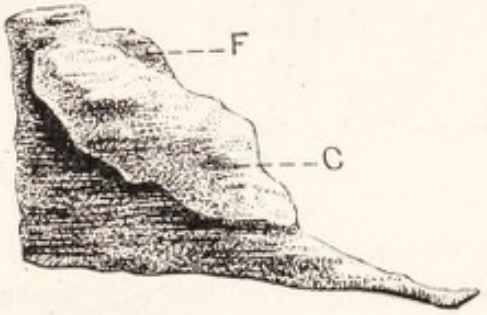


Figure 543. — Embryon de Torpedo. Renflement hépatique primitif. *C*, ébauche cystique ; *F*, ébauche hépatique proprement dite.

Cette première phase franchie, l'ébauche hépato-pancréatique entre dans la seconde : les bourgeons confluent, ceux de la région dorsale se rassemblent en un renflement continu et régulier, médio-dorsal, qui donnera naissance au pancréas dorsal ; ceux qui sont dans le plan médio-ventral se confondent aussi en une évagination unique qui n'est autre que la gouttière hépatique primitive ; enfin les bourgeons latéraux réunis aussi en une saillie unique, s'unissent aux côtés de la gouttière hépatique et sont la source des pancréas ventraux.

Tous les bourgeons primitifs ne sont pas englobés dans les ébauches définitives ; il en est, surtout parmi les dorsaux et les latéraux, qui restent en dehors d'elles. Généralement ils disparaissent, mais ils peuvent cependant donner naissance à des îlots pancréatiques accessoires, que l'on rencontre normalement ou par anomalie dans diverses régions du tube digestif (Debeyre, Broman).

Passons maintenant à l'étude plus détaillée de la seconde étape. Chez tous les Vertébrés, avec de légères variantes, l'ébauche du foie est un renflement longitudinal du pourtour ventral du tube digestif, s'étendant du sinus veineux jusqu'à l'ombilic dans les œufs à segmentation partielle, jusqu'à l'ébauche de l'intestin grêle (anse intestinale) dans tous les autres (fig. 543).

Ce renflement n'est que la marque extérieure d'une gouttière, due à une dilatation de la lumière intestinale. C'est aux dépens de ce renflement que vont se former à la fois le tissu hépatique et toutes ses voies d'excrétion.

Chez les Amphibiens (Weysse, Hammar), le mot de renflement est exagéré

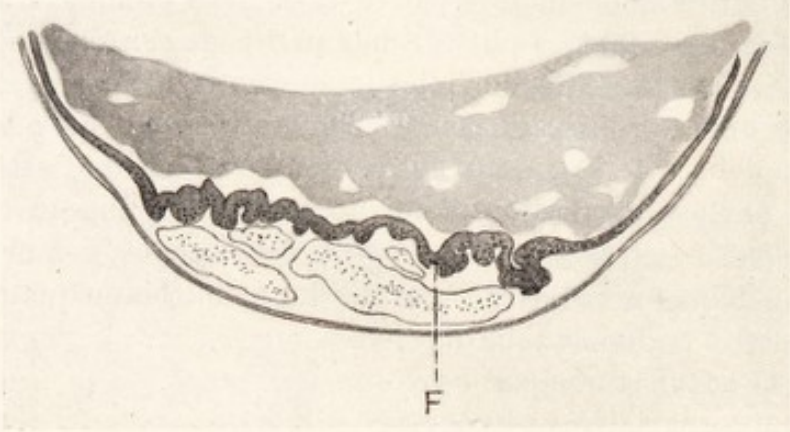


Figure 544. — Embryon de sterlet. Coupe passant par l'ébauche du foie (*F*) en forme de plaque épithéliale plissée (d'après Nicolas).

en ce sens que c'est toute la partie ventrale de la masse compacte des cellules hypoblastiques qui se sépare par étranglement de la partie dorsale, mais ce n'est là qu'un simple détail. Chez les Ganoïdes, tout au moins chez l'Acipenser (Nicolas), la gouttière est remplacée par une large plaque d'épithélium cylindrique, qui se différencie à la surface ventrale de l'amas des gros globes deutoplasmiques (fig. 544). Mais ce sont les seules variantes qui méritent d'être mentionnées.

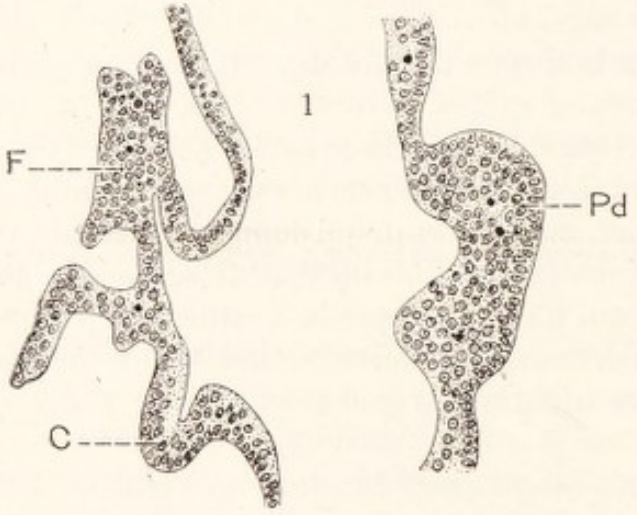


Figure 545. — Embryon de lapin. Coupe sagittale du tube digestif et des ébauches glandulaires. *C*, ébauche cystique ; *F*, ébauche hépatique proprement dite ; *I*, tube digestif ; *Pd*, pancréas dorsal.

En regard de ce renflement, mais sur le bord dorsal du tube digestif, il en existe un autre apparaissant au même stade ou à peine un peu plus tardivement, mais il est moins étendu en longueur (fig. 545) ; il donnera naissance au pancréas dorsal. Il existe sous cette forme chez tous les Vertébrés à l'exception des Cyclostomes, où le pancréas n'est représenté (?) que par des nodules épithéliaux naissant d'une prolifération tardive, diffuse et en nappe étendue, de l'épithélium intestinal.

Le foie et le pancréas dorsal sont, chez les Sélaciens, les seules glandes annexes de l'intestin moyen. Mais à partir des Ganoïdes et des Téléostéens, jusqu'aux Mammifères, il apparaît en outre des ébauches pancréatiques ven-

trales. Elles se présentent comme deux petits tubercules, l'un à droite et l'autre à gauche, placés au point de continuité entre la partie caudale du renflement hépatique et l'épithélium intestinal (fig. 546, 547). Ils ne se distinguent nettement qu'à des stades relativement tardifs, quand l'ébauche du foie a déjà commencé à se modifier.

Les ébauches du pancréas ventral ont été découvertes, il y a déjà longtemps, chez les Téléostéens et les Amphibiens (Göppert, Laguesse, Stöhr, Hammar, Gianelli), retrouvées ensuite par un grand nombre d'auteurs chez les Amniotes (Stoss, Felix, etc.), puis chez les Dipneustes (Neumayer, Gr. Kerr), les Ganoïdes (Piper, Nicolas), et elles ont été décrites tout récemment chez les Marsupiaux (Marg. Tribe). Parmi les Mammifères, il n'y a guère que le cobaye (Helly, Gianelli) et le genre Citellus (Janosik, Völker, Johnson) qui en soient dépourvus ou n'en présentent que des vestiges tout à fait éphémères. L'ébauche droite peut exister seule, comme c'est le cas chez le bœuf (Pensa). Enfin, les deux bourgeons peuvent s'unir en contournant le pourtour caudal renflement hépatique (lapin et d'autres Mammifères).

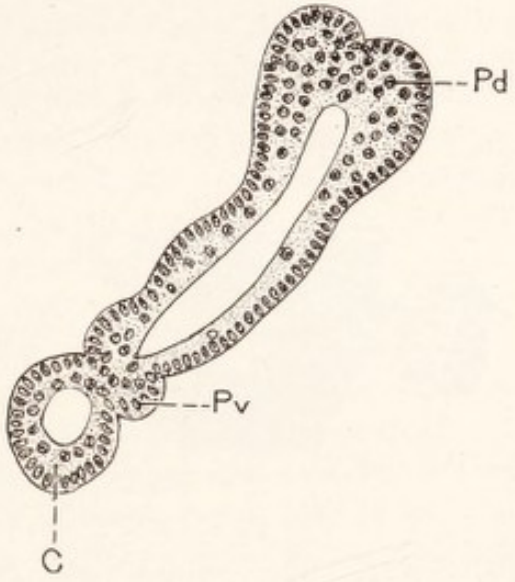


Figure 546. — Embryon de lapin. Coupe transversale de l'intestin moyen. *C*, ébauche cystique ; *Pd*, pancréas dorsal ; *Pv*, pancréas ventraux.

Alors commence la troisième étape, pendant laquelle les ébauches que nous venons de passer en revue prolifèrent et se différencient.

Foie. — C'est le renflement hépatique qui se modifie le premier. Sa paroi s'épaissit davantage, d'abord dans sa partie antérieure. Chez les Cyclostomes et les Sélaciens, elle s'étale en deux ailes latérales (fig. 543), puis s'accroît en fournissant de nombreux diverticules collatéraux creux, qui s'engagent en se ramifiant dans le mésenchyme ambiant. Partout ailleurs, il en naît des traînées cellulaires compactes qui se divisent abondamment et s'anastomosent en réseau.

Mais toujours, même chez les animaux qui sont, à l'état adulte, dépourvus de vésicule biliaire (Scammon), la zone de prolifération n'occupe que les deux tiers craniaux environ du renflement primitif ; la partie caudale reste lisse et délimitée par un contour net : en d'autres termes, elle n'intervient pas dans la formation du tissu hépatique et c'est à ses dépens que se constituera la vésicule biliaire. On l'appelle ébauche cystique, par opposition au reste qui est l'ébauche hépatique proprement dite (fig. 545 ; voir aussi fig. 535).

En même temps que ces premiers changements se produisent, tout le renflement primitif se sépare de la paroi ventrale de l'intestin par un étranglement de plus en plus profond et qui marche dans le sens cranio-caudal d'une part, caudo-cranial de l'autre (fig. 545 et 535). Et comme la production de

travées hépatiques continue et même s'exagère, comme l'ébauche cystique elle-même s'allonge et grandit, il en résulte que l'ensemble formé par l'ébauche hépatique proprement dite et l'ébauche cystique, ne communique plus avec le tube digestif que par un pédicule rétréci mais toujours creux : c'est le premier rudiment du canal cholédoque. Cranialement, il se continue dans la masse du foie par des cordons cellulaires pleins d'abord, creux ensuite, qui deviendront les canaux hépatiques. Leur nombre et leur disposition varient suivant les groupes ou même les espèces ; aussi ne pouvons-nous entrer dans le détail de leur développement.

Il résulte de cette description que le foie tout entier dérive des cellules constitutives de l'ébauche hépatique proprement dite, l'ébauche cystique n'intervenant en rien. Les travées hépithéliales du tissu hépatique embryonnaire rencontrent, dans leur expansion, les parois du sinus veineux et de ses veines afférentes (fig. 535) ; elles les refoulent devant elles, découpent ainsi

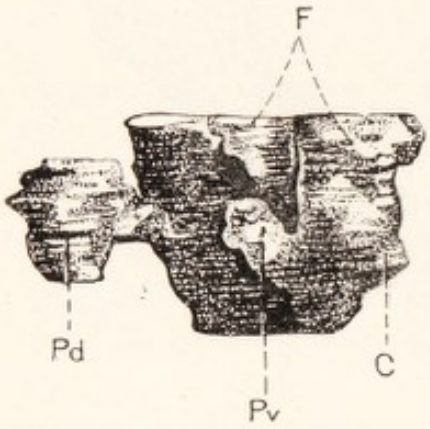


Figure 547. — Embryon de Lacerta muralis. Moulage des glandes annexes du tube digestif. *C*, ébauche cystique ; *F*, ébauche hépatique proprement dite ; *Pd*, *Pv*, pancréas ventral et dorsal.

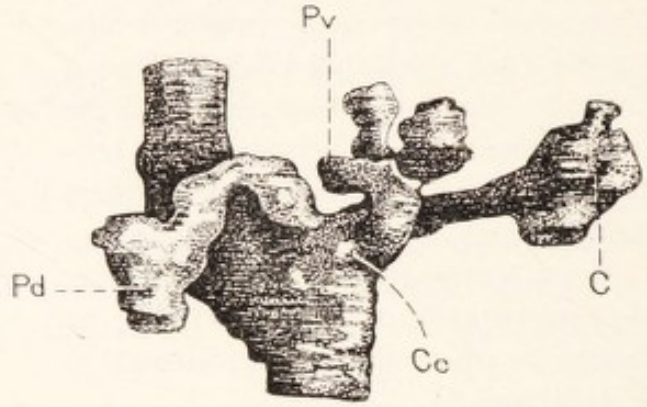


Figure 548. — Embryon de Lacerta muralis. Moulage du duodénum. *C*, *F*, *Pd*, *Pv*, comme précédemment ; *Cc*, canal cholédoque.

les cavités vasculaires et les transforment en un système de lacunes anastomosées en réseau, dont elles-mêmes occupent les mailles (vaisseaux sinusoïdes de Ch. S. Minot) (fig. 550). Ce processus est le début de la formation du système porte, qui permettra au foie d'exercer sa fonction endocrine.

Pancréas dorsal. — Chez tous les Vertébrés à partir des Sélaciens, la gouttière pancréatique s'isole par étranglement de la paroi dorsale du tube digestif et n'y reste plus unie que par un pédicule rétréci qui deviendra son canal excréteur (canal de Santorini de l'anatomie humaine). Le pancréas n'est au début qu'un renflement terminal de ce canal (fig. 547) ; l'épithélium qui le constitue donnera par sa prolifération le tissu pancréatique tout entier, l'endocrine comme l'exocrine (Laguesse).

Pancréas ventraux. — Embryologiquement, leur destinée est plus compliquée et aussi plus variable que celle du pancréas dorsal, tandis qu'histologiquement ils n'en diffèrent pas de façon appréciable (1). Leurs ébauches

(1) On a pu croire à un moment donné que le pancréas dorsal était seul à donner des

siègent au niveau de l'embouchure du cholédoque dans l'intestin (fig. 547), et ne sont au début que de courts culs-de-sac, identiques en général à droite et à gauche. Toutes deux peuvent proliférer et donner du tissu pancréatique, leur embouchure persistant comme canal excréteur. Le plus souvent, cependant, les deux pancréas ventraux se fusionnent en une glande unique et les deux canaux se confondent, ou bien l'un des deux, de préférence celui de gauche, s'atrophie. Le canal unique (canal de Wirsung de l'anatomie humaine) vient s'ouvrir dans le tube digestif au même point que le cholédoque (fig. 548). Enfin, le tissu glandulaire ventral ne reste pas non plus isolé ; par suite de déplacements topographiques différents selon les espèces, souvent compliqués mais sans intérêt au point de vue de l'embryologie générale, il se fusionne tôt ou tard et plus ou moins complètement avec le pancréas dorsal. La glande commune ainsi formée peut conserver ses deux canaux excréteurs, mais l'un des deux peut s'atrophier secondairement.

Mais d'autres cas peuvent encore se présenter et ils sont même assez fréquents. Une des deux ébauches ventrales peut s'effacer complètement avant d'avoir donné la moindre trace de tissu glandulaire ; c'est souvent celle du côté gauche (Lacerta muralis fig. 548, lapin), mais ce peut être aussi celle de droite (Peter, Lacerta agilis). Enfin nous avons déjà signalé que chez le veau on ne trouve jamais que l'ébauche droite et que chez le cobaye et le spermophile elles font défaut des deux côtés.

Une dernière variante enfin, qui semble caractéristique des Lacertiens, est que, au cours du développement, le canal pancréatique dorsal se déplace le long de la face latérale droite du duodénum, se rapproche du canal ventral droit (qui existe seul chez Lacerta muralis) et vient, tout à côté de lui, s'ouvrir dans le tube digestif. Dans ces cas le cholédoque, les canaux de Wirsung et de Santorini ont une embouchure commune (fig. 548).

CROISSANCE DU FOIE. DÉVELOPPEMENT DE LA MEMBRANE PLEURO-PÉRICARDIQUE ET DU DIAPHRAGME

Les déplacements topographiques que subissent les diverses parties du tube digestif au cours de leur croissance, leur influence sur la disposition des mésentères et des divers replis péritonéaux, seront laissés de côté dans ce livre. Ils n'ont guère d'intérêt qu'au point de vue de l'anatomie humaine et se trouvent exposés en détail dans tous les traités importants. Le cloisonnement définitif du cœlome chez les Vertébrés supérieurs retiendra seul notre attention ; dans la série on assiste, en effet, d'abord à l'isolement de la cavité péricardique du reste du cœlome viscéral, puis, chez les formes les plus élevées, à la subdivision de ce cœlome en cavités pleurales et cavité péritonéale.

lots endocrines. C'est très probablement inexact et la différence entre les deux pancréas, si elle est constante, est d'ordre purement quantitatif (Laguesse).

Nous en avons réservé l'étude jusqu'ici parce que, pour la réalisation des

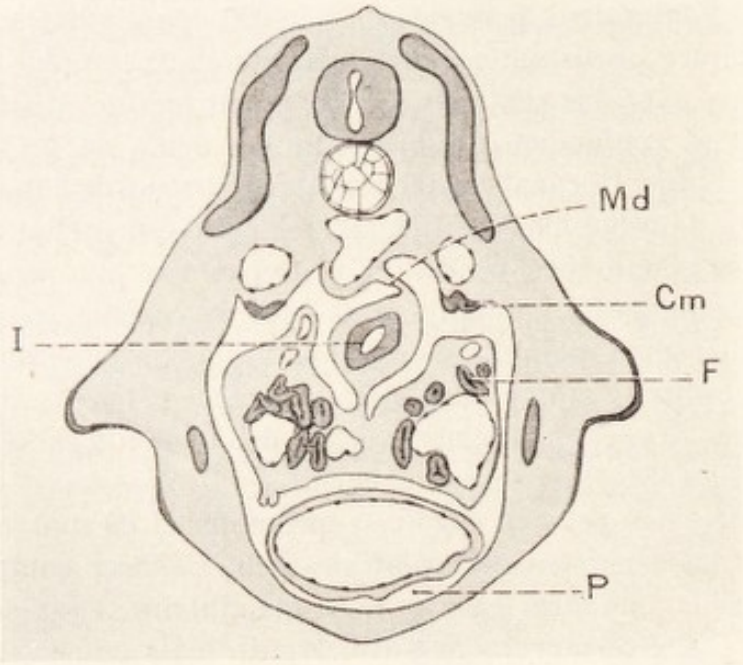


Figure 549. — Embryon de Spinax niger. Coupe transversale. *Cm*, canal de Muller ; *F*, foie ; *I*, tube digestif ; *Md*, mésentère dorsal ; *P*, cœur et péricarde.

dispositions définitives, le développement du foie ou, plus exactement, sa croissance, joue un rôle considérable.

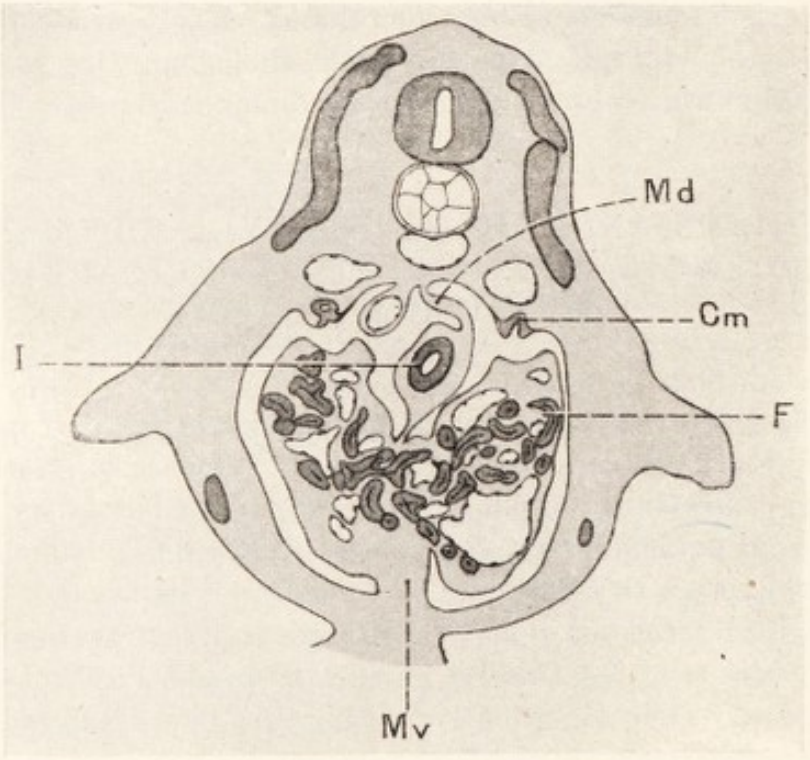


Figure 550. — Embryon de Spinax niger. Coupe transversale. Même légende que figure précédente. *Mv*, mésentère ventral.

Chez tous les Anamniotes, la cavité péricardique se ferme de toutes parts,

sauf chez les Sélaciens où un petit pertuis de communication persiste toute la vie. C'est dans ce groupe qu'on peut le plus facilement suivre les étapes de cette fermeture (Balfour, Hochstetter, etc.) ; elles ont été assez bien étudiées aussi chez les Amphibiens et les Dipneustes (Mathes, H. Rabl, Broman) sans que l'on ait observé de différences importantes.

On se rappelle qu'à des stades qui précèdent la période de prolifération de l'ébauche hépatique, les canaux de Cuvier, en s'ouvrant dans le sinus veineux (fig. 532), formaient, avec ce dernier, une cloison frontale placée à la voûte de la cavité péricardique. Cette cloison a d'abord exactement l'étendue des canaux de Cuvier eux-mêmes et en avant (fig 531) comme en arrière d'eux (fig. 549), les deux portions du cœlome se remettent librement en continuité.

L'orifice de continuité antérieur aux canaux de Cuvier se ferme le premier et cela par un processus très simple. L'espace compris entre la face dorsale du septum frontal, la face interne des canaux de Cuvier, la face externe du mésentère dorsal et du bourrelet mésenchymatique qui contient l'œsophage (fig. 532) s'obture, tout simplement par coalescence des parois qui le délimitent. L'obturation est complète chez les Téléostéens et les Amphibiens, incomplète chez les Sélaciens.

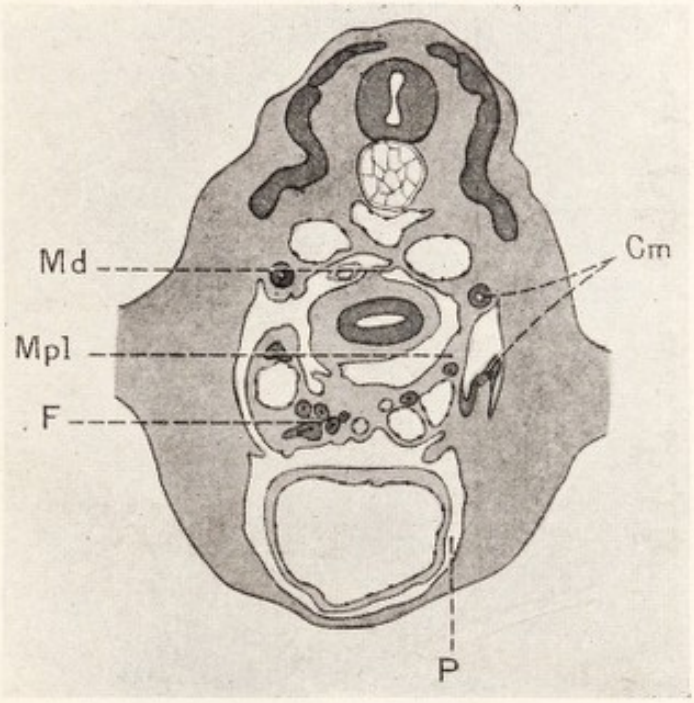


Figure 551. — Embryon de Spinax niger. Coupe transversale. Même légende que figures précédentes. *Mpl*, crête du canal de Muller.

En arrière des canaux de Cuvier, l'espace à combler pour former un fond complet à la cavité péricardique est beaucoup plus vaste. C'est aussi par soudure de ses bords qu'il s'oblitérera. Les travées de tubules issues de l'ébauche hépatique proprement dite s'engagent, par leur prolifération, autour des veines qui aboutissent au sinus veineux, en découpent les parois et en s'amassant font dans le cœlome une saillie de plus en plus considérable (fig. 549, 550) en rapport, par sa face inférieure, avec l'extrêmité caudale du cœur (fig. 549), Au-delà de la pointe de ce dernier, elle s'unit à la paroi ventrale du corps par un large méso médio-ventral, première ébauche du ligament suspenseur (fig. 550).

Dans la suite, l'envahissement du foie se poursuit ; il s'engage dans la partie postérieure du septum formé primitivement par les canaux de Cuvier (fig. 551, comparer avec fig. 532) et s'étale là, jusqu'à leur union à la

paroi latérale du corps. Entre ce point (fig. 551) et l'ébauche du ligament suspenseur (fig. 550), il est librement appendu au pourtour ventral du tube digestif (fig. 549). Mais bientôt, dans toute cette région, ses faces latérales se soudent, au-dessus du cœur, à la paroi pariétale de la cavité viscérale. Ainsi la cavité péricardique se trouve complètement close et c'est en somme le foie qui en forme les parois supérieure et caudale. Plus tard, ces parois deviendront simplement fibreuses, parce que l'organe hépatique s'en retirera pour ne plus y être uni que par un ligament. Ces dispositions ne se modifieront plus jusqu'à l'état adulte.

Chez les Amniotes, les processus se déroulent de façon sensiblement analogue. Nous avons décrit antérieurement le septum transversum, puis la masse mésenchymateuse qui s'étend entre le fond de la cavité péricardique et l'ombilic, dans laquelle s'engage l'ébauche hépatique (fig. 535) et que l'on a longtemps appelée le foie primitif (Kölliker). Le foie envahit de plus en plus ce tissu, l'épaissit et l'allonge. Mais il résulte de tous ces faits que, dès que le septum transversum s'est formé, la cavité péricardique possède une paroi caudale, est séparée là de la cavité pleuro-péritonéale et ne communique plus avec elle qu'en avant des canaux de Cuvier. Cette communication va s'oblitérer, comme chez les Sélaciens, mais par un processus plus compliqué ; cette fermeture effectuée, la cavité péricardique sera complètement séparée des cavités pleurales qui sont au-dessus d'elle.

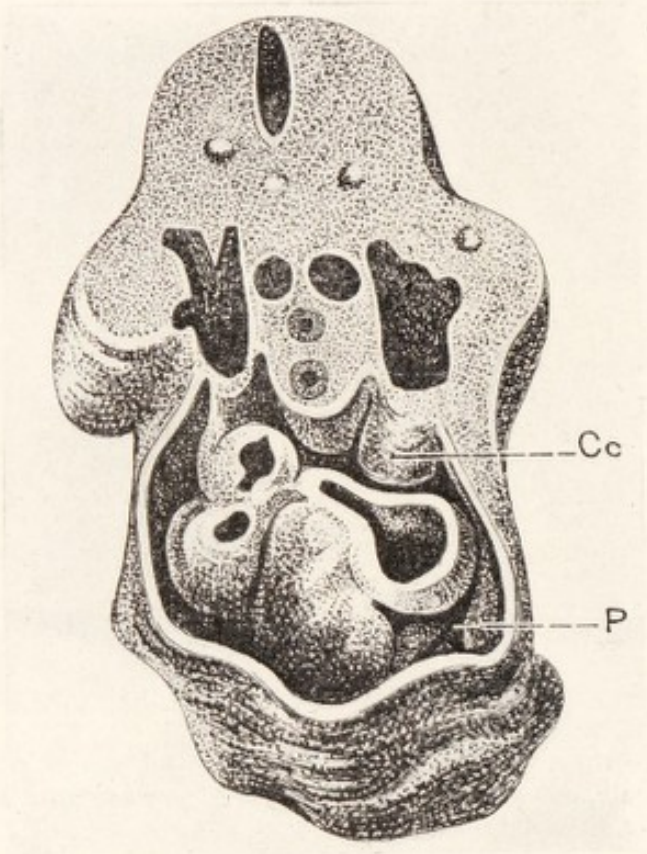


Figure 552. — Embryon de lapin. Moulage de la région des canaux de Cuvier *Cc*, *P*, cœur et péricarde.

Les canaux de Cuvier, d'abord exactement transversaux (fig. 533), s'allongent et prennent une direction oblique dans le sens cranio caudal (fig. 552). Ils siègent juste au devant (cranialement) des ailes pulmonaires, saillantes dans la cavité pleuro-péritonéale et dont leur pourtour postérieur coiffe, sans y adhérer, l'extrémité antérieure. Les canaux de Cuvier longent, dans leur partie oblique, les faces latérales du bourrelet mésenchymateux dans lequel est contenu l'œsophage. Une fente les en sépare ; cette fente qui n'est que l'extrémité craniale des futures cavités pleurales, s'ouvre ventralement, au-dessus des canaux de Cuvier, dans la cavité péricardique. On a donné à ces

fentes le nom de gouttières pleuro-péricardiques. A des stades ultérieurs, sur des embryons de lapin de 13 à 14 jours, les gouttières pleuro-péricardiques se ferment par coalescence de leurs parois, le bourrelet œsophagien s'unit aussi à la face dorsale du cœur et ainsi la cavité péricardique se trouve close.

Seulement, pendant ce temps, derrière les canaux de Cuvier, les ailes pulmonaires se sont étendues et les cavités pleurales avec la cavité péricardique se sont dilatées de dedans en dehors. En somme tout a grandi et comme les canaux restent en place, à peu de distance à droite et à gauche du plan médian, c'est en dehors d'eux que cet agrandissement se fait et une membrane fibreuse se tend de leur bord externe aux parois latérales du corps. On lui donne le nom de membrane pleuro-péricardique qu'elle mérite encore chez l'adulte. Elle est à la voûte de la cavité péricardique.

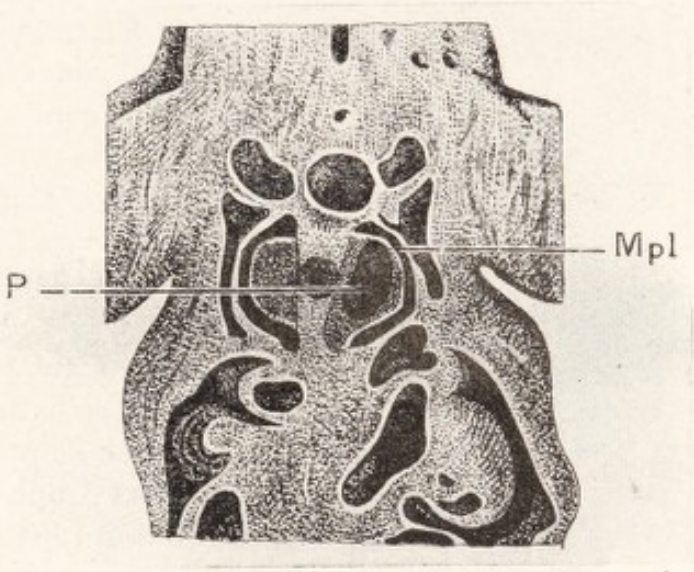


Figure 553. — Même moulage que la figure précédente, mais vu par sa face postérieure. *Mpl*, membranes pleuro-péritonéales ; *P*, ailes pulmonaires.

Les faits sont les mêmes chez tous les Amniotes avec de légères variantes et sont d'ailleurs bien connus aujourd'hui (His, Uskow, Ravn et d'autres). Simples quand on les exprime sous une forme générale, ils deviennent très compliqués quand on entre dans le détail et qu'on cherche à expliquer les dispositions réalisées à l'état adulte, spécialement chez les Mammifères et l'homme. Mais tel n'est pas notre but et nous nous en tiendrons à ce qui vient d'être dit.

Diaphragme dorsal. — Le diaphragme dorsal, qui n'atteint son complet développement que chez les Mammifères, va se former sur le prolongement du septum transversum, lequel est un véritable diaphragme ventral, et il séparera les cavités pleurales de la cavité péritonéale. Son développement est très complexe parce qu'il est, en réalité, la résultante de la croissance d'une série d'organes voisins et tout spécialement du foie. Nous tâcherons d'exposer aussi clairement que possible les phases les plus caractéristiques de ce développement.

Quand on examine, chez les Amniotes et même chez les Amphibiens, les rapports que présentent les ébauches pulmonaires avec les organes voisins, on constate (fig. 554) que chacune d'entre elles, accolée aux bords latéraux de l'œsophage, est également unie aux bords latéraux de la face dorsale du foie par un repli ou ligament très court. On leur a donné le nom de mésos latéraux droit et gauche (mésos pulmonaires, mésos-hépatopulmonaires, hépato-

caves, etc., de Ravn, Hochstetter, Bertelli, Gianelli, Rösler et autres). Ils isolent du reste du cœlome, un recessus compris entre le foie et le tube digestif et que le méso médian hépato-entérique divise en deux moitiés latérales. Cranialement, ces deux recessus se terminent en culs-de-sac sur la face dorsale de la membrane pleuro-péricardique ou, chez les Amniotes, de la portion pleuro-péricardique du septum transversum. Caudalement, ils s'ouvrent dans le reste de la cavité viscérale, parce qu'à un moment donné les mésos latéraux s'interrompent et se terminent par un bord libre, fortement concave et dont les extrémités se prolongent en deux crêtes : l'une, ventrale, se perd sur la face dorsale du foie chez les Amphibiens, du septum transversum et du foie chez les Amniotes ; l'autre, dorsale, s'étend beaucoup plus loin à la voûte de la cavité viscérale en s'atténuant progressivement (fig. 555). Cette crête dorsale a été désignée sous le nom de prolongement caudal.

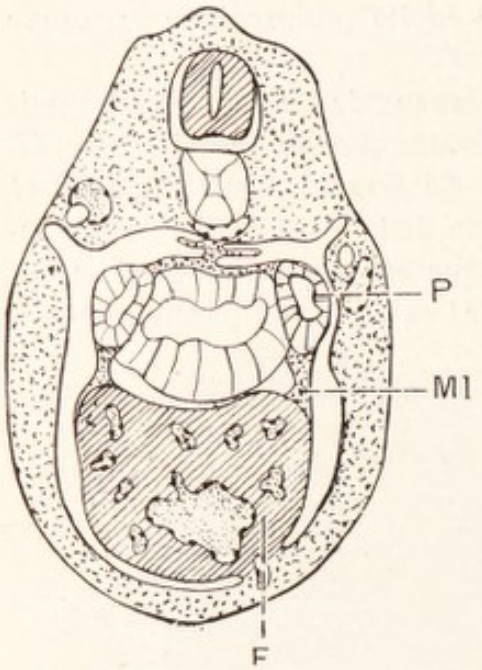


Figure 554. — Embryon d'Axolotl. Coupe transversale dans la région des poumons *P*. *F*, foie ; *Ml*, mésos latéraux.

Des Amphibiens aux Mammifères et à l'homme (His, Swaen) le méso latéral droit répond exactement à la description qui vient d'en être faite. A gauche, il est toujours plus court, plus rudimentaire et son prolongement caudal est à peine marqué ; il est aussi net pourtant chez les Reptiles et les Oiseaux (Ravn, Hochstetter, Bertelli,

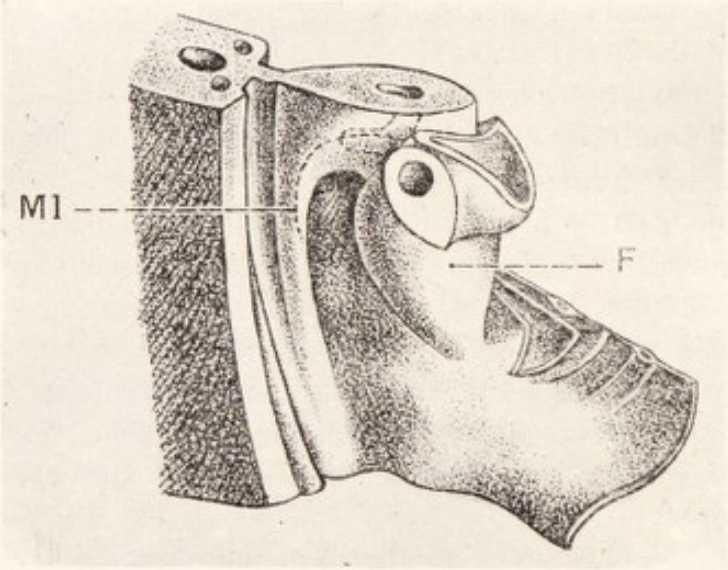


Figure 555. — Embryon de Poulet. Moulage du méso latéral (*Ml*) et de son prolongement caudal. *F*, foie (d'après Ravn).

Brouha) que chez les Amphibiens (fig. 563), mais chez les Mammifères, il fait complètement défaut ou il n'en existe qu'un vestige.

Quelle est l'origine des mésos latéraux ? Sont-ils dus à un accollement secondaire des ailes pulmonaires à la face dorsale du septum transversum ou du foie (Ravn, Hochstetter, Rösler) ? Ou leur présence est-elle due à un creusement, une pénétration du cœlome dans le mésenchyme compact qui unissait le poumon, le tube digestif et le foie ? La seconde éventualité a nos préférences, mais la question est, en fait, d'importance secondaire pour le sujet que nous traitons en ce moment.

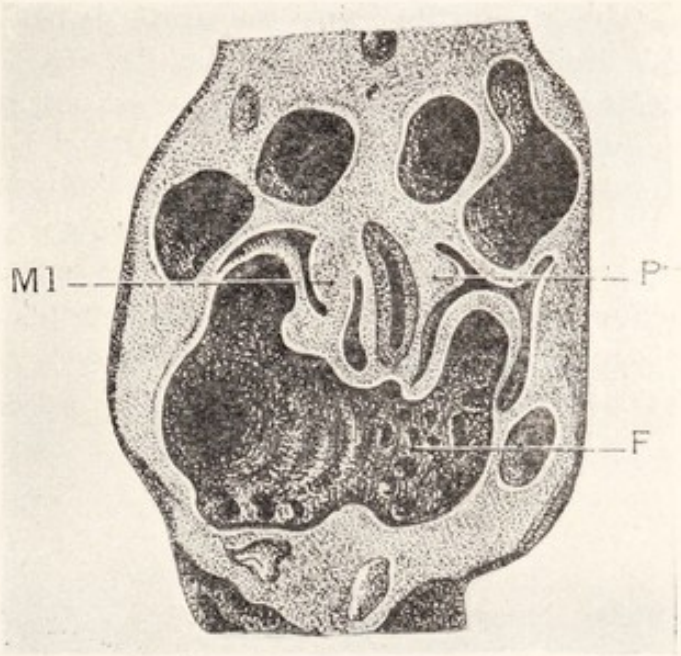


Figure 556. — Embryon de Lapin. Moulage de la région du méso latéral (*Ml*). *F*, foie ; *P*, aile pulmonaire.

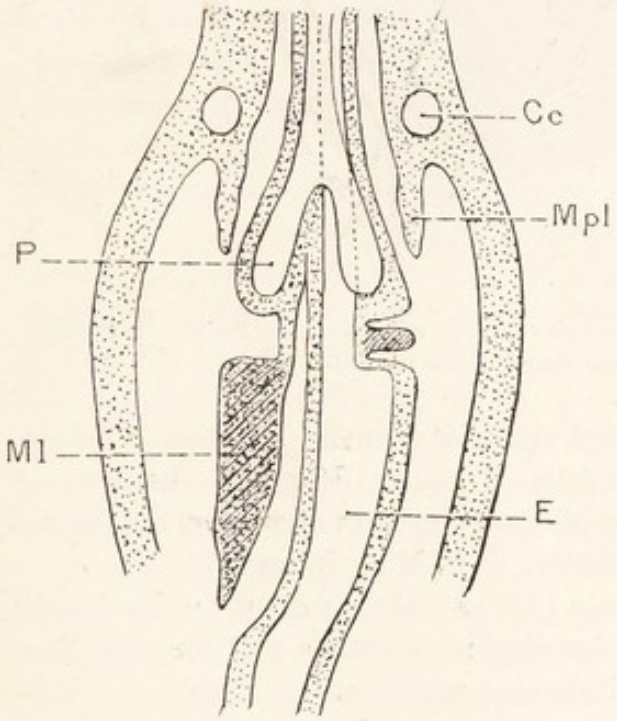


Figure 557. — Schéma de la formation des parois des cavités pleurales chez les Mammifères. *Cc*, canaux de Cuvier ; *E*, estomac ; *Ml*, méso latéral ; *Mpl*, membranes pleuro-péritonéales ; *P*, poumons.

Dans le développement du diaphragme des Mammifères, le méso latéral droit joue un rôle très important. Au fur et à mesure que l'embryon avance en âge, il s'allonge, son bord libre recule, et il s'étend de plus en plus loin sur la face dorsale du foie qui a envahi, dans son accroissement, la presque totalité du septum transversum (fig. 556). Il finit par se prolonger bien au delà de l'extrémité terminale du poumon, sous forme d'un simple méso-hépatique dorsal ; le recessus dont il forme la paroi externe, dans cette région, est destiné à devenir l'arrière cavité des épiploons (Swaen). Son prolongement caudal, long et épais, contient, à sa base, la veine cave inférieure (Ravn, Hochstetter).

Mais ce qui importe davantage c'est que, juste au delà du fond du cul-de-sac pulmonaire, le tissu hépatique, en pleine croissance, envahit le méso latéral, l'épaissit fortement et

brusquement (fig. 557). Il en résulte la formation, en ce point, d'une petite surface plane ou légèrement concave sur laquelle repose l'extrémité de l'aile pulmonaire et constitue ainsi une sorte de petite paroi caudale à la cavité pleurale droite en voie de délimitation (fig. 558).

Du côté gauche, un résultat analogue est obtenu par un processus très différent, en raison de l'absence de méso latéral. Sous le fond du tube pulmonaire, entre lui et le grand cul-de-sac de l'estomac qui commence à s'ébaucher, s'insinue le lobe latéral gauche du foie, envahissant le mésenchyme qui tapisse la face latérale de l'œsophage et se formant un revêtement de son épithélium cœlomique. Il s'engage ainsi jusqu'à la paroi dorsale du corps, en une lame mince dont la face caudale revêt le grand cul-de-sac de l'esto-

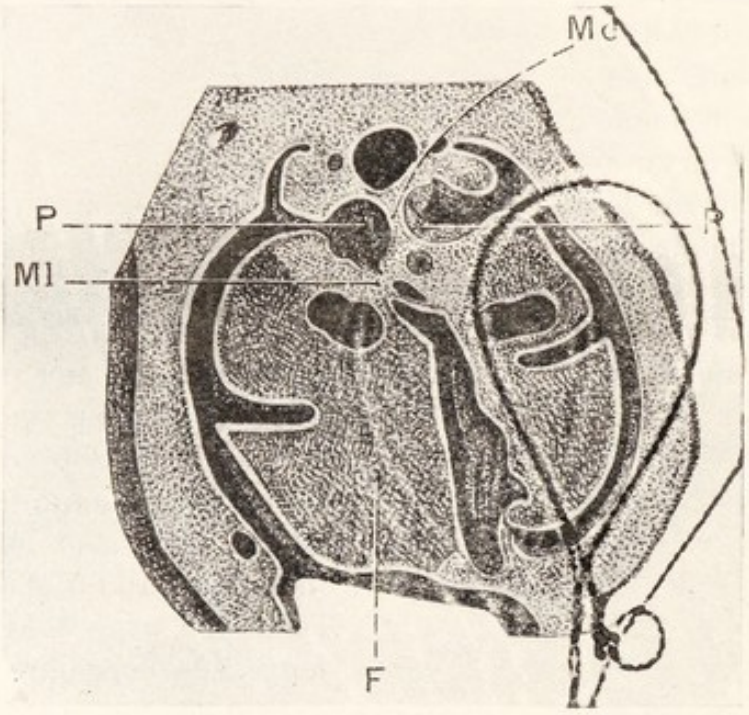


Figure 558. — Embryon de Lapin. Moulage des parois caudales des cavités pleurales (*P*). *F*, foie ; *Md*, mésentère dorsal ; *Ml*, méso latéral.

mac, tandis que sa face craniale forme à la cavité pleurale gauche, la même paroi qu'à droite (fig. 557 et 558). Des faits analogues, déjà reconnus partiellement par Ravn, ont été observés par plusieurs auteurs chez divers Mammifères et chez l'homme (Swaen, Hochstetter, F. P. Mall, Broman).

Grâce à ce développement, la partie la plus reculée du diaphragme dorsal se trouve constituée, puisque les extrémités des poumons ne plongent plus librement dans une cavité pleuro-péritonéale commune.

Mais néanmoins, les cavités pleurales sont encore largement ouvertes en dehors (fig. 558) et pour que le diaphragme soit complet, cette ouverture doit se fermer. Pour cela va intervenir une formation dont il n'a pas encore été question et qui n'est d'ailleurs nullement propre aux Mammifères, puisqu'on la trouve, déjà bien ébauchée, chez les Sélaciens : c'est le méso suspenseur du canal de Müller et du mesonephros.

Nous avons vu antérieurement que chez les Sélaciens et les Amphibiens,

l'entonnoir cœlomique mullérien se forme dans la région du pronephros et probablement aux dépens des néphrostomes. Quand il est constitué, sur son prolongement s'étend, en direction craniale, une longue bande d'épithélium cœlomique épaissi, qui s'avance jusqu'au pourtour postérieur du septum péricardique (mésocarde latéral) formé par l'anastomose des canaux de Cuvier et du sinus veineux (fig. 549). Dans la suite, l'entonnoir se déplace le long de cette bande, se reporte de plus en plus en avant et finit par venir siéger sur la paroi dorsale du péricarde (fig. 551, comparer avec fig. 550 et 549). Là, chez les Sélaciens, les deux entonnoirs se rapprochent et se confondent en un orifice unique (C. Rabl, Hochstetter, etc.).

Ce déplacement est dû au plissement, puis à l'invagination de la bande épaissie d'épithélium cœlomique, qui se transforme ainsi progressivement en tube. Quand il est effectué, toute la partie antérieure du canal de Muller se trouve dans un repli de la paroi du cœlome (fig. 551 à gauche), qui se confond en arrière dans la saillie du mesonephros, tandis qu'en avant, il s'infléchit vers la voûte péricardique et prend une direction dorso-ventrale (fig. 551 à droite du lecteur). En dehors de cette partie dorso-ventrale, se trouve naturellement un petit cul-de-sac de la cavité viscérale.

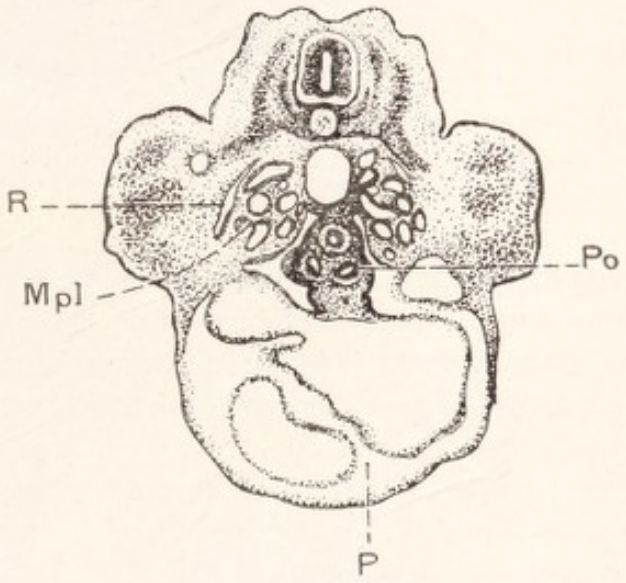


Figure 559. — Embryon de Lacerta agilis. Coupe transversale (d'après Bertelli). *Mpl*, crête du mesonephros; *P*, cœur et péricarde; *Po*, poumons; *R*, recessus cœlomique.

Des dispositions complètement analogues à celles des Sélaciens et réalisées par les mêmes processus, s'observent chez les Amphibiens (H. Rabl), et l'étude du développement des Amniotes a démontré le fait remarquable que cette crête du canal de Muller, profondément remaniée il est vrai, est utilisée chez eux pour l'achèvement de la fermeture des cavités pleurales (Bertelli, Hochstetter et autres).

Chez les Amniotes, l'entonnoir cœlomique des canaux de Muller ne remonte jamais aussi loin que chez les Sélaciens et ne dépasse guère l'extrémité craniale du mesonephros. Aussi, chez les Reptiles où les dispositions sont très claires, la crête du canal de Muller est-elle plutôt une crête du mesonephros (fig. 559, 560) qui devient plus tard purement membraneuse, quand cet organe s'atrophie (Bertelli).

Chez les Mammifères, où elle évolue en un diaphragme complet, elle apparaît d'emblée comme une crête purement membraneuse, saillant de chaque côté sur le pourtour caudal du canal de Cuvier (fig. 553) et se terminant par un bord libre fortement concave. Les extrémités de ce bord se prolongent en crêtes ou piliers, l'un ventral qui se perd sur le lobe latéral droit ou gauche du

foie, l'autre dorsal, beaucoup plus étendu et dans lequel apparaissent bientôt les premiers tubes du mesonephros en même temps que l'entonnoir du canal de Muller (fig. 561, comparer les côtés droit et gauche). On les désigne généralement sous le nom de piliers de Uskow et leur rôle dans la formation du diaphragme est reconnu depuis longtemps (His, Uskow, Cadiat, Ravn, Lockwood, F. P. Mall, etc.). La membrane dont ils sont la terminaison, longe la face externe des ailes pulmonaires et découpe cette partie de la cavité viscérale en une partie interne, pleurale, et une partie externe qui n'est qu'un recessus en cul-de-sac de la cavité péritonéale. On lui a donné pour cela le nom de membrane pleuro-péritonéale ; elle est l'homologue de la crête du canal de Muller des Sélaciens et des Amphibiens et de la crête du mesonephros des Reptiles (Bertelli).

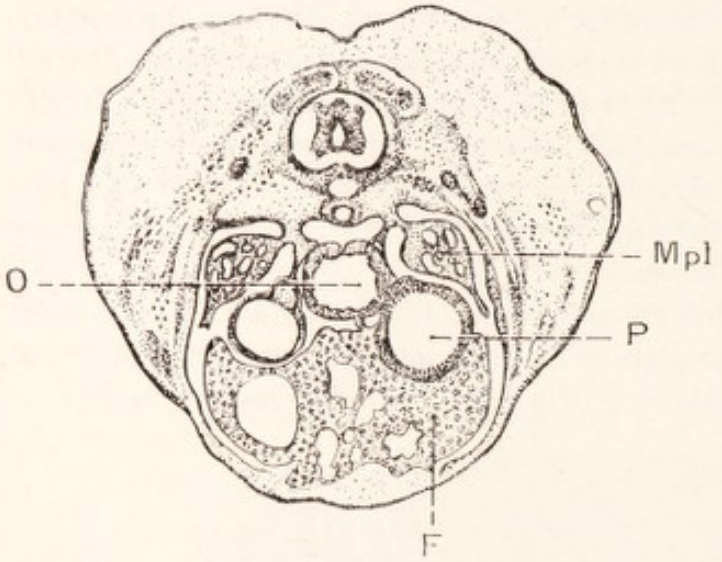


Figure 560. — Embryon de Lacerta agilis. Coupe transversale (d'après Bertelli). *F*, foie ; *Mpl*, crête du mesonephros ; *O*, œsophage ; *P*, poumons.

Quand le mesonephros s'atrophie, cette crête devient aussi, chez les Reptiles, une vraie membrane pleuro-péritonéale, et reste chez la plupart d'entre eux, pendant toute la vie, sous une forme très semblable à celle que nous venons de décrire chez l'embryon de lapin ; sous elle et entre ses piliers chaque cavité pleurale continue à s'ouvrir dans la cavité péritonéale.

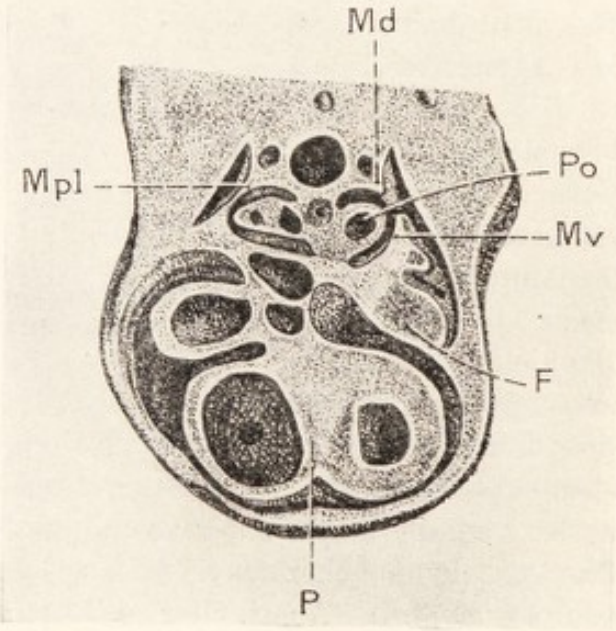


Figure 561. — Embryon de Lapin. Moulage de la région des cavités pleurales. *Mpl*, membrane pleuro-péritonéale ; *Mv*, *Md*, ses piliers ventral et dorsal ; *F*, foie ; *P*, cœur et péricarde ; *Po*, ailes pulmonaires.

Mais chez les Mammifères, les lobes latéraux du foie, qui se sont déjà engagés dans le méso latéral à droite, et à gauche dans le revêtement de l'œsophage, envahissent aussi les piliers ventraux dans toute leur étendue (fig. 561, 558), gagnent les bords libres des membranes pleuro-

péritonéales, y pénètrent jusqu'à leur insertion dorsale et, continuant à s'accroître, les font reculer progressivement en soudant de proche en proche,

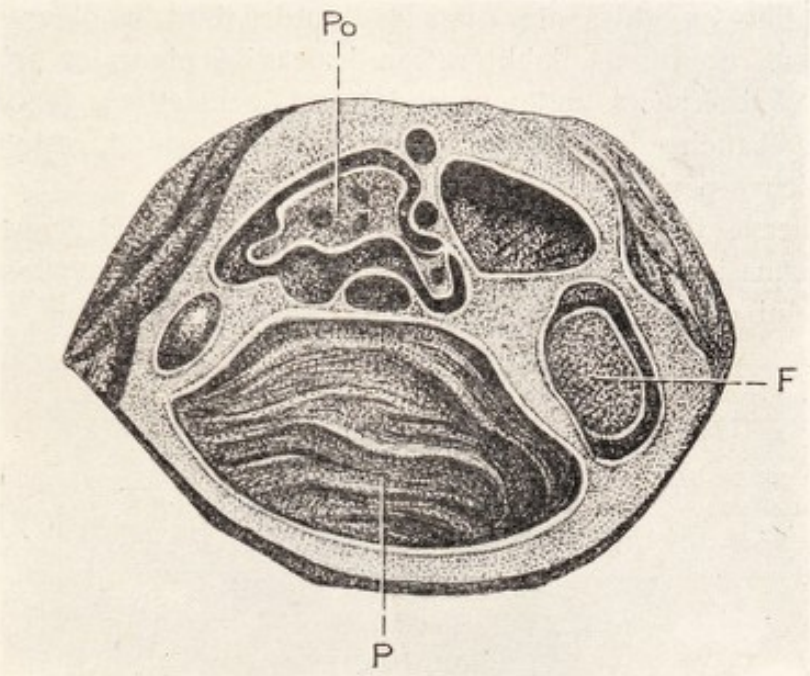


Figure 562. — Embryon de lapin. Moulage montrant le fond des cavités pleurales et péricardiques; le diaphragme est formé. *P*, péricarde ; *Po*, poumons ; *F*, foie.

dans le sens cranio-caudal, les piliers dorsaux aux piliers ventraux. Grâce à cela, la paroi latérale des cavités pleurales devient de plus en plus longue.

Or, dès le début, ce bord libre est, dans sa partie moyenne, situé juste en regard du bord latéral de la petite paroi caudale que le foie a formé aux cavités pleurales (fig. 557) ; les piliers viennent donc se continuer respectivement dans les extrémités ventrale et dorsale de ce bord (fig. 558). Et comme le foie en voie de croissance occupe à la fois paroi, bord et piliers, il les rapproche les uns des autres et ils finissent par se souder. Dès ce moment, les cavités pleurales sont complètement closes et le diaphragme, envisagé en tant que cloison qui les isole de la cavité péritonéale est constitué (fig. 562).

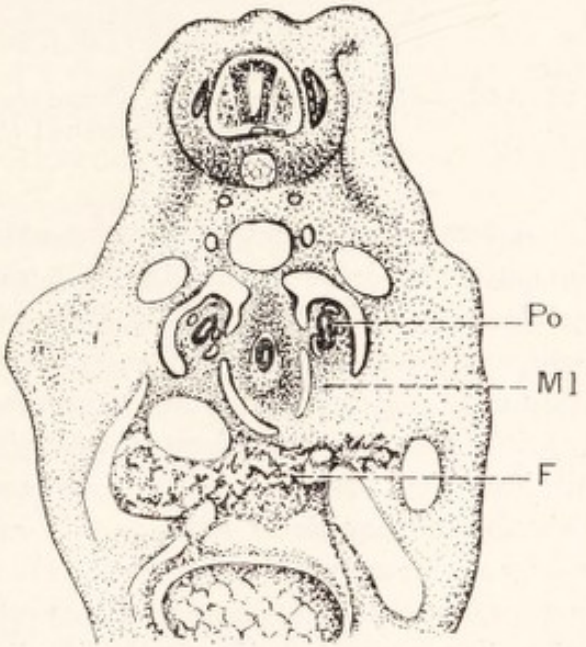


Figure 563. — Embryon de poulet. Coupe transversale (d'après Bertelli). *F*, foie ; *Po*, poumons ; *Ml*, mésos latéraux.

Le diaphragme, à ce stade, est presque exclusivement formé par du foie revêtu de l'épithélium cœlomique. Plus tard, le tissu hépatique se retirera, le diaphragme deviendra membraneux, puis musculaire par pénétration de myoblastes venus des

muscles dorsaux, et ne sera plus uni que par des ligaments aux organes voisins. Nous laisserons de côté les détails de cette évolution ultime.

Parmi les Amniotes, les Mammifères sont les seuls où le développement du foie ait cette allure envahissante. Chez les Reptiles dont les plèvres sont closes, comme les Crocodiliens, l'oblitération des cavités pleurales, très tardive, est due à des adhérences toutes secondaires (Hochstetter). Ils n'ont donc jamais qu'une ébauche de diaphragme qui n'évolue pas et reste à l'état de membranes pleuro-péritonéales.

Celles-ci, chez les Oiseaux, sont tout à fait rudimentaires et ne jouent aucun rôle dans la formation du diaphragme ornithique, qui n'est aucunement l'homologue de celui des Mammifères (Bertelli). Dans sa formation, ce sont les

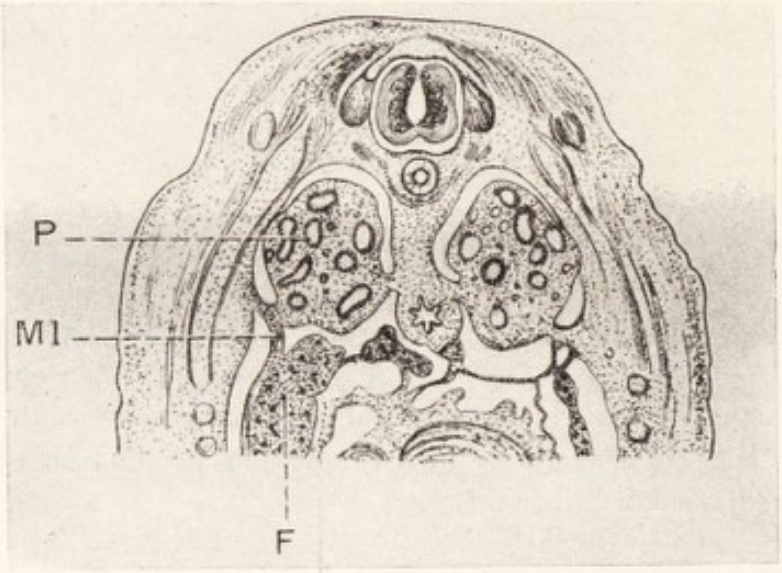


Figure 564. — Embryon de poulet. Coupe transversale (d'après Bertelli). *F*, foie ; *Ml*, mésos latéraux ; *P*, poumons.

mésos latéraux, entraînés par les poumons, qui interviennent. Les ébauches pulmonaires les épaississent (fig. 563), y envoient des bourgeons qui deviendront des sacs aérifères (fig. 564). Leur insertion ventrale s'étale transversalement jusqu'aux parois latérales de la cavité viscérale, tout le long desquels les poumons contractent des adhérences continues En fait, chez les Oiseaux, les cavités pleurales ne se ferment pas, elles disparaissent et le diaphragme ornithique n'est pas un véritable diaphragme.

Développement de la rate. — La rate est un des éléments du système des organes hémolymphatiques (Jolly), dérivés du mésenchyme, dont la structure fine et l'histogénèse sont très intéressantes mais dont le développement embryonnaire est d'une telle simplicité qu'il ne peut trouver place ici. Si nous faisons une exception pour la rate, c'est à cause de son volume, de sa constance absolue et de quelques controverses auxquelles son origine a donné lieu.

Sa genèse a été très bien décrite par Laguesse, il y a déjà de nombreuses années, chez les Sélaciens et les Téléostéens et l'on peut considérer comme

démontré à l'heure actuelle, qu'elle est fondamentalement la même dans tous les autres groupes de Vertébrés.

Son ébauche apparaît toujours sous le revêtement endothélial gauche du mésogastre dorsal, au voisinage immédiat de son insertion viscérale et au contact de la veine sus-intestinale ou d'une de ses branches (fig. 565). Elle n'est, à son début, qu'une condensation du mésenchyme. Les éléments de ce tissu prolifèrent, se tassent les uns sur les autres et se ramassent en un petit nodule qui proémine bientôt dans le cœlome en refoulant l'endothélium sus-jacent. Laguesse exclut toute participation de cet endothélium à la formation de l'organe. Peut-être y a-t-il là quelque exagération (Tonkoff, Choronshitzky, Nicolas, Neumayer et d'autres). Endothélium et mésenchyme sous-jacent,

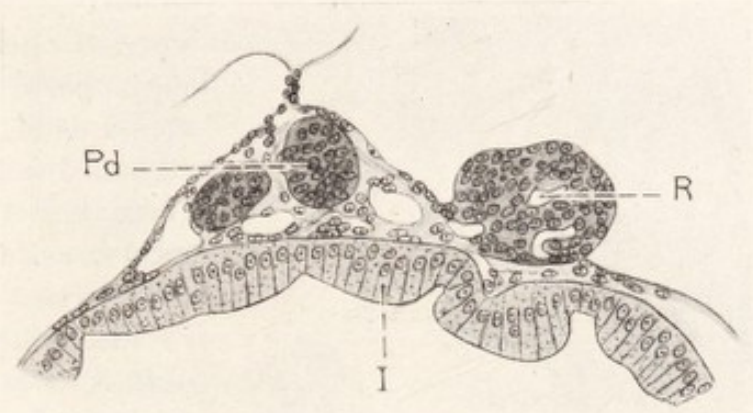


Figure 565. – Embryon de Sterlet. Coupe entamant l'ébauche de la rate (d'après Nicolas). *I*, tube digestif ; *Pd*, pancréas dorsal ; *R*, rate.

dans les stades jeunes du moins, ne font qu'un et sont entre eux en étroite connexion génétique. Dès lors l'intensité de leur participation respective dans la constitution de la rate n'est probablement qu'une question de stade, de précocité plus ou moins grande dans l'apparition de l'ébauche.

En revanche, il est absolument établi que ni l'hypoblaste intestinal, ni l'épithélium du pancréas dorsal n'interviennent dans ce développement à aucun titre (Laguesse, Piper, Nicolas, Neumayer et bien d'autres encore). Cette participation avait été admise par divers auteurs, sous des formes assez diverses d'ailleurs (Maurer, Kupffer, Woit, Glas, Choronshitzky) et Kupffer en avait déduit d'importantes considérations phylogénétiques. Elles n'ont plus aujourd'hui qu'un intérêt historique.

DÉVELOPPEMENT DU CLOAQUE ET DU SINUS UROGÉNITAL

Tous les Vertébrés, sauf les Cyclostomes, possèdent un cloaque, permanent ou transitoire. Chez tous le fond de l'intestin terminal, chez certains, cet intestin tout entier, servent de confluent aux voies digestives, urinaires

et même génitales. Mais le plus souvent cet état simple ne persiste pas, soit qu'il se forme des pores génitaux indépendants comme chez les Téléostéens, soit qu'une vessie urinaire se développe comme une évagination de la paroi cloacale (Amphibiens), soit encore que le pourtour du cloaque donne naissance à des organes génitaux externes divers et parfois complexes, soit enfin que, comme chez les Mammifères, le sac cloacal se dédouble en une partie rectale et une autre urogénitale, s'ouvrant à l'extérieur indépendamment l'une de l'autre.

Nous avons vu antérieurement, que le fond de l'intestin terminal est fermé par une plaque épithéliale (membrane cloacale ou anale), due à l'accolement de l'épiblaste et de l'hypoblaste (fig. 566) et qui dérive, chez les Anamniotes de la région de la lèvre caudale du blastopore et chez les Amniotes de la partie la plus postérieure de la ligne primitive (fig. 253 à 256, 258, 260). Chez les Vertébrés inférieurs, cette membrane se résorbe tout simplement et l'orifice cloacal se constitue.

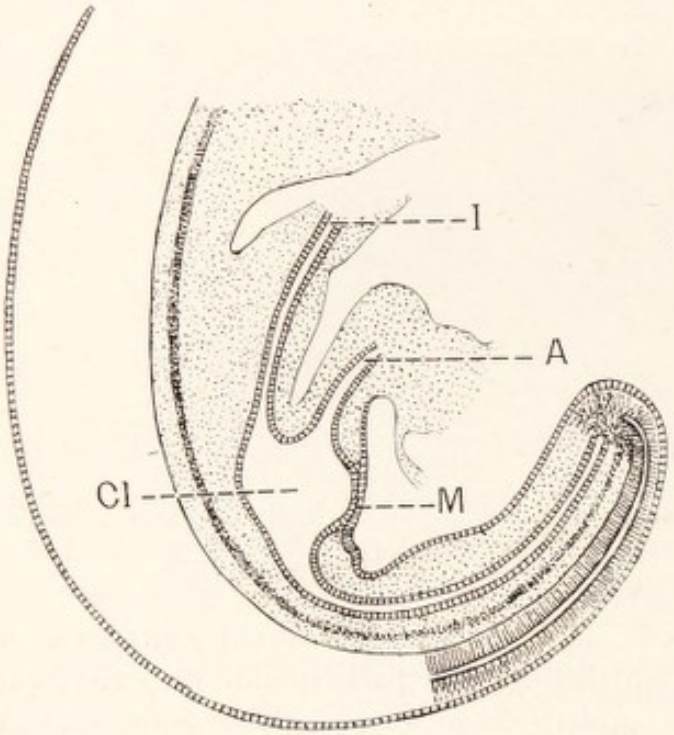


Figure 566. — Embryon de chat. Coupe sagittale de la région cloacale (d'après Tourneux). *A*, allantoïde ; *Cl*, cloaque ; *I*, tube digestif ; *M*, membrane cloacale.

Mais chez les Amniotes, le cloaque comporte un élément de plus : l'allantoïde (fig. 566), dont le canal de continuité avec le tube digestif, quand le bourgeon caudal s'est formé, se trouve juste au devant de la membrane anale et court vers l'ombilic, dans le mésenchyme de la paroi ventrale du corps. A l'entrée du cloaque, sa paroi dorsale se réfléchit dans la paroi ventrale du tube digestif et ce point se présente comme une crête transversale, saillante comme un éperon ; on lui a donné le nom d'éperon périnéal (Tourneux) ; le cœlome ventral vient se terminer en cul-de-sac dans le mésenchyme interposé entre les deux épithéliums (fig. 566).

Enfin, de l'extrémité caudale du cloaque part, en arrière, l'intestin caudal : il n'a qu'une existence éphémère et ne joue aucun rôle dans les processus dont il est question en ce moment.

L'évolution ultérieure de l'éperon périnéal est bien connue, grâce aux recherches classiques de Tourneux auxquelles Retterer, Keibel et d'autres n'ont fait qu'ajouter quelques précisions nouvelles.

Chez les Mammifères et l'homme, en qui se concentre tout l'intérêt de cette évolution, en même temps que les organes grandissent et que le cloaque se

dilate, la plaque cloacale s'épaissit énormément (fig. 567) ; les cellules qui la composent se stratifient en un grand nombre de couches où l'on ne distingue plus par aucun caractère celles qui proviennent de l'épiblaste ou de l'hypoblaste. Elle prend, ainsi modifiée, le nom de *bouchon cloacal*.

En même temps, l'éperon périnéal s'épaissit et s'abaisse (fig. 567) ; il marche à la rencontre du bouchon cloacal auquel il se soude. Dès lors le cloaque et son bouchon se trouvent subdivisés en une partie ventrale, le sinus urogénital, et une dorsale, anale. La partie anale, sans subir de modifications importantes, deviendra l'anus et la portion inférieure du rectum : nous ne nous en occuperons plus.

La portion urogénitale est plus complexe. Fermée par le bouchon, elle s'ouvre d'autre part dans le canal allantoïdien. Les uretères définitifs et les canaux de Wolff viennent y déboucher. Ils cheminent dans les parties latérales de l'éperon périnéal ; dans sa partie médiane, courent les canaux de Muller, vestigiaires chez l'homme, mais qui, chez la femme, s'unissent avant d'aboutir au sinus urogénital en un tronc commun qui est l'ébauche de l'utérus et du vagin (1).

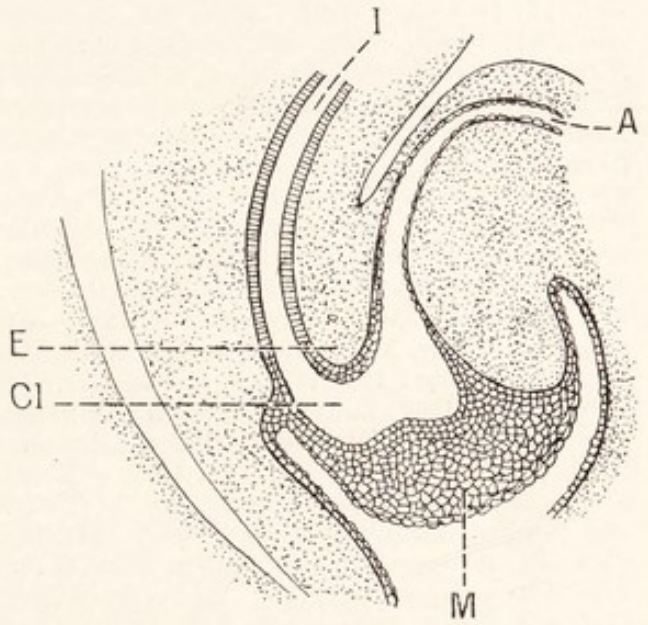


Figure 567. — Embryon humain. Coupe sagittale de la région cloacale (d'après Tourneux). *A*, allantoïde ; *E*, éperon périnéal ; *I*, tube digestif ; *M*, bouchon cloacal.

Plus tard enfin, le pédicule allantoïdien s'oblitère ; son épithélium s'atrophie et il n'en reste plus comme vestige qu'un cordon fibreux, l'ouraque ; la partie voisine du sinus urogénital donnera naissance à la vessie. Quant à la partie proche du bouchon elle deviendra le vestibule de la vulve et du vagin chez la femme, la portion spongieuse du canal de l'urèthre chez l'homme. Les détails de cette évolution sont assez compliqués ; nous ne pouvons en donner ici qu'un bref resumé et renvoyons aux traités d'embryologie humaine de Tourneux et de Keibel et Mall.

La partie supérieure du bouchon urogénital et le mésenchyme sous-jacent se soulèvent et se projettent en avant sous forme d'un tubercule génital, librement saillant, ébauche du clitoris ou de la verge. Le long de la face inférieure de ce tubercule, les cellules du bouchon sont entraînées et forment une bande épaisse, qui s'engage comme un coin dans le tissu conjonctif sus-jacent. Quand le bouchon urogénital se résorbe, l'orifice qui en résulte se prolonge sous le tubercule génital en une gouttière qui le parcourt jusqu'à son extré-

(1) L'étendue de cette union varie selon qu'il s'agit de monodelphes, de didelphes ou d'ornithodelphes.

mité libre. Enfin, chez le mâle, cette extrémité persiste seule par suite de la fermeture secondaire et définitive de l'orifice et de la plus grande partie de la gouttière qui se transforment en un canal (canal de l'urèthre), et elle devient ainsi le méat urinaire.

Ce processus permet aisément de se rendre compte de l'origine de la malformation connue sous le nom d'hypospadias, dans laquelle le canal de l'urèthre reste ouvert vers le bas, totalement ou partiellement.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Balfour et Parker, *Philos. Trans. Roy. Soc.*, 1882. — Baumann, *Bibl. anat.*, X, 1902. — Bertelli, *Mém. Soc. tosc. Sc. nat.*, XV, 1896 ; XVI, 1897 ; XVII, 1899 ; *Monit. zool. ital.*, IX, 1898 ; XII, 1901 ; *Arch. ital. Anat. e Embryol.*, IV, 1905. — Brachet, *Arch. Biol.*, XIII, 1893 ; *Journ. Anat. et Phys.*, XXXI, 1895 ; XXXII, 1896 ; XXXIII, 1897 ; *anat. Anz.*, XIII, 1897 ; *Ergebn. Anat. u. Entwick.*, VI, 1897 ; VII, 1898. — Broman, *Verhdl. anat. Gesell.*, 1913. — Brouha, *Journ. Anat. Phys*, XXXIV, 1898. — Cadiat, *Journ. Anat. et Phys.*, XIV, 1878. — Choronshitzky, *Anat. Hefte*, XIII, 1900. — Duesberg, *Arch. Biol.*, XXII, 1905. — Debeyre, *Thèse de Lille*, 1904 ; *Bibl. anat.*, XIX, 1910. — Gianelli, *R. Acad. Fisiocritici*, Siena, X, 1898 ; *Rec. del Labor. di Anat. um. di Roma*, VII, 1899 ; *Monit. zool. ital.*, XII, 1901. — Giacomini, *Verhdl. anat. Gesell.*, 1900. — Glas, *Sitzb. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien. Math. Naturwiss. Kl.*, CIX, 1900. — Göppert, *Morph. Jahrb.*, XVII, 1891. — Götte, *Zool. Anz.*, XXI, 1904. — Greil, *Anat. Anz.*, XXVI, 1905 ; *Semon's Zool. Forschungsreise*, 1913. — Hammar, *Anat. Anz.*, XIII, 1897. — Hesser, *Anat. Hefte*, XXIX, 1905. — His, *Arch. Anat. u Phys. anat. Abt.*, 1881 ; *Anatomie Mensch. Embry.*, 1880-1885. — Hochstetter, *Anat. Anz.*, 1888 ; *Morph. Jahrb.*, XXVII, 1899 ; XXIX, 1900 ; *Denksch. d. Math. Naturwiss. Kl. Kaiserl. Akad. Wissensch.* Wien, 1908. — Janosik, *Bibl. anat.*, 1895. — Johnson, *Anat. Rec.*, XIII, 1917. — Kastschenko, *Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt.*, 1887. — Kellicott, *Mem. New-York Acad. Sc.*, II, 1905. — Gr. Kerr, *Quart. Journ. micr. Sc.*, LIV, 1910. — Kölliker, *Traité d'embryologie*. — von Kupffer, *München. Mediz. Abhdl.*, VII, 1892 ; *Sitzb. Gesell. Morph. u. Phys. München*, IX, 1893. — Laguesse, *Journ. Anat. et Phys.*, XXVI, 1890 ; XXX, 1894 ; *Bibl. anat.*, 1894 ; *Arch. Anat. micr.*, V, 1902 ; *Le pancréas, Revue générale d'Histologie*. Lyon, 1906. — Ludwig, *Anat. Hefte*, LVI, 1919. — Lockwood, *Proc. roy. Soc.* London, 1887. — Makuschok, *Anat. Anz.*, XXXIX, 1911 ; XLII, 1912 ; XLIV, 1913 ; XLVI, 1914. — F. P. Mall, *John Hopkins Hosp. Bull.*, XII, 1901. — F. Moser, *Arch. mikr. Anat.*, LX, 1902 ; *anat. Anz.*, XXIII, 1903. — Neumayer, *Semon's zool. Forschungsreise*, 1904. — Nicolas, *Arch. Biol.*, XX, 1903 ; Nicolas et Dimitrova, *C. R. Soc. Biol.* Paris, 1897. — Pensa, *Arch. ital. Anat. e Embriol.*, XIII, 1915. — Peter, *Arch. mikr. Anat.*, LXI, 1903. — Picqué, *Thèse de Paris*, 1913. — Piper, *Inaug. Diss.* Fribourg-en-Br., 1902 ; *Arch. Anat. u. Phys. Anat Abt.*, 1902. — H. Rabl, *Arch. mikr, Anat.*, LXIV, 1904. — Ravn, *Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt.*, 1889 ; 1896. — Reuter, *Anat. Hefte*. XIII, 1900. — Rösler, *Anat. Hefte*, XLIV, 1911. — Rouvière, *Journ. Anat. et Phys.*, 1904. — Rückert, *Arch. Entw.-Mech.*, IV, 1896. — Scammon, *Amer. Journ. Anat.*, XVII, 1915 ; *Anat. Rec.*, X, 1916. — Schmidt, *Anat. Hefte*, XLVIII, 1913. — Schönbauer, *Anat. Hefte*. LII, 1915. — Soulié, *Journ. Anat. et Phys.*, XLV, 1909. — Spengel, *Zool. Jahrb. Suppl.*, VII, 1904. — Stöhr, *Anat. Anz.*, VIII, 1893 ; *Morph. Jahrb.*, XXIII, 1897. — A. Swaën, *Journ. Anat. et Phys*, XXXII, 1896 ; XXXIII, 1897. — Tecqmenne, *Anat. Anz.*, XXI, 1902. — Tonkoff, *Arch. mikr. Anat.*, LVI, 1900 — Tourneux, *Journ. Anat. et Phys.*, XXV, 1889 ; *Trav. et Mém. Facultés*. Lille, 1892 ; *Bibl. Anat.*, II, 1894. — Tribe, *Phil. Trans. roy. Soc.* London, CCVIII, 1918. — Uskow, *Arch. mikr. Anat.*, XXII, 1883. — Völker, *Arch. mikr. Anat.*, LIX, 1902 ; *Bibliogr. Anat.*, X, 1902. — A. Weber, *Arch. Anat. micr.*, V, 1903 ; *Bibliogr. Anat.*, XV, 1908 ; *C. R. Soc. Biol.*, LXXXI, 1918. — A. Weber et Buvignier. *Bibliogr. Anat.*, XII, 1905. — Weysse, *Arch. mikr. Anat.*, XLVI, 1895.

INDEX ALPHABETIQUE DES MATIÈRES ET DES AUTEURS CITÉS

Acrogénèse (définition) 179
Accroissement des gamètes mâles... 24
— femelles. 33
Agar 440
Agassiz 88, 215
Albrand 556
Allantoïde 316, 320
Allen. 529, 531, 532, 533, 535, 536, 540, 545
Allosomes 28
Alten (von) 454
Amas cardiaque 288
Amnios 314, 318
Ancel 10, 323
Ankersward 445
Annexes fœtales 311
Anus (origine) 252
Arcade épiphysaire 343
Arcade postvélaire 343
Arcade prévélaire 343
Archenteron 116
Arcs viscéraux (généralités) 354
Assheton. 102, 103, 104, 125, 147, 149, 152, 153, 159, 166, 238, 242, 322
Appareil branchial (évolution générale) 436
Appareil branchial (Poissons et Amphibiens) 439
Appareil branchial (Vertébrés terrestres) 447
Appareil pinéal 345
Asyntaxie blastoporale 149
Athias 10
Atwell 424, 427, 428
Aust 430

Baer (von) 118, 166
Badertscher 458, 461
Baldwin 445, 448
Balfour. 17, 18, 54, 68, 74, 145, 152, 200, 201, 210, 221, 251, 267, 270, 289, 329, 332, 352, 355, 378, 380, 381, 411, 430, 468, 470, 472, 478, 480, 485, 486, 507, 511, 517, 518, 529, 553, 554, 567, 579
Ballowitz 221
Van Bambeke 47, 51, 125, 190
Barbieri 381, 386
Barthelmez 37, 52
Bataillon 48, 49, 52, 57, 109
Bates 508
Baumann 571
Baumeister 242
Baumgartner 424, 426, 427
Beard. 332, 380, 394, 444, 474, 475, 517, 518, 531
Bec de lièvre 422
Beck 375
Bellonci 190
Bemmelen (Van) 368, 437, 438, 444, 451, 454
Benda 16, 24, 30
Beneden (Ed. van). 12, 16, 17, 41, 42, 49, 59, 103, 104, 106, 107, 152, 153, 157, 166, 167, 168, 169, 172, 234, 237, 242, 304, 312, 317, 318, 319, 322, 326, 442, 547
Belogolowy 381
Beneke 166, 176, 234, 243, 320
Béranek 334, 345, 380
Berenberg Gossler (von) .. 537, 538
Bergfeld 243
Berliner 409
Bernard (Claude) 8
Bertelli 582, 585, 586, 588
Bisschof 152, 166
Bizzozero 308
Blount 56, 92, 94, 96
Blastocèle 75
Blastomère (définition) 64
Blastophore 169
Blastopore (définition) 116
Blastopore réel : Amphibiens 126
Dipneustes et Ganoïdes 138
Gymnophiones 135
Sélaciens 143, 146
Téléostéens 140
Blastopore virtuel : Amphibiens 126
Dipneustes et Ganoïdes 134, 137
Gymnophiones 135

Sélaciens 143, 146
Téléostéens 140
Blastula (définition) 64
BŒKE. 88, 91, 137, 139, 140, 147, 215, 216, 251, 348, 349, 366, 373, 374, 380, 385
BOLK 424
BONNET. 103, 152, 166, 173, 240, 242, 257, 277, 300, 322, 333
BORING 44
BORCEA 485, 486, 542
BORN 35, 50, 412, 415
BOETTCHER 431
Bouchon cloacal 591
Bouchon vitellin 127
Bourgeon caudal 254
Bourgeon frontal 416
» mandibulaire 416
» maxillaire 416
» nasal 417
Bouton embryonnaire 167
» terminal (Téléostéens) 217
BOUIN (P.) 10, 323
BOUIN (M.). 532, 536, 540, 545, 549, 550
BOVERI 23, 42, 59, 65
BOYER 366
BRANCA 22, 44, 319, 421
BRAUER. 19, 134, 206, 207, 208, 209, 254, 367, 380, 385, 389, 390, 412, 486, 489, 543, 555
BRAUN 519, 529
BRAUS. 47, 55, 332, 359, 361, 366, 374, 375, 438, 478, 479, 480
BRESSLAU 467
BROMAN 22, 448, 450, 573, 579, 584
BRŒK 539
BROOK 215
BROOKS 49, 99, 102
BROOKOVER 422
BROUHA 275, 467, 468, 583
BRUNI 424, 426
BRYCE 166, 175, 243, 320, 437, 445
BUJOR 506
BURCKHARDT 412, 414
BURLEND. 485, 486, 497, 507, 508, 509, 519, 522
BURY 66

CADIAT 566, 586
Caenogénèse 13
Canal allantoïdien 317
» blastoporal 157, 234
» cochléaire 433
Canaux demi-circulaires 431
Canal ectobranchial 453
» endobranchial 453
» endolymphatique 429
» incisif 420
» de Muller 541, 552
» neurentérique 253
Capsule surrénale 555
Caractères sexuels 10
CARNOY 35, 36
CARPENTER 381
CARUS 318
CASTELLANETA 444, 445
Cavité amniotique primaire 318
Cavités céphaliques 352, 372
Cavité pariétale 301
» péricardique (ébauche) 281
» » 300
» » (fermeture) 579
» de résorption 87
» de segmentation 75
» » (origine) 108
» sous-germinale 96, 156
Cavités vasculaires primaires 278
Cavité viscérale (transformation de la). 563
CELESTINO DA COSTA 472, 473, 556
Cellules vasculaires. 278, 283, 287, 291, 299, 303, 306
Centrosome spermatique 15
Céphalogénèse (définition) 181, 330
CERFONTAINE 73, 74, 75, 120, 187
Cerveau (développement) 332
CHABRY 8
CHAMBERS 58
Champ mésobranchial 354, 436
CHAMPY 14, 22, 24, 44
CHAPMAN 307
CHARPY 308, 349
CHIARUGI 374, 380, 386
Chiasmatypie 27
Choanes définitifs 420
» primaires 418
Chorion placentaire 326
CHORONSHITZKY 589
CILLEULS (des) 323
CLARK 307
Clivage gastruléen 122
» » des Anoures 129
» » des Dipneustes 134
» » des Gymnophiones 135
» » des Reptiles 156
» mésoblastique 191
Cloaque 589
CŒRT 540
Cœur (origine) 280, 288, 296, 300
COLSON 472
Concrescence blastoporale 149
Cône ectoplacentaire 326
CONGER 389
Conjugaison des chromosomes 26
CONKLIN 58, 59
Copulation des pronuclei 54, 59
Cordons médullaires 546
Cordon ombilical 259, 321
CORNING 251, 333, 368, 380, 478
Corps thyroïde 442
Corps vitellin de Balbiani 36
Corps vitré 403
Corps ultimo-branchial 438
Corpuscules parathyroïdiens :
Mammifères 460
Oiseaux 457

Reptiles 455
Cou (Développement du)..... 454
Couche enveloppante..... 106
Couche paraplacentaire..... 323
Crête ganglionnaire (Origine)..... 200
» germinative..... 545
» du mésonephros et du canal de Muller..... 584
» palatine 420
» rétrobranchiale 452
Cristallin..... 402
Croissant gris..... 51
CUNNINGHAM..... 215
Cytoblaste 326

DALCQ..... 422
DAMMERMANN 348
DANTSCHAKOFF..... 305, 308, 309, 537
DAVYDOFF..... 352, 368
DEAN (BASHFORD).. 19, 82, 83, 122, 210
DEBEYRE..... 378, 379, 470, 573
DEHORNE..... 45
DÉJERINE..... 339, 349
DE LANGE junior. 125, 190, 209, 242, 255, 367
DELLA VALLE 45
DELSMAN 252
DENDY..... 345
DENIS..... 431
Dentelures marginales (ébauche cérébrale) 334
DENYS..... 308
DERJUGIN..... 512
DE ROOY 284, 287
Détermination du sexe 56
Deutenteron 125
» des Amphibiens..... 131
» des Gymnophiones..... 136
Deutoplasme..... 12
Deutoplasmogénèse..... 36
Deutoplasmolyse 49
Diaphragme dorsal..... 581
Diencéphale..... 339, 347
Différenciations spontanées et provoquées..... 64, 114
Dimensions de l'œuf..... 16
DIMITROVA 571
Dimorphisme spermatique..... 30
DISSE..... 407
DODDS..... 531
DOHRN. 251, 274, 334, 337, 358, 360, 361, 362, 366, 369, 373, 379 380, 382, 383, 385, 390, 437, 441, 444, 469, 470, 479
DRIESCH..... 110
DRUNER 445
DUESBERG. 15, 16, 22, 23, 30, 33, 39, 43, 270, 476, 481, 563
DURHAM..... 252
DURME (Van)..... 35, 38, 103
DUSTIN. 386, 444. 446, 529, 532, 533, 536, 538, 545
DUVAL (Mathias). 94, 95, 96, 103, 104, 107, 152, 153, 154, 159, 160, 161, 162, 163, 164, 166, 173, 174, 305, 317, 319, 323, 324, 326, 497

Ebauche optico-oculaire 401
EBNER (von) 67
ECKMAN 403
Ectoblaste acrogénétique..... 230, 239
» deutentérique (différenciations de). 199, 205, 214, 220. 232
» notogénétique..... 201, 232
Ectoplacenta..... 325
Écusson embryonnaire..... 154
EDINGER 339
EGGELING (von)..... 467
EIGENMANN..... 531
EISMOND 109, 238
Embryogénèse (définition)..... 3
Embryologie (définition)..... 1
Embryologie causale 7, 8
EMERY 487, 511
EMMERT..... 289, 290
Encéphalomères..... 336
Encoche archentérique..... 122
Energide spermatique 53, 58
Entérocœlie 187
Entoblaste acrogénétique..... 231, 239
» » (évolution de l'). 246
» déutentérique (différenciations). 190, 202, 207, 211, 216, 223, 235, 239
Entypie..... 175
Enveloppes de l'œuf..... 39
Epaississement prostomial..... 137, 216
Epiblaste (définition)..... 186
» (évolution générale)..... 467
Epibolie..... 132
Epiphyse..... 343, 346
Epithélium germinatif..... 545
Epoophoron 552
ERDHEIM 458
ERLANGER (von)..... 252
ETERNOD (d'). 118, 166, 176, 234, 243, 320
Extrémité antérieure de la chorde.. 250
EYCLESHYMER. 19, 134, 136, 149, 210, 400, 401

Facteurs de l'embryogénèse 114
FASS..... 537
FAURÉ-FRÉMIET 49, 66
Fécondation 47
FELIX. 293, 306, 485, 497, 512, 513, 516, 517, 518, 519, 539, 549, 575
Fente choroïdienne..... 404
» hyomandibulaire (Vertébrés terrestres)..... 448
FERNANDEZ..... 176
Feuillets (théorie des)..... 274
FIELD..... 485, 486, 497, 499, 501
FILATOFF.. 267, 332, 362, 368, 369, 374
FINEMAN..... 429, 430

FIRKET. 529, 537, 538, 540, 541, 545, 550, 551, 557
FISCHEL 110
Foie 572, 575, 577
Formes extérieures 258
FOX 458
FRANÇOIS 288
FRANCOTTE 345, 346
FRAENKEL 323
FRANZ 244
FRASER (E.). 370, 447, 451, 458, 459, 460
FRITCH 444
FRORIEP. 251, 332, 338, 374, 375, 380, 389, 393, 470
FUCHS 450
FURBRINGER. 366, 374, 478, 485, 497, 501, 550

Ganglions spinaux 470
GASKELL 472
GASSER 152, 159
GAST 383, 389, 390
Gastraea 116
Gastrula (définition) 116, 117
GAUPP. 345, 346, 374, 424, 426, 448, 450, 463
GAWRILENKO 407, 411
GEGENBAUR 359, 374, 478, 485
GEHUCHTEN (Van) 339
Gelée de Wharton 322
Génération (sexuée et asexuée) 9
GENTES 348, 349
GÉRARD (Pol) 23, 26, 27, 33, 44, 547
GIACOMINI 472, 554
GIARD 41
GIANELLI 575, 582
Glande mammaire 467
GIGLIO-TOS 380
GLAS 589
GLEY 553
Globules polaires 39, 40
GODLEWSKI (E. jun.) 66, 476
GOLDSCHMIDT 43
Gonocytes (origine) 529
» des Amniotes 536
» des Cyclostomes 530
» des Ganoïdes 531
» des Sélaciens 531
» des Téléostéens 531
» des Urodèles et des Anoures 532
GOODALE 149, 190
GOEPPERT 575
GORONOWITCH 380, 386
GOETTE. 70, 78, 122, 125, 190, 202, 206, 208, 251, 252, 254, 267, 285, 333, 380, 437, 441, 497, 504, 563
Gouttières pleuro-péricardiques 581
GRAEPER 334
GRÉGOIRE 23, 42, 44, 45
GREGORY 251, 293, 366, 367
GREGORY (E. R.) 485, 497, 507, 519
GREIL 284, 438, 441, 446, 572
GROENROOS 79
GROSSER 166, 176, 234, 243, 320
GYNFELTT 275, 340, 406
GUDERNATSCH 443
Gueule de loup 422
GUITEL 487
GUTHKE 332, 380, 388
GUYER 22, 26, 44

HAECKER 43
HAECKEL 6, 116, 117
HAHN 280
HALL 497, 501, 542, 543
HALLER (B.) 423
HALLEZ 17
HAMILTON 457
HAMMAR. 444, 445, 448, 449, 451, 453, 458, 572, 574, 575
HARDIVILLIER (d') 571
HARPER 47, 56
HARRISON 378, 379, 394
HARTMANN ... 49, 99, 102, 152, 163, 164
HARVEN (de) 340
HASSE 429
HATSCHEK 74, 120, 180, 187, 332, 352
HATTA. 122, 202, 285, 287, 381, 385, 485, 504
HAZEN 120
HEAPE 103, 152, 166, 173, 318
HEIDER 110, 275
HELD 378, 379, 468, 470, 472, 474
HELGESSON 457, 478
HELLMANN 431
HELLY 575
HENNEGUY. 16, 17, 30, 36, 43, 44, 45, 49, 65, 88, 89, 91, 103, 139, 215, 216, 220, 251, 293, 512, 531, 532
Hérédité (définition) 3
» (rôle de la fécondation) ... 59
HERLANT 54, 59, 77
HERTWIG (O.). 6, 8, 42, 67, 68, 125, 147, 152, 153, 156, 157, 159, 162, 167, 187, 190, 193, 213, 221, 236, 240, 242, 267, 481, 497
HERTWIG (R.) 57, 65, 187, 267, 548
HERMANN 22
HERRICK 388, 389
HESSER 571
Hétérochromosome 26, 44
HILL (C.) 334, 335, 337, 346
HILL (J. P.). 49, 98, 99, 101, 102, 103, 152, 163, 164, 234, 322, 447, 451, 458, 459, 460
HINSBERG 412
HIS. 83, 88, 139, 149, 215, 280, 290, 293, 300, 301, 333, 335, 354, 380, 410, 415, 462, 566, 581, 582, 586
Histogénèse des spermatozoïdes 30
HOCHSTETTER. 415, 418, 564, 566, 569, 570, 579, 582, 583, 584, 585, 588
HOFFMANN (C. K.). 211, 251, 267, 290, 352, 361, 368, 380, 519, 550
HOUSSAY (F.). 125, 190, 281, 284, 287, 288, 332, 334, 380

HUBER (C.). 103, 166, 174, 234, 236, 240, 242, 252, 319
HUBRECHT. 103, 106, 107, 118, 152, 153, 156, 166, 167, 173, 176, 182, 236, 240, 242, 277, 318, 322
HUNTINGTON. 303, 309
HUOT. 554
HUXLEY. 116, 117
Hypoblaste. 186, 213
Hypochorde. 243
Hypophyse nerveuse. 348
» pharyngienne. 423
Hypospadias. 592

Idiosome. 24, 29
Ilots sanguins. 286, 290, 304
Indifférence sexuelle (période d'). 548
Infundibulum. 347
INOUYE. 415
Intestin antérieur. 560
» moyen. 561
» préoral. 248
» terminal. 561
Invagination entoblastique. 120, 124, 129
Inversion des feuillets. 174
Iris. 406

JABLONOWSKI. 215, 238, 366
JACQUÉ. 552
JANOSIK. 519, 540, 543, 545, 558, 575
JANSSENS. 22, 27, 42
JENKINSON. 50
JOHNSON. 332, 369, 370, 457, 478, 575
JOHNSTON. 284, 332, 334, 337, 342, 348, 358, 381, 388, 389, 422
JOLLY. 10, 308, 561, 588
JORDAN. 252
JORIS. 424
JUILLET. 571
JULIN. 304, 312, 318, 442, 472
JUNGERSEN. 517, 518, 539

KALLIUS. 462
KAMPMEIER. 309
KATCHENSKO. 83, 361, 459
KEIBEL. 103, 118, 152, 153, 166, 167, 176, 236, 242, 257, 260, 318, 322, 415, 430, 590, 591
KEISER. 285, 287
KELLICOTT. 284, 569, 572
KERENS (B.). 484, 486, 497, 519, 522
KERR (G.). 127, 133, 209, 254, 284, 378, 411, 464, 468, 502, 518, 561, 568, 569, 575
KILLIAN. 361, 362
KING (H. D.). 35, 149, 403, 472, 529, 535
KINGSBURY. 458
KITE. 58
KLAATSCH. 244
KLAPP (Corn.). 215
KLINCKHARDT. 332, 380, 388
KLINCKOWSTROEM. 345, 346
KOHN. 458, 472
KOELLIKER. 152, 166, 183, 275, 300, 318, 403, 566, 567, 580
KOLLER. 152, 161
KOLLMANN. 88, 280
KOLTZOFF. 14, 202, 251, 267, 332, 352, 356, 362, 363, 373, 374, 380, 389, 437
KOPSCH. 88, 89, 90, 91, 125, 128, 139, 147, 150, 215, 238, 239, 252
KORSCHELT. 110, 275
KOWALEWSKY (A.). 74, 120
KOWALEWSKY (M. von). 88, 215
KRAUSE (R.). 429, 431
KUBORN. 280
KUPFFER. 157, 181, 206, 221, 248, 265, 339, 345, 348, 352, 380, 383, 385, 389, 407, 589
KUSCHAKEWITCH. 57, 529, 532, 535, 536, 540, 541, 545, 548, 549, 550

Lacunes sanguimaternelles. 324
Lagena. 432
LAGUESSE. 507, 572, 575, 576, 577, 588, 589
LAMB. 358, 360
Lames latérales. 267
Lame prépéricardique. 436
» vasculaire. 294
LAMS. 18, 33, 35, 36, 48, 49, 50, 103
LANDACRE. 332, 381, 386, 388, 389
Langue. 462
LANKESTER (Ray.). 116, 117
LANZI. 88, 136, 137, 139, 215
LARSELL. 571
Larynx. 571
LAULANIÉ. 529
LEBRUN. 35, 36
Lécithocèle. 167
LEGROS. 120, 149, 183, 187
LENHOSSEK (von). 22
LEPLAT. 16, 30, 275, 342, 401, 406
LEVI. 39, 50, 103, 400, 497, 538
LEVINI. 446
LEWIS. 109, 215, 309, 403
Ligne primitive. 169, 197, 234, 238
LILLIE (F. R.). 59
LILLIE (R. S.). 57
LINDHAL. 404
LIST. 88, 139
Localisation germinale. 51, 114
LOCKWOOD. 566, 586
LOCY. 332, 334, 422, 571
Loi de Balfour. 18
» biogénétique fondamentale. 6
» de O. Hertwig. 67
Lois ontogénétiques. 4
LOISEL. 22, 546
LOYEZ. 36, 38
LUBOSCH. 407
LURJE. 423
LWOFF. 208
Lymphatiques. 308

MAAS 503
MAC BRIDE 120, 147, 149, 275
MAC CLURE. 152, 303, 309, 334, 336, 337, 338
MAC LEOD 539
Macromères 69
Magma réticulé 175
MAKUSCHOK 567, 568 569, 572
MALL (F. P.) 307, 584, 586, 591
Manifestations dynamiques de la fécondation. 47
MARCHETTI 333, 400, 458, 463
MARCHAL 176
MARCINOWSKI 284, 287, 288
MARCUS. 207, 209, 251, 293, 367, 380, 389, 448
MARSHALL 10
MARSHALL (M.). 251, 332, 352, 355, 360, 380
MASING 66
MASQUELIN 22
Masse cardiaque 296
Masse interépithéliale 242
Masses intermédiaires 296
MAST 424, 425
MATHES 579
MAURER. 269, 270, 438, 445, 446, 448, 454, 455, 481, 589
MAXIMOW 305, 308, 309, 440, 444
Mégasphères 87
MEHNERT 152, 154, 221, 479
MELISSINOS 166, 174, 319
Membrane caduque 326
» ondulante 16
» pharyngienne 247
» pleuro-péricardique 581
» pleuro-péritonéale 586
MENCL 403
Mésectoderme 385
Mésencéphale 335
Mésenchyme (définition) 267
Méso latéral 581
Mésoblaste 186, 203
» prémandibulaire. 250, 265, 373
Mésocarde latéral 564
Mesonephros des Amniotes 524
» des Ganoïdes 518
» des Gymnophiones 493
» des Myxinoïdes 503
» des Pétromyzontes 506
» des Sélaciens 509
» des Téléostéens 515
» des Urodèles et Anoures 501
Metanephros 525
Métencéphale 339
MEURON (de) 438, 444, 446, 451, 454
MEVES 15, 16, 22, 30, 39, 43
MICHAELIS 47, 55, 67
Micromères 69
Micropyle 39
MIETENS 287
MIHALKOWICZ. 519, 529, 540, 544, 545, 558
MINOT (Ch. S.). 269, 343, 344, 345, 529, 531, 576
MITROPHANOW 238, 332, 380, 388
MITSUKURI 152, 157, 221, 223
MIVART 478, 480
MOHR (O. L.) 23, 26, 44
MOLLIER. 280, 283, 284, 285, 286, 287, 288, 289, 299, 478, 479, 486, 497, 499
Monospermie (cause de la) 57
MONTGOMMERY 23, 26, 43
MOQUIN-TANDON 125
MOROFF 441
Morphologie de la fécondation 53
MORGAN (T. H.). 42, 58, 77, 109, 110, 120, 125, 252
Morula 75
MOSER (F.) 567, 568
MOSZKOWSKI 50
MULLER (E.) 468
MULLER (F.) 440
MULLER (Fritz) 6
MUTHMANN 284
Myélencéphale 339
Myogénèse 480
Myotomes 186, 269
» troncaux 476

NAGELI 8, 42
Nageoires et membres 478
NARATH 571
NEAL (H. V.). 332, 334, 335, 336, 337, 338, 358, 360, 378, 379, 380, 383, 468, 474
Néoténie 1
Néphrotome 272, 484
Nerfs (développement et histogénèse). 378
» craniens (valeur anatomique). 395
» » dorsaux ; 1re et 2e étapes 380, 387
» » acoustico-facial .. 384, 391
» » glosso-pharyngien, vago-spinal 384, 393
» » Trijumeau 383, 389
Nerfs rachidiens 468
NEUMAYER. 381, 472, 561, 562, 569, 572, 575, 589
Neuromérie 334
Neuropore 333
NEWMAN 110, 176
NICOLAS. 47, 55, 56, 67, 92, 93, 94, 96, 243, 244, 252, 308, 349, 436, 451, 458, 562, 571, 573, 574, 575, 589
NIERSTRASZ 459
Nœud postérieur 169
Nœud primitif (de Hensen) 169
NOLF 318, 322, 323
NOORDEN (Van) 429, 431
NORRIS 431
Notogénèse 181, 331
NOWAK 152, 159, 162
NUEL 48, 122, 202

NUSBAUM 275
NUSSBAUM 275, 406, 529
ŒLLACHER 88, 139, 215, 293, 512
Œufs alécithiques 18
» holoblastiques 68
» lécithiques 19
» méroblastiques 68
Œuf mûr 16
Œufs oligolécithiques 18
» télolécithiques 19
Ombilic amniotique 314
ONODI 472
Oocyte de 1er ordre 33
» de 2e » 39
Oogénèse 33
Ooïde 1
OPPEL 47, 55, 332, 368
ORR 334
Organe auditif 428
Organes génitaux 528
» interrénaux 553
Organe de Jacobson 421
Organe olfactif (généralités) 406
» » des Amniotes 414
» » » Amphibiens 412
» » » Cyclostomes 407
» » » Dipneustes et Ganoïdes 411
» » » Sélaciens 409
» » » Téléostéens 410
» pinéal 345
Organes des sens (généralités) 398
» surrénaux 553
Organe visuel 400
OSBORNE 367
OSTROUMOFF 367, 374
Ovaire (organogénèse) :
» des Amphibiens et des Amniotes 540
» » Cyclostomes 539
» » Sélaciens 540
» » Téléostéens 539
Oviparité 11
OXNER 275

Palais primaire 418
» postérieur 419
Palingénèse 13
Pallium 341
Pancréas 572, 576
Parablaste 88
Paradidyme 552
Paroophoron 552
Paraphyse 344
PARKER 411, 517, 518, 567
PARKER (Miss K.). 299, 301, 302, 332, 360, 424, 426, 427, 428
PATTERSON. 47, 56, 92, 94, 96, 110, 152, 160, 173, 176
PEARL 44
Pédicule amniotique 316, 319
PÉE (Van) 403
PEEBLES 238
PENSA 575
Perforateur 14
PEROVIC 430
PETER. 223, 400, 410, 415, 417, 418, 422, 447, 451, 454, 478, 577
PETERS 166, 175, 243, 320
PETTIT 340
PÉZARD 10
Pièce intermédiaire (néphrotome). 186, 267, 484
PHELPS 464
Piliers de Uskow 586
PINKUS 393, 440
PIPER 567, 575, 589
Placenta 317, 322
» maternel 323
Plaque cardiaque 280
» cloacale ou anale 254
» commissurale mésoblastique. 249
» complémentaire 242
» lécitho-entérique 242
» médullaire primaire 199
» médullaire définitive 200
» néphrotomiale 519
» primitive 154, 222
» protochordale 242
Plasmodiblaste 326
PLATT (J. B.). 358, 360, 361, 366, 380, 383, 385
Plis amniotiques 313
Plis limitants 260
Poches viscérales (généralités) 353
POIRIER 308, 349
POLL 472, 473, 553, 556
POLLARD 366
POLUS 532, 533
Polyembryonie 176
Polyspermie 55
Potentialités des blastomères 109
» de l'œuf 63
Poumons 569
PRENANT. 39, 58, 243, 244, 252, 275, 333, 336, 346, 351, 358, 359, 439, 440, 447, 451, 454, 529, 548
PRICE 486, 502, 503
Proamnios 312
Prolongement céphalique 157
Pronephros des Amniotes 519
» » Ganoïdes 517
» » Gymnophiones 489
» » Myxinoïdes 502
» » Petromyzontes 504
» » Sélaciens 508
» » Téléostéens 518
» » Urodèles et Anoures. 497
Pronucleus 16, 17
Prosencéphale 335

QUINQUAUD 553

RABL (C.). 42, 145, 152, 153, 187, 210, 211, 212, 213, 237, 267, 269, 270, 272, 278, 289, 300, 306, 373, 382,

403, 415, 461, 478, 485, 486, 497, 507, 508, 509, 511, 519, 529, 542, 553, 554, 561, 585
RABL (H.). 393, 440, 447, 451, 457, 458, 459, 461, 485, 486, 497, 519, 542, 543, 579, 585
RAFFAELE 289
RAND 252
Rapport nucléoplasmatique 65
» des somites et des fentes viscérales 375
Rate 588
RATHKE 431, 450
RAUBER 152, 166, 318
RAVN. 301, 312, 318, 566, 581, 582, 583, 586
REAGAN 280, 293
Recessus sus-optique 342
Réduction chromatique 24, 34
REGAUD 22, 23, 24, 44, 45
Reins (constitution générale) 485
Rein caudal (metanephros). 495, 501, 517
REICHERT 450
REIGAHRD 424, 425, 464
REINHARDT 243
Rempart germinatif 83, 94
RENSON 519
Réseau de Haller 541, 551
Rete ovarii 551
» testis 550
Rétraction de l'œuf 48
RETTERER 590
RETZIUS 399
REUTER 563
REX 242, 370
Rhombencéphale 335
ROCHON-DUVIGNAUD 400
ROESLER 569, 570, 582, 583
ROUVIÈRE 301, 302, 565
ROUX (W.) 8, 50, 51, 64, 125, 307
RUBASCHKIN 529, 537, 538
RUBEN 459
RUCKERT. 35, 43, 52, 55, 67, 84, 86, 87, 88, 145, 210, 212, 289, 290, 291, 292, 305, 306, 485, 486, 497, 507, 508, 509, 542, 561
RUFFINI 77, 125, 190, 192, 290
RUGE (E.) 478

SABATIER 22
SABIN (F.) 299, 303, 305, 309
Sac vasculaire 348
SAINMONT 540, 545, 550
SAINT-RÉMY. 252, 333, 424, 426, 439, 440, 447, 451, 454
SALENSKY 210, 411, 567
SALKIND 444
SALVI 424
SAMADSKY 464
SAMASSA 83, 87, 88
Sang (origine) 285
SARRAZIN 19
SAXER 280, 308
SCAMMON 575
SCHAFFER 442, 444
SCHANZ 252
SCHAPITZ 532, 533
SCHAUINSLAND 152, 159, 221, 240
SCHAXEL 66
SCHIL 467
Schizocélie 267
SCHLATER 176, 243
SCHMIDT 569, 570
SCHNEIDER 444, 572
SCHOENFELD 22
SCHOENBAUER 566
SCHREINER (K. E.). 10, 22, 23, 24, 27, 30, 44, 374, 486, 519, 522, 525
SCHULTE (H. von W.). 299, 301, 302, 303
SCHULTZE (M.) 78, 122, 254
SCHULTZE (O.). 50, 73, 76, 110, 125, 147, 190
SCHWINK 125, 190, 284, 287
Sclérocèle 269
Sclérotome 186, 269
SCOTT 367, 437
SEDGWICK (A.) 485, 486, 507, 519
SEEFELDER 404
SEEMAN 125, 190
Segmentation (généralités) 63
» atypique 98
» discoïdale 83
» intermédiaire 79
» (signification) 65, 107
» totale 74
SELENKA 173
SÉLYS LONGCHAMPS (M. de). 78, 122, 125, 202, 206, 265
SEMON .. 98, 127, 133, 208, 209, 502, 529
SEMPER 529
Septum transversum 566
Séreuse de von Baer 316, 318
SEWERTZOFF. 332, 352, 361, 367, 374, 380
SEYDEL 412
SIEDEBOTHAM 252
Sillon limitant 232
SIMON 431, 458, 460
Sinus cervical 451
» urogénital 591
SKROBANSKY 540
SMITH 47, 79, 424
SOBOTTA. 136, 152, 166, 174, 210, 293, 319
Somites mésoblastiques 265
» de la tête des Amniotes .. 368
» » des Amphibiens et Dipneustes . 367
» » des Cyclostomes. 362
» » des Ganoïdes ... 366
» » des Sélaciens ... 356
» » des Téléostéens . 366
» occipitaux 359, 374
SONNENBRODT 35
SOULIE. 438, 447, 451, 458, 460, 472, 501, 522, 543, 556, 571

SPENCER 252
SPEE (von) 103, 166, 176, 243
SPEHL 532, 533
SPEMANN 125, 401, 446, 448, 450
SPENGEL 502, 550, 564
Spermatide 29
Spermatocyte de 1er ordre 24
» » 2e ordre 28
Spermatogénèse 22
Spermatogonie 23
Spermatozoïde 1, 14
SPURGEON 49, 99, 102
SRDINKO 555, 556
Stade 3
STEINACH 10
STEVENS (N. M.) 23, 26
STEWARD 458
STOCKARD. 219, 293, 298, 306, 308, 401, 403, 442, 444
STOHR 243, 374, 379, 446, 575
Stomodaeum 247, 415
STOSS 575
STRAHL. 152, 157, 166, 176, 221, 223, 234, 243, 320, 519
STRASBURGER 42
STRICHT (O. Vander). 18, 36, 38, 48, 49, 50, 103, 280, 290, 305, 308
STRICHT (R. Vander) 38, 50
STRICKER 125, 190, 567
STRONG 388
SUND 407, 409
SUMNER 88, 137, 139, 215, 216, 217
SUNIER 476, 481
SUTTON 23
SWAEN. 22, 145, 210, 212, 217, 219, 251, 267, 269, 270, 278, 279, 290, 293, 294, 296, 298, 299, 306, 484, 486, 512, 516, 554, 582, 583, 584
SWIFT 537, 540, 545, 550
Symétrie bilatérale de l'œuf 51, 52
Syncytium vitellin 88, 91, 95
Système interrénal 472
Système sympathique 472
» phaeochrome 472
» de Rohon-Beard 474
SZILY (von) 440

TANDLER 447, 460, 522
TEACHER 166, 175, 243, 320
TEICHMANN 59
Télencéphale 339, 349
TERRY 345, 346
Testicule (Organogénèse) :
Amphibiens et Amniotes 540
Cyclostomes 539
Sélaciens 540
Téléostéens 539
TESTUT 349
Tête (composition fondamentale) ... 396
THACHER 478, 480
Théorie chromosomiale 41
THOMA 307
Thymus 444, 454, 457, 558
Tilney 424, 428
Toile choroïdienne 342
TONKOFF 589
TORNATOLA 403
TOURNEUX. 349, 425, 438, 447, 451, 458, 522, 543, 553, 590, 591
Tractus urogénitaux 549
Traînée spermatique 51
TRIBE 575
TRETJAKOFF 407
Trophoblaste 106, 322
TSUKAGUCHI 318
Tubes de Gartner 552
» de Pflueger 547

Urogénèse 255
USKOW 581, 586

Vaisseaux ombilicaux 317
VALENTI 424, 426, 431
VANNEMAN 537
Velum transversum 342
Ventouses de fixation 464
VERDUN 439, 443, 451, 458, 461
Vésicule germinative 34
» de Kupffer 218
» ombilicale 316, 320
Vessie natatoire 567
VIALLETON. 6, 305, 349, 354, 375, 378, 390, 406, 436, 440, 441, 444, 454, 504, 506, 507, 518, 571
VIRCHOW (H.) 88
VITALI 393, 440
Viviparité 11
VOELKER 575
Voûte deutentérique 147

WALDEYER 528, 529, 552
WALLIN 444
WARREN (J.) 344
WELDON 152, 221, 519
WEYSSE 563, 574
WEBER (A.). 243, 299, 334, 335, 336, 424, 426, 567, 568, 569, 572, 573
WEISMANN 8, 42
WENIG 289, 429
WENKEBACH 152, 219, 293
WEYMEERSCH 323
WHEELER. 270, 485, 504, 506, 507, 530, 531
WHITMAN 19, 88, 210, 215
WIECHMAN. 540, 541, 543, 550, 551, 553
WIEDERSHEIM 519, 522
WILL 152, 154, 157
WILLCOX 366
WILLIAMS 269, 270
WILLY 431
WILSON (Edm. B.). 23, 26, 44, 51, 58, 109
WILSON (H. V.) 136, 215, 217
WILSON 98, 152, 234
WINIWARTER (H. de). 22, 23, 25, 26, 27, 33, 43, 44, 45, 473, 529, 540, 541, 543, 545, 546, 550

WINTREBERT 474
WITCHI.. 57, 532, 536, 540, 545, 548, 549
WŒRDEMAN 252, 424, 425, 426
WOIT 589
WOODS 531
WYHE (J. Van). 183, 187, 211, 251, 265, 267, 269, 272, 332, 352, 356, 358, 359, 360, 361, 367, 368, 369, 370, 374, 375, 378, 379, 380, 383, 422, 468, 470, 485, 497, 500, 507, 509, 529, 542, 553

ZIEHEN 339, 348
ZIEGLER (F.) 252
ZIEGLER (H. E.). 86, 145, 210, 212, 215, 269, 290, 293, 332, 380, 509, 512
Zone marginale 70
» de croissance notogénétique. 194, 217, 225, 235
» pellucide 154
» placentaire 320
» vasculaire (Téléostéens) 294
ZOTTERMANN 459
ZUCKERKANDL 458, 461
Zygote 1

WELLCOME LIBRARY INSTITUTE

LAVAL. — IMPRIMERIE BARNÉOUD.