

COMMUNICATIONS ET LECTURES.

La maturation de l'œuf, la fécondation, et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères d'après des recherches faites chez le Lapin; par M. Édouard Van Beneden, membre de l'Académie.

COMMUNICATION PRÉLIMINAIRE.

Il y a dix-huit mois, j'ai communiqué à l'Académie les résultats de mes recherches sur la formation des organes sexuels chez les Hydractinies. J'ai établi que chez ces polypes les spermatozoïdes dérivent de l'ectoderme; que les œufs sont des cellules modifiées de l'endoderme, et qu'ainsi les deux lames cellulaires adjacentes, qui constituent les parois du corps des Cœlentérés, présentent des caractères opposés au point de vue sexuel.

Le nom de feuillet mâle convient à l'ectoderme tout aussi bien que celui de feuillet animal; l'endoderme produit les œufs en même temps qu'il préside, chez ces organismes, à l'accomplissement des fonctions végétatives; il mérite de ce chef le nom de feuillet femelle tout aussi bien que celui de feuillet végétatif. La fécondation consiste dans l'union d'une cellule endodermique avec des éléments ectodermiques; elle trouve sa raison d'être dans la

constitution n
ses éléments
et l'endoderm
reconnue par
nisme des Zo
aux dépens
les Vertébrés.
les conclusion
l'hypothèse q
dérive de l'ect
l'endoderme.
l'intention d'
dogme scient
plutôt que de
hypothèse, n
qu'il me serait
avec les faits.
n'est pas faite
été confirmées
ment M. Fol
mâles aux dé
aux dépens de
phores, réparti
ment des Moll
Peronii). « Ce
neden, écrit
j'étais plus se
question, d'au
avec leurs pr
glande hermap
maux chez les

constitution même de l'organisme : dans la séparation de ses éléments en deux organes primordiaux, l'ectoderme et l'endoderme. Me fondant sur l'homologie, tout d'abord reconnue par Huxley, entre les deux feuillettes de l'organisme des Zoophytes et les deux feuillettes embryonnaires aux dépens desquels se développent non-seulement les Vertébrés, mais tous les Métazoaires, j'ai généralisé les conclusions de mes premières recherches. J'ai émis l'hypothèse que chez tous les Métazoaires le testicule dérive de l'ectoderme, que l'ovaire prend naissance dans l'endoderme. M. Semper m'attribue fort gratuitement l'intention d'élever mon hypothèse à la hauteur d'un dogme scientifique; M. Semper se trompe à cet égard : plutôt que de faire du dogmatisme je renoncerais à mon hypothèse, non sans regret, mais sans hésitation dès qu'il me serait démontré qu'elle se trouve en contradiction avec les faits. Mais jusqu'à présent cette démonstration n'est pas faite. Mes observations sur les Hydractinies ont été confirmées en tous points par M. Koch et tout récemment M. Fol a constaté la formation des produits sexuels mâles aux dépens de l'ectoderme et des produits femelles aux dépens de l'endoderme, chez trois genres de Céphalophores, répartis dans deux ordres différents de l'embranchement des Mollusques (*Creseis*, *Styliola subulata* et *Atlanta Peronii*). « Cette confirmation des vues de M. Éd. Van Beneden, écrit M. Fol, est d'autant plus frappante que j'étais plus sceptique lorsque j'entamai l'examen de la question, d'autant plus frappante que les Céphalophores, avec leurs produits sexuels intimement mêlés dans leur glande hermaphroditique, sont précisément ceux des animaux chez lesquels l'on se serait le moins attendu, à priori,

à voir ces vues se confirmer (1). » Mon hypothèse n'eût-elle d'autre mérite que celui d'avoir provoqué les belles recherches de M. Fol, que je me réjouirais de l'avoir émise.

J'ai entrepris des recherches sur des animaux appartenant à différents embranchements dans le but de faire connaître, en me fondant sur l'observation, le mode de formation des organes sexuels. Dans l'embranchement des Vertébrés, j'ai choisi comme sujet de recherches le Lapin domestique. Mais l'étude du développement des organes sexuels, dans leurs rapports avec les feuilletts primordiaux de l'embryon, est subordonnée à la connaissance exacte de ces derniers et de leur développement. Or la question des feuilletts embryonnaires des Mammifères est loin d'être résolue; j'ai dû commencer par m'éclairer sur ce point. Et comme à la formation des feuilletts se rattachent tous les premiers phénomènes du développement, j'ai dû prendre le problème *ab ovo* et c'est le résultat de ces études préalables que je vais avoir l'honneur d'exposer sommairement.

Depuis l'époque où Bischoff publia ses travaux classiques sur l'embryogénie des Mammifères (Lapin, Chien, Cochon d'Inde, Chevreuil) aucun naturaliste ne s'est plus occupé de recherches suivies sur les premières phases du développement de ces animaux. La raison de cet abandon, dont les Mammifères ont été l'objet, se trouve avant tout, je crois, dans la perfection même des travaux de l'éminent embryogéniste de Munich. Plus je les ai étudiés, plus j'ai

(1) HERMANN FOL. Note sur l'origine première des produits sexuels (*Archives des sciences de la Bibliothèque universelle. Juin 1875*; aussi dans *Annals and Magazine of Natural history. 1875*).

admiré comme
posait alors, à
fondée, où tou
développemen
Bischoff a pu p
à des résultats :

Mais les que
de celles qui
époque; la sci
tion se sont per
sur les premiers
fères étaient-ell
de la science ac

Je pourrai t
étendu accomp
miers phénomè
sons m'engager
mes recherches

Ce mémoire e

I. Phénomèn
de la vésicule g
teurs. Retrait d

II. Phénom

III. Format

IV. Fraction
tagastrula.

V. Formatio
dermique jusq
mitive.

VI. Multipli
les feuilletts de

admiré comment, avec les moyens matériels dont on disposait alors, à une époque où l'histologie était à peine fondée, où toute l'histoire des premiers phénomènes du développement embryonnaire des Mammifères était à faire, Bischoff a pu pousser aussi loin ses recherches et arriver à des résultats aussi vrais et aussi complets.

Mais les questions aujourd'hui posées sont différentes de celles qui préoccupaient les embryogénistes à cette époque; la science a marché et les méthodes d'investigation se sont perfectionnées. Aussi de nouvelles recherches sur les premiers phénomènes embryonnaires des Mammifères étaient-elles devenues un des besoins les plus urgents de la science actuelle.

Je pourrai faire paraître prochainement un mémoire étendu accompagné de nombreuses planches, sur les premiers phénomènes embryonnaires du Lapin. Diverses raisons m'engagent à donner dès à présent un résumé de mes recherches.

Ce mémoire est divisé en six chapitres.

I. Phénomènes de la maturation de l'ovule. Disparition de la vésicule germinative et formation des corps directeurs. Retrait du vitellus et formation du liquide périvitellin.

II. Phénomènes relatifs à la fécondation de l'ovule.

III. Formation du premier noyau embryonnaire.

IV. Fractionnement du vitellus et formation d'une *Metagastrula*.

V. Formation et développement de la vésicule blastodermique jusqu'au moment de l'apparition de la ligne primitive.

VI. Multiplication des cellules et des noyaux dans les feuillettes de l'embryon.

CHAPITRE PREMIER.

PHÉNOMÈNES DE LA MATURATION DE L'OVULE.

DISPARITION DE LA VÉSICULE GERMINATIVE ET FORMATION
DES CORPS DIRECTEURS.

RETRAIT DU VITELLUS ET FORMATION DU LIQUIDE PÉRIVITELLIN.

1. La vésicule germinative de l'œuf du Lapin renferme, indépendamment du nucléole et d'un liquide clair, deux ou trois petits corps arrondis que j'ai appelés *pseudo-nucléoles* (*Nebennucleolen*, *Nebenkernelkörperchen* de Flemming) et une substance granuleuse que je désigne sous le nom de *nucleoplasma*. Celle-ci affecte fréquemment, dans la vésicule germinative de l'œuf en voie de développement, la forme d'un réticulum. Le seul observateur qui, à ma connaissance, ait signalé ces cordons ramifiés de substance granuleuse, est Flemming (1). Il a vu chez l'Anodonte et les *Unio* un réseau analogue à celui qui existe chez le Lapin et dont j'ai moi-même constaté l'existence chez les étoiles de mer (*Asteracanthion rubens*).

2. Quand l'œuf approche du moment de sa maturité la vésicule germinative, de centrale qu'elle était, devient superficielle. Elle prend une forme ellipsoïdale, puis s'aplatit contre la zone pellucide avec laquelle elle se met en contact par une surface de plus en plus étendue.

3. A ce moment l'on peut distinguer dans le vitellus une couche corticale et une masse médullaire. La couche corticale s'éclaircit au contact de la vésicule germinative. Une matière tout à fait homogène qui paraît être du pro-

(1) *Studien in der Entwicklungsgeschichte der Naxaden*, page 20.

toplasme cortic
cumule autour
biconvexe, que
lentille cicatric

4. Dès que l
la zone pellucid
vésicule du côté
appliquée contr
brane et se sou
en une plaque
médian. Cette

5. En même
native s'aminci
protoplasme ci
qui constituait
nucléolaire et
stance de l'anc

6. Le nucle
naissance, dans
amas de subst
conscrit que j'a

7. Le conten
tive se confond
blement à la s
vésicule germin

8. En même
blement à la c
tractilité recon
cellules embry
pour la tache d
variable, souve
en forme de c

protoplasme cortical dépourvu de granulations vitellines s'accumule autour de la vésicule et forme avec elle une lentille biconvexe, que j'ai appelée *la lentille cicatriculaire*. La lentille cicatriculaire déprime la masse médullaire.

4. Dès que la vésicule germinative arrive au contact de la zone pellucide, le nucléole s'accroche à la membrane de la vésicule du côté de la surface de l'œuf, là où la vésicule est appliquée contre la membrane. Il s'aplatit contre la membrane et se soude avec elle; sa substance plastique s'étale en une plaque qui présente d'abord un épaississement médian. Cette lame je l'ai appelée *plaque nucléolaire*.

5. En même temps la membrane de la vésicule germinative s'amincit partout où elle se trouve au contact du protoplasme cicatriculaire. Il est probable que la substance qui constituait cette membrane est attirée vers la plaque nucléolaire et qu'elle finit par s'y confondre avec la substance de l'ancien nucléole.

6. Le nucleoplasma avec les pseudo-nucléoles donne naissance, dans l'intérieur de la vésicule germinative, à un amas de substance granuleuse, plus ou moins bien circonscrit que j'ai appelé *corps nucléoplasmique*.

7. Le contenu liquide et limpide de la vésicule germinative se confond avec le protoplasme cicatriculaire, probablement à la suite de la déchirure de la membrane de la vésicule germinative.

8. En même temps la plaque nucléolaire, grâce probablement à la contractilité inhérente à sa substance, contractilité reconnue par Auerbach pour les nucléoles des cellules embryonnaires des Muscides et par de la Valette pour la tache de Wagner, se ramasse en un corps de forme variable, souvent ellipsoïdal, quelquefois lenticulaire ou en forme de calotte, que j'ai appelé le *corps nucléolaire*.

OVULE.

ET FORMATION

PÉRIVITELLIN.

oin renferme,
e clair, deux
s pseudo-nu-
en de Flem-
signe sous le
mment, dans
veloppement,
r qui, à ma
de substance
odonte et les
ez le Lapin et
es étoiles de

a maturité la
, devient su-
puis s'aplatit
et en contact

s le vitellus
. La couche
germinative.
être du pro-

en, page 20.

9. Le moment de la disparition de la vésicule se confond avec celui de l'élimination des corps directeurs (*Richtungsbläschen* de Fritz Müller; *globules polaires* de Robin).

10. Les corps directeurs ne sont pas des parties équivalentes d'un même tout : ils n'ont ni la même composition, ni la même signification : l'un est le corps nucléolaire, l'autre le corps nucléoplasmique de la vésicule germinative modifiée. Le premier se colore en rouge par le picrocarmine d'ammoniaque ; l'autre ne prend pas la matière colorante.

11. La lentille cicatriculaire, après le mélange de son protoplasme avec le liquide de la vésicule, devient granuleuse et se confond avec la couche corticale de l'œuf.

12. Au moment de la disparition de la vésicule germinative commence le retrait du vitellus, qui s'accompagne de mouvements amœboïdes et consiste dans l'expulsion d'un liquide transparent, qui s'accumule entre le vitellus et la zone pellucide. Ce liquide je l'ai appelé *liquide périvitellin*. Dans ce liquide se trouvent les corps directeurs.

13. Après le retrait, le vitellus reprend sa forme sphérique ; on n'y reconnaît plus la division en couche corticale et substance médullaire ; le vitellus prend un aspect particulier ; l'œuf redevient un cytode et mérite le nom de *Monerula* qui a été donné par Haeckel à l'œuf dépourvu de sa vésicule germinative.

14. La disparition de la vésicule germinative, la production des corps directeurs, le retrait du vitellus et la cessation de toute séparation en substance corticale et médullaire sont des phénomènes indépendants de la fécondation. Ils se rattachent à la maturation de l'ovule. Chez le Lapin ils s'accomplissent dans l'ovaire. Je ne veux pas affirmer cependant que dans certains cas ils ne puissent se

passer dans
dans l'oviduc

15. Le dé
se fait auss
de l'œuf qui
tion de savoi
ce dépôt s'es

1. Jamais
cule de De C
ni dans un c
pas que la fé
de l'ovaire.

2. Les sp
en traversan
nombre, dan
liquide périv
pement, ma
même encor
plusieurs m
blement, da
et la vésicu
spermatozoï

Barry est
matozoïdes
observations
ner, par Bis

3. On tro
zone pelluci

passer dans l'oviducte. Cependant je n'ai jamais trouvé dans l'oviducte d'œuf pourvu de sa vésicule germinative.

15. Le dépôt autour de l'œuf d'une couche albuminoïde se fait aussi bien autour de l'œuf non fécondé qu'autour de l'œuf qui a subi l'action des spermatozoïdes. La question de savoir si l'œuf peut encore être fécondé après que ce dépôt s'est effectué reste indécise.

CHAPITRE II.

LA FÉCONDATION.

1. Jamais je n'ai trouvé d'ovule fécondé dans une vésicule de De Graaf. Jamais je n'ai aperçu de spermatozoïde ni dans un œuf ovarien, ni dans un follicule. Je ne pense pas que la fécondation s'accomplisse jamais *dans l'intérieur* de l'ovaire.

2. Les spermatozoïdes pénètrent à l'intérieur de l'ovule en traversant la zone pellucide. On en trouve un grand nombre, dans tout ovule fécondé, en suspension dans le liquide périvitellin, non-seulement au début du développement, mais durant tout le cours du fractionnement et même encore quand la vésicule blastodermique a atteint plusieurs millimètres de diamètre. Ils se trouvent invariablement, dans ce cas, sous la zone pellucide entre celle-ci et la vésicule blastodermique. J'ai trouvé jusqu'à vingt spermatozoïdes dans la coupe optique d'un œuf.

Barry est le premier qui ait vu positivement des spermatozoïdes à l'intérieur de l'œuf des Mammifères. Ses observations ont été ultérieurement confirmées par Meissner, par Bischoff et par moi-même.

3. On trouve toujours aussi des spermatozoïdes entre la zone pellucide et la couche albuminoïde et dans l'épaisseur

de cette dernière. Il est rare d'en voir engagés dans la zone pellucide. Cependant j'en ai trouvé quelquefois et dans ce cas la tête était toujours dirigée radiairement.

4. Les œufs les plus jeunes dans l'intérieur desquels j'ai pu constater la présence des spermatozoïdes ont été trouvés 11 heures après la copulation.

5. Je n'ai jamais rien observé de comparable à un micropyle et je suis convaincu que les orifices de la zone pellucide décrits sous ce nom par Barry, par Meissner, par Pflüger et par moi-même sont des produits artificiels, des déchirures accidentelles ou le résultat de perforations produites par les aiguilles.

6. J'ai observé durant 20 minutes un spermatozoïde vivant dans un œuf retiré de l'oviducte environ 20 heures après la copulation. Il se mouvait avec une extrême agilité et avec assez de force pour déplacer à lui seul le globe vitellin. Il ne manifestait aucune tendance à s'engager dans le globe vitellin. Une foule d'autres spermatozoïdes morts se trouvaient à côté de celui qui parcourait en tous sens le liquide périvitellin. Dans tous les autres œufs que j'ai examinés les spermatozoïdes étaient immobiles.

7. Jamais je n'ai observé de spermatozoïde à l'intérieur du vitellus. J'ai eu sous les yeux des centaines d'ovules, et toutes les recherches que j'ai faites en employant les procédés les plus divers pour trouver des spermatozoïdes à l'intérieur de la masse vitelline ont été infructueuses. Mais j'ai fréquemment trouvé des spermatozoïdes étroitement appliqués par leur tête contre la surface du globe vitellin. On en trouve *constamment*, occupant cette position, dans les ovules non encore fractionnés. Leur adhésion est si intime qu'ils restent accolés au vitellus, quelles que soient les manipulations que l'on fait subir à l'œuf. On

peut facilement durcir dans l'alcool le globe ainsi isolé par leur tête. C'est la substance surnommée la *substance s* du globe vitellin.

FORMAT

C'est Bagge qui a découvert la nouvelle formation de la vésicule germinative. Mais dans ses observations précises sur la formation de ce premier embryon, trois naturalistes ont traité la même question. Ce sont Bütschli, Auerbach et moi-même. Pour affirmer que la face du vitellus est la seule dans l'œuf une nouvelle formation, plusieurs Nématodes (*Lymneus auricularis*) ont été examinés par plusieurs (quelques-uns) dans la couche superficielle du vitellus. C'est le centre de la formation au noyau. Auerbach a fait la même observation sur les Nématodes. (*Strenocarpus venosa*).

peut facilement isoler le globe vitellin après l'avoir fait durcir dans l'acide osmique et le liquide de Müller. Le globe ainsi isolé montre toujours des spermatozoïdes accolés par leur tête à la surface du vitellus. Je crois donc que la fécondation consiste essentiellement dans la fusion de la substance spermatique avec la couche superficielle du globe vitellin.

CHAPITRE III.

FORMATION DU PREMIER NOYAU EMBRYONNAIRE.

C'est Bagge qui le premier a constaté qu'un noyau de nouvelle formation apparaît dans l'œuf après la disparition de la vésicule germinative et consécutivement à la fécondation. Mais dans ces derniers temps seulement des observations précises ont été publiées relativement à la formation de ce premier noyau. Ces observations émanent de trois naturalistes qui se sont occupés simultanément de la même question et d'une manière tout à fait indépendante : Bütschli, Auerbach et Strasburger. Tous trois sont d'accord pour affirmer que le nouveau noyau se forme près de la surface du vitellus et qu'il ne vient que secondairement occuper dans l'œuf une position centrale. Bütschli a vu chez plusieurs Nématodes et ultérieurement chez des mollusques (*Lymneus auricularis* et *Succinea Pfeifferi*) deux ou plusieurs (quelquefois jusqu'à huit) noyaux clairs se former dans la couche superficielle du vitellus, gagner progressivement le centre de l'œuf et s'y fusionner pour donner naissance au noyau du premier globe vitellin.

Auerbach a fait également ses observations chez les vers Nématodes. (*Strongylus auricularis* et *Ascaris nigrovenosa*).

Il apparaît à chacun des pôles de l'œuf, près de la surface, une vacuole claire, qui s'agrandit progressivement. Les deux vacuoles s'écartent de la périphérie, s'approchent l'une de l'autre, s'accolent sans se fusionner, exécutent un mouvement de rotation pendant lequel le plan suivant lequel ils s'accolent décrit un angle de 90 degrés; puis ils changent de forme et constituent, par leur réunion, le premier noyau.

Strasburger a vu chez la *Phallusia mamillata* un fragment irrégulier de la couche corticale de l'œuf se détacher et se porter vers le centre du vitellus pour y former le noyau.

Voici les résultats des recherches que j'ai faites chez le Lapin pour élucider cette question si importante de la formation du premier noyau de l'embryon :

1° Peu de temps après la fécondation, la substance du vitellus se divise en trois couches que je désignerai, pour ne rien préjuger relativement à leur signification, sous les noms respectifs de couche superficielle, couche intermédiaire et masse centrale. La couche intermédiaire est grossièrement et irrégulièrement granuleuse; elle est plus opaque que les deux autres; c'est dans cette couche que l'on observe, dans beaucoup d'œufs, des grumeaux irréguliers formés par des granules vitellins agglutinés. La substance centrale est beaucoup plus claire, mais uniformément granuleuse. La couche superficielle est presque homogène; elle ne présente que de fines granulations punctiformes dans une masse fondamentale très-réfringente. J'ai sacrifié trois Lapines qui m'ont montré le globe vitellin ainsi constitué et dépourvu de tout noyau. Ces Lapines sacrifiées, 10 1/2, 9 et 8 1/2 heures après le coït, m'ont donné la première sept, la deuxième cinq et la troisième onze ovules.

2° Le phénomène qui se présente dans l'épaisseur de la couche superficielle du vitellus, est un arrondi, homogène, qui représente vraiment l'aspect de l'acide osmique; il se fonce et se contracte au contact du vitellus se contracte; le *pronucleus* périméridien rencontrés dans les ovules à 15 heures environ.

3° Le *pronucleus* superficielle se contracte et s'agrandit uniformément; il se divise en plusieurs corps qui se contractent pour autant de fois qu'il est ordinaire. Dans les ovules simultanément contractés, mais qui se contractent sur sa surface. Ces ovules ont un volume plus considérable que les ovules périphériques; on les reconnaît par leurs contours sont contractés; le *pronucleus* périméridien est contracté. Tous les ovules le 27 novembre se contractent en même temps; l'autre les deux ovules quelques heures après la fécondation; la présence du vitellus.

2° Le phénomène qui prélude à la formation des éléments qui doivent donner naissance au noyau consiste dans l'épaississement en un point de la couche superficielle du vitellus. En ce point apparaît un petit corps arrondi, homogène, dépourvu de toute granulation, qui a vraiment l'apparence d'une vacuole. Mais en traitant par l'acide osmique, la substance claire de la soi-disant vacuole se fonce et se teinte en gris, tandis que toute la substance du vitellus se colore en brun. Ce corps que j'appellerai le *pronucleus périphérique*, je l'ai trouvé dans cinq ovules rencontrés dans une même Lapine que j'avais sacrifiée 13 heures environ après le coït.

3° Le *pronucleus périphérique* formé dans la couche superficielle du vitellus s'enfonce; en même temps il s'agrandit un peu et l'on voit apparaître à son intérieur plusieurs corpuscules très-réfringents que l'on prendrait pour autant de nucléoles, si on les observait dans un noyau ordinaire. Dans la masse centrale de l'œuf apparaissent simultanément deux ou trois petites masses claires, irrégulières, mais qui se réunissent aussitôt en un corps bosselé à sa surface. Celui-ci occupe dès l'abord le centre de l'œuf et son volume l'emporte de beaucoup sur celui du *pronucleus périphérique*. A voir sa forme et ses caractères physiques, on le prendrait pour un noyau bourgeonnant; ses contours sont beaucoup moins distincts que ceux du *pronucleus périphérique*. Je l'appellerai le *pronucleus central*. Tous les œufs (quatre) d'une Lapine sacrifiée le 27 novembre, 12 1/2 heures après le coït, montraient en même temps à quelque distance l'un de l'autre les deux pronuclei. Cependant, il y avait entre eux quelques différences qui, indépendamment de l'apparence du vitellus, portaient : 1° sur la distance qui sépa-

rait les deux éléments nucléaires; 2° sur les dimensions de ces derniers; 3° sur la constitution du pronucleus central. Dans trois œufs le pronucleus central était constitué de trois ou quatre parties juxtaposées et de dimensions inégales. Dans l'un d'entre eux même, la matière vitelline séparait positivement l'un de ces éléments des deux autres. Dans le quatrième œuf les diverses portions paraissaient confondues en un tout unique irrégulier, bosselé à sa surface. Dans une Lapine sacrifiée le 17 novembre, 14 1/2 heures après la fécondation, j'ai trouvé également quatre œufs vers le milieu de l'oviducte; tous les quatre montraient également les deux pronuclei situés à quelque distance l'un de l'autre.

4° Les deux pronuclei se rapprochent l'un de l'autre au point de se toucher au milieu de la masse centrale du vitellus. Ils sont tout différents l'un de l'autre. Le pronucleus périphérique est *sphérique*, ses contours sont *réguliers*, il est notablement *plus petit* que l'autre. Le pronucleus central a la forme d'une calotte ou d'un croissant aplati et à cornes émoussées. Par sa concavité, il se moule plus ou moins sur le pronucleus périphérique, dont il est séparé au début par du protoplasme central renfermant quelquefois une ou plusieurs granulations volumineuses et assez réfringentes. Mais dans la plupart des œufs, les deux pronuclei se touchent ou ne sont séparés l'un de l'autre que par une couche imperceptible de protoplasme vitellin. La face convexe du pronucleus central est tantôt régulière, tantôt bosselée, et dans ce cas ses bords présentent des échancrures, ce qui donne à l'ensemble de la masse nucléaire une apparence lobulée. Dans quelques œufs, j'ai encore trouvé ce dernier divisé en deux parties de telle manière qu'il y avait en réa-

lité trois co
pronucleus
tères optiqu
comme dans
fringents, de
des nucléole
à 21 heures
que je viens
semble trent
préparations
conservation
tés par l'acid
à trois jours
la glycérine
plus distinct
Si on les por
minatée, les

5° Le pro
en conservan
qui reste tou
appliqué sur
Les nucléole

6° Il n'exi
formé aux d
s'il se forme
se développe
noyau a des
irrégulière; i
laquelle on n
réfringents se

Ces dernièr
non fractionn

dimensions de
nucleus central.
est constitué de
dimensions iné-
galière vitelline
des deux au-
portions parais-
égulier, bosselé
le 17 novembre,
ouvé également
tous les quatre
tués à quelque

l'un de l'autre
asse centrale du
autre. Le pronu-
ours sont *régu-*
autre. Le pronu-
d'un croissant
concavité, il se
us périphérique,
otoplasme cen-
plusieurs granu-
ntes. Mais dans
clei se touchent
e par une couche
a face convexe du
antôt bosselée, et
chancrures, ce qui
ire une apparence
e trouvé ce dernier
u'il y avait en réa-

lité trois corps clairs réunis. La substance qui constitue le pronucleus central présente exactement les mêmes caractères optiques que celle du nucleus périphérique. Dans l'un comme dans l'autre, il existe des corpuscules arrondis, réfringents, de dimensions variables que l'on prendrait pour des nucléoles. J'ai trouvé dans sept Lapines, sacrifiées de 17 à 21 heures après le coït, des œufs présentant les caractères que je viens de décrire brièvement. Elles m'ont donné ensemble trente-neuf ovules que j'ai conservés, en partie, en préparations permanentes. Le procédé employé pour la conservation de ces œufs est le suivant : les ovules traités par l'acide osmique à 4 p. % sont placés pendant deux à trois jours dans le liquide de Müller et puis portés dans la glycérine. De cette façon, les pronuclei deviennent plus distincts même qu'ils ne l'étaient dans l'œuf frais. Si on les porte dans de la glycérine faiblement picrocarminée, les pronuclei se colorent en rose l'un et l'autre.

5° Le pronucleus périphérique grandit rapidement tout en conservant sa forme sphérique. Le pronucleus central, qui reste toujours distinct de l'autre et se trouve toujours appliqué sur lui par sa concavité, diminue de volume. Les nucléoles sont devenus beaucoup moins apparents.

6° Il n'existe plus au centre de l'œuf qu'un seul noyau, formé aux dépens des deux premiers. Je ne pourrais dire s'il se forme par la fusion des deux pronuclei, ou si l'un se développe aux dépens de la substance de l'autre. Ce noyau a des contours très-peu marqués; sa forme est irrégulière; il est formé d'une substance homogène dans laquelle on ne distingue plus aucune trace des corpuscules réfringents semblables à des nucléoles.

Ces dernières phases ont été constatées dans des œufs non fractionnés trouvés vers le milieu ou dans la moitié in-

féricure de l'oviducte avec des œufs segmentés en deux globes.

Dans tous les œufs décrits en dernier lieu (au 4°, au 5° et au 6°), le vitellus présentait une apparence radiée.

Il résulte de ce qui précède que le premier noyau de l'embryon se développe aux dépens de deux pronuclei, l'un périphérique qui dérive de la couche superficielle de l'œuf, l'autre formé au milieu de la masse centrale du vitellus. Comme j'ai établi que les spermatozoïdes s'accroient à la surface du vitellus pour se confondre avec la couche superficielle du globe, il me paraît probable que le pronucleus superficiel se forme au moins partiellement aux dépens de la substance spermatique. Si, comme je le pense, le pronucleus central se constitue exclusivement d'éléments fournis par l'œuf, le premier noyau de l'embryon serait le résultat de l'union d'éléments mâles et femelles. J'énonce cette dernière idée comme une simple hypothèse, comme une interprétation que l'on peut ou non accepter.

Le 7 mars 1871, j'eus l'occasion d'observer un grand nombre de Chauves-Souris recueillies dans la grotte Saint-Pierre, près de Maestricht (V. *Murinus*, V. *Mystacinus*, V. *Dasycnemus* et V. *Daubentonii*). Toutes les femelles avaient la matrice et les oviductes distendus par des spermatozoïdes, qui se mouvaient avec une grande agilité. Je trouvai un ovule fécondé dans les oviductes de huit femelles appartenant à différentes espèces. Tous ces ovules se trouvaient au même état de développement. Ils renfermaient un globe vitellin unique ayant subi le phénomène du retrait; en dehors du vitellus, dans le liquide périvitellin flottaient deux globules polaires différents l'un de l'autre. Dans le vitellus on distinguait nette-

ment une granuleuse trouvaient unique très croquis fait identifier l'rique, l'autr

Le 25 ma voi de Chau ovules tous cédents.

Dans mo figuré un œ trouvé dans 1868 (planch

Le 3 nové une certain J'ai trouvé spermatozoï dans les ovid

Ces faits s'accouplent que les sperm femelle pend maturité au fécondé; ma lorsque les cent à ranim l'hiver.

On sait q le chevreuil. au commence

ment une couche périphérique, une couche intermédiaire granuleuse et une masse centrale claire. Dans celle-ci se trouvaient deux noyaux pourvus chacun d'un nucléole unique très-réfringent et assez volumineux. D'après mes croquis faits il y a environ quatre ans, je crois pouvoir identifier l'un de ces noyaux avec le pronucleus périphérique, l'autre avec le pronucleus central.

Le 25 mars de la même année, je reçus un nouvel envoi de Chauves-Souris. Je trouvai dans les oviductes neuf ovules tous au même état de développement que les précédents.

Dans mon mémoire sur la composition de l'œuf, j'ai figuré un œuf au même état de développement que j'avais trouvé dans l'oviducte d'un *Vespertilio murinus* en mars 1868 (planche XII, fig. 4).

Le 5 novembre de cette année, j'ai fait prendre encore une centaine de Chauves-Souris dans la même localité. J'ai trouvé les organes génitaux femelles gonflés par les spermatozoïdes. Mais je n'ai pu découvrir aucun ovule, ni dans les oviductes, ni dans la matrice.

Ces faits me portent à croire que les Chauves-Souris s'accouplent avant de tomber dans le sommeil hivernal; que les spermatozoïdes restent vivants dans le corps de la femelle pendant une partie de l'hiver; que l'ovule arrive à maturité au début de la saison froide; qu'il est aussitôt fécondé; mais qu'il ne continue à se développer, que lorsque les premières chaleurs du printemps commencent à ranimer les organes engourdis durant les froids de l'hiver.

On sait que Bischoff a constaté un fait analogue chez le chevreuil. L'accouplement a lieu à la fin de juillet ou au commencement d'août. Immédiatement après s'accou-

plissent les premiers phénomènes du développement embryonnaire (fractionnement). Mais bientôt le développement s'arrête pour ne se continuer qu'en décembre.

CHAPITRE IV.

FRACTIONNEMENT ET FORMATION D'UNE MÉTAGASTRULA.

Les changements que l'œuf de la Lapine subit durant la première période de l'évolution de l'embryon, s'accomplissent dans l'oviducte. L'œuf, au moment d'entrer dans l'utérus, renferme déjà un embryon constitué de deux feuillets cellulaires; cet embryon est une *gastrula* modifiée pour la désignation de laquelle je propose le nom de *métagastrula*. L'œuf quitte l'oviducte entre le second et le troisième jour. Le nombre d'heures qui s'écoulent entre le moment de la copulation et le moment de l'entrée de l'œuf dans l'utérus n'est pas constant. Il est en moyenne de 70 heures. Si l'on sacrifie une Lapine 70 heures après la copulation, on trouve les œufs dans le voisinage du point de terminaison de l'oviducte, mais tantôt dans l'oviducte, tantôt dans l'utérus. D'un autre côté, les œufs que l'on rencontre 70 heures après le coït ne sont pas toujours exactement au même degré de développement. Ces différences dépendent probablement : 1° de ce que le point où s'opère la fécondation n'est pas toujours le même ; 2° de ce que le temps qui s'écoule entre le moment de la copulation et le moment de la fécondation est variable. Ces variations quant au lieu et au moment de la fécondation dépendent elles-mêmes de l'état des follicules de De Graaf au moment de la copulation. Les femelles se laissent couvrir tantôt avant, tantôt après la rupture des follicules, et, dans le premier

cas, la mat
avancée. Il
tendu M. Ré
lieu un no

C'est à Bi
nement de l
Barry avaien
mentation ;
trop faibles
tères de l'œ
et son obser
vu des œufs
mal interpré
le mérite de
pris ni le m
ce qui cons
au contraire
phénomène
Mammifères
essentiels de
sont dépour
clair, et s'il
au point de
erronées qui
de la cellule.
se transform
vésicule blas
claire devien
ne puis asse
est regrettab
ment sur le
vreuil l'aient

cas, la maturation des ovules peut être plus ou moins avancée. Il n'est donc pas exact de dire, comme l'a prétendu M. Reichert, que la rupture des vésicules a toujours lieu un nombre déterminé d'heures après l'accouplement.

C'est à Bischoff que l'on doit la découverte du fractionnement de l'œuf des Mammifères. Avant lui von Baër et Barry avaient vu des œufs de Mammifères en voie de segmentation; mais von Baër a employé des grossissements trop faibles pour qu'il ait pu saisir les véritables caractères de l'œuf segmenté de Chien qu'il a eu sous les yeux et son observation est restée isolée. Quant à Barry, qui a vu des œufs à toutes les phases du fractionnement, il a si mal interprété les faits qu'il est impossible de lui attribuer le mérite de la découverte d'un phénomène dont il n'a compris ni le mode ni la signification. Il n'a pas eu l'idée de ce qui constitue l'essence de la segmentation. Bischoff, au contraire, non-seulement a décrit fort exactement le phénomène du fractionnement tel qu'il se passe chez les Mammifères, mais il a fait connaître certains caractères essentiels des globes vitellins. Il a reconnu que ces globes sont dépourvus de membrane, qu'ils possèdent un noyau clair, et s'il n'a pas compris la portée de la segmentation au point de vue histogénique, c'est à cause des idées erronées qui régnaient à cette époque sur la constitution de la cellule. Bischoff a vu que les globes de segmentation se transforment en cellules pour donner naissance à la vésicule blastodermique; il a reconnu que leur vésicule claire devient le noyau des cellules blastodermiques; je ne puis assez admirer l'exactitude de ses observations. Il est regrettable que les recherches qu'il a faites ultérieurement sur le développement du Cochon d'Inde et du Chevreuil l'aient conduit plus tard à élever lui-même un doute

sur ses observations antérieures faites chez le Lapin et le Chien et à leur donner une portée qu'elles n'ont pas. Dans ses *Neue Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens*, il exprime l'opinion que chez tous les Mammifères il s'opère à la fin du fractionnement une fusion des globes vitellins en une masse granuleuse commune d'où sortiraient les cellules du blastoderme.

Si les observations de l'illustre embryogéniste de Munich, relativement tant au fractionnement qu'à la formation de la vésicule blastodermique, sont marquées au coin de la plus remarquable exactitude, je dois ajouter qu'elles sont cependant incomplètes à certains égards. Des faits importants lui ont échappé; l'attention de Bischoff n'a été portée ni sur tous les caractères des globes vitellins, ni sur leur disposition relative, ni sur la loi suivant laquelle s'opère le fractionnement, ni sur la composition de la masse cellulaire qui se produit à la suite du fractionnement. C'est ce qui fait qu'une phase importante de l'évolution de l'embryon lui a échappé; et cette phase est d'autant plus importante qu'elle est le point de départ de la formation de la vésicule blastodermique et la clef du problème de la formation des feuillettes de l'embryon.

1. Le fractionnement débute par le changement de forme du noyau embryonnaire qui, de sphérique qu'il était d'abord, devient fusiforme, et la production, dans le globe vitellin primitif, d'une figure karyolytique semblable à celle qui a été observée et décrite chez les Nématodes par Auerbach. Je ne puis encore faire connaître mes observations sur le mode suivant lequel s'opère la division du premier globe de fractionnement, pas plus que sur la formation des noyaux des deux globes produits à la suite de la première segmentation. Les recherches que j'ai faites

pour élucider
suffisantes. Ce
vacuoles que
karyolytique
fères ne sont p
des fragments
des corps form
en rose par le

2. Au mon
se terminer, c
régulière. Il p
à de forts g
parties distinc
dérivé du pre
le pronucleus
sa surface, en
j'appelle le pr
matière claire.
le premier glo
que celui-ci a
une partie diff
de formation
noyau du pre
progressiveme
finit par absor
cleus dérivé e
Ce noyau clair
gents.

Quelque ter
globes perden
peu l'un sur
ou moins éten

pour élucider cette importante question sont encore insuffisantes. Cependant je puis affirmer que les prétendues vacuoles que Auerbach fait apparaître dans la figure karyolytique et qui se voient également chez les Mammifères ne sont pas des éléments de nouvelle formation, mais des fragments du premier noyau embryonnaire. Ce sont des corps formés de substance nucléaire; ils se colorent en rose par le picrocarminate.

2. Au moment où le fractionnement en deux vient de se terminer, chaque globe présente une forme sphérique régulière. Il présente alors une tache claire qui, examinée à de forts grossissements, se montre formée de deux parties distinctes : l'une arrondie plus petite qui est un dérivé du premier noyau embryonnaire et que j'appelle le *pronucleus dérivé*; l'autre plus volumineuse, bosselée à sa surface, enveloppant incomplètement la première, que j'appelle le *pronucleus engendré*. Il n'est que le reste de la matière claire, homogène et transparente, accumulée dans le premier globe aux deux pôles du premier noyau, après que celui-ci a pris la forme d'un fuseau. Cette matière est une partie différenciée du protoplasme de la cellule en voie de formation et ne présente aucun lien génétique avec le noyau du premier globe. Le *pronucleus dérivé* s'accroît progressivement aux dépens du *pronucleus engendré*; il finit par absorber complètement ce dernier. Le *pronucleus dérivé* est devenu alors le noyau du globe vitellin. Ce noyau clair est pourvu de plusieurs nucléoles réfringents.

Quelque temps après la première segmentation, les globes perdent leur forme sphérique. Ils s'affaissent un peu l'un sur l'autre et s'accolent par une surface plus ou moins étendue. C'est à ce moment que les pronuclei

ont disparu pour donner naissance au noyau unique du globe.

Généralement les deux globes sont d'inégales dimensions. Sur vingt-neuf œufs que j'ai observés à cet état de développement, vingt et un au moins montraient des globes de volumes différents. Je dis au moins parce que je ne compte dans le nombre vingt et un que les œufs chez lesquels cette différence était très-manifeste. Le petit globe présente aussi un peu moins de transparence; par l'acide osmique il prend une teinte plus foncée; par le picrocarminate il prend une couleur de laque carminée plus accentuée; il se colore plus vite et plus fortement. Ces dernières différences se reconnaissent même dans le cas où les deux globes ne présentent pas de différences au point de vue de leurs dimensions.

Je conclus de ces faits que les deux premiers globes ne sont pas équivalents; qu'ils n'ont ni la même composition ni la même valeur. La suite du développement démontre que les cellules du feuillet externe de l'embryon dérivent toutes du plus grand des deux premiers globes de segmentation; que toutes les cellules de l'endoderme dérivent du plus petit. Pour ce motif je donne dès à présent au grand globe le nom de *globe ectodermique*; au plus petit le nom de *globe endodermique*.

3. *Segmentation en quatre globes.* Au moment où la segmentation vient de s'achever, les quatre globes affectent une forme sphérique. Le noyau de ces globes se forme aux dépens de deux pronuclei de la même manière que dans les deux premiers globes. Dans certains œufs les quatre globes sont disposés de telle manière que leurs centres se trouvent dans un même plan. Ils sont de dimensions inégales : il y en a deux qui sont plus grands et un

peu plus clairs faiblement par petits, un peu et plus fortement certainement du tils du premier œufs segmentés différente : les de même valeur

Après quel sphérique; ils s globes ectoder ment que les g l'on voit souve moulés par une ont conservé en

4. *Division* séparer, les hu sphéroïdale. Da nuclei accolés l surface est d'ab plus ou moins posés sur deux clairs (globes e trouvent dans u plus foncés (gl autre plan para les centres des perpendiculaires ex lignes réunissan plan forment e geant sous des

peu plus clairs et qui se colorent plus lentement et plus faiblement par le picrocarminate; deux autres sont plus petits, un peu plus foncés et se colorent plus rapidement et plus fortement. Les deux grands globes dérivent bien certainement du premier globe ectodermique; les deux petits du premier globe endodermique. Dans la plupart des œufs segmentés en quatre, la disposition des globes est différente: les lignes qui joignent les centres des globes de même valeur sont perpendiculaires entre elles.

Après quelque temps les globes perdent leur forme sphérique; ils s'affaissent les uns sur les autres; mais les globes ectodermiques s'affaissent plus tôt et plus fortement que les globes endodermiques. C'est ce qui fait que l'on voit souvent les deux grands globes plus ou moins moulés par une légère concavité sur les deux petits qui ont conservé encore à ce moment leur forme sphérique.

4. *Division en huit.* Au moment où ils viennent de se séparer, les huit globes affectent une forme parfaitement sphéroïdale. Dans chacun d'eux on distingue deux pronuclei accolés l'un à l'autre; l'un irrégulier et bosselé à sa surface est d'abord plus grand que l'autre et l'enveloppe plus ou moins complètement. Ces globes se trouvent disposés sur deux plans: quatre globes plus grands et plus clairs (globes ectodermiques), de mêmes dimensions, se trouvent dans un même plan; quatre autres plus petits et plus foncés (globes endodermiques) se trouvent dans un autre plan parallèle au premier. Les lignes qui unissent les centres des globes opposés d'un même plan sont perpendiculaires entre elles. Mais les croix formées par les lignes réunissant les centres des globes opposés d'un même plan forment ensemble une étoile à huit rayons convergeant sous des angles de 45 degrés.

Bientôt la position relative des globes change : l'un des globes endodermiques devient central ; les trois autres aussi bien que les quatre globes ectodermiques restent superficiels. L'ensemble des huit globes prend alors une forme sphéroïdale. La surface de la sphère est constituée par sept globes enveloppant un globe central unique. Les quatre globes endodermiques forment alors une pyramide de quatre boulets. Le boulet qui constitue le sommet de la pyramide est enveloppé par une calotte concave, formée par les quatre globes ectodermiques. Ces changements dans la position relative des globes sont accompagnés de certaines modifications que subit leur forme. Ils cessent d'affecter la forme sphéroïdale, qu'ils réalisaient d'abord, pour s'affaisser les uns sur les autres. J'ai vu des œufs dans lesquels cet affaissement était si prononcé, que l'ensemble des globes paraissait constituer une sphère indivise et seulement sillonnée à sa surface.

Ces changements dans la position relative des globes vitellins constitue un commencement d'invagination ; l'ectoderme formé par quatre globes tend à envelopper par épibolie la masse cellulaire endodermique. Cette tendance s'accroîtra davantage dans les phases ultérieures et aura pour conséquence le cheminement progressif de l'ectoderme autour de l'endoderme d'où résultera la formation de la métagastrula.

4. *Segmentation en douze globes.* La phase suivante est des plus instructives : elle démontre que les globes ectodermiques se multiplient plus rapidement que les globes endodermiques.

Cette phase est caractérisée par l'existence de douze globes. Elle a été observée par Bischoff chez le Chien et chez le Chevreuil ; chez le Cochon d'Inde elle a été signalée

par Bischoff et le Lapin. Dans des œufs divisés en douze globes, d'autre Lapine j'ai vu douze globes, d

Dans les œufs plus petits que les précédents mêmes dimensions forme sphérique simultanée des globes cédente. Les qu que les précédentes de la phase précédente que les premiers grands globes ériphériques. Dans des globes ne p décrit au 5°.

5. *Division* sphériques. La être toujours la seul, plus souve Plus tard, qua l'autre, on trou douze périphé sont adjacents moulée sur les forme plus de cellules se disti encore superfie beaucoup moins endodermiques

par Bischoff et par Reichert. Je l'ai observée cinq fois chez le Lapin. Dans deux Lapines j'ai trouvé simultanément des œufs divisés en seize et d'autres en douze globes; dans une autre Lapine j'ai vu simultanément des œufs divisés en douze globes, d'autres divisés en huit.

Dans les cinq œufs j'ai trouvé huit globes notablement plus petits que les quatre autres; tous les huit avaient les mêmes dimensions et le même aspect; tous affectaient une forme sphérique. Ils provenaient de la segmentation simultanée des quatre globes ectodermiques de la phase précédente. Les quatre autres globes, notablement plus grands que les précédents, ne sont que les globes endodermiques de la phase précédente qui se segmentent un peu plus tard que les premiers. Dans deux de ces cinq œufs l'un des grands globes était tout à fait central, les trois autres périphériques. Dans les trois autres œufs la position relative des globes ne pouvait pas se ramener au type géométrique décrit au 3°.

5. *Division en seize.* Au début tous les globes sont sphériques. La disposition relative des globes ne paraît pas être toujours la même. En effet, j'ai trouvé quelquefois un seul, plus souvent deux ou trois globes au centre de l'œuf. Plus tard, quand les globes se sont affaissés l'un sur l'autre, on trouve jusqu'à quatre globes au centre. Des douze périphériques, huit sont alors ectodermiques; ils sont adjacents et forment par leur réunion une calotte moulée sur les globes centraux. Cette calotte ectodermique forme plus de la moitié de la surface de l'embryon. Ces cellules se distinguent surtout des cellules endodermiques encore superficielles en ce qu'elles sont plus aplaties et beaucoup moins convexes du côté externe que les globes endodermiques; en outre, elles sont légèrement concaves

un peu plus tôt que les autres et ces différences vont s'accuser de plus en plus dans la suite, ce qui rend très-difficile dans certains œufs la détermination de la forme embryonnaire et de la signification de certains globes.

7. Dans les phases ultérieures du développement, la détermination exacte du nombre des globes devient elle-même fort difficile. Ce n'est qu'en rompant les enveloppes de l'œuf que l'on parvient, dans certains cas, à résoudre la question de nombre. Dans les phases subséquentes à celles que nous avons considérées, le nombre des globes augmente peu à peu et la calotte ectodermique s'étend progressivement de façon à envelopper de plus en plus complètement l'amas des cellules endodermiques. Ces modifications successives amènent la formation de la métagastrula, qui se reconnaît déjà fort distinctement quand il existe environ trente-deux globes, mais qui s'accuse davantage encore quand le nombre des globes est approximativement de quarante-huit, de soixante-quatre ou de quatre-vingt-seize. Cette dernière phase est atteinte, en moyenne, 70 heures après l'accouplement. L'embryon présente alors les caractères suivants :

La partie périphérique du corps est constituée par une couche de cellules claires, dont j'évalue approximativement le nombre à soixante-quatre. A la coupe optique on en compte de treize à quinze. La masse centrale de l'embryon est formée par un certain nombre de cellules plus grandes, plus foncées et polygonales. Si l'on fait rouler l'œuf sur le porte-objet, on parvient toujours à amener l'embryon dans une position telle, qu'on distingue nettement, en un point de sa surface, une dépression que je désignerai sous le nom de « *lieu d'invagination* ». Si ce lieu est amené dans la coupe optique de l'œuf, alors on reconnaît que la couche

superficielle de l'embryon se trouve interrompue en ce point par une, deux ou trois cellules différentes des autres qui sont superficielles. Ces cellules sont en tous points semblables à celles qui constituent le noyau central de l'embryon, c'est-à-dire la masse endodermique. Je considère la solution de continuité qui existe dans la couche ectodermique au lieu d'invagination comme homologue à l'anus de Rusconi, récemment désigné par mon ami Ray Lankester, sous le nom de blastopore. Les quelques cellules endodermiques, engagées dans ce trou, constituent le bouchon de Ecker ou bouchon endodermique.

Les cellules de la couche superficielle ou ectodermique présentent les caractères suivants : elles ont une forme irrégulièrement cuboïde; elles sont convexes en dehors et en dedans, planes sur leurs faces latérales. Les cellules qui circonscrivent le bouchon endodermique ont une forme un peu différente : elles sont plus plates et s'appliquent sur les cellules endodermiques du bouchon par une surface régulièrement convexe. Par là elles se distinguent de toutes les autres cellules de l'ectoderme qui se touchent mutuellement par des faces planes. Les dimensions de ces cellules varient un peu de l'une à l'autre. Il n'y en a pas deux qui aient exactement la même forme ni les mêmes dimensions. Si l'on traite ces œufs par l'acide osmique et puis pas le liquide de Müller, on obtient de magnifiques préparations : les cellules ectodermiques restent très-claires et se colorent très-faiblement en brun; elles possèdent chacune un beau noyau sphérique pourvu de plusieurs nucléoles; elles sont finement granuleuses; mais après le traitement par l'acide osmique on trouve toutes les granulations accumulées dans la région circumnucléaire du protoplasme et comme le noyau occupe une

position exce-
face de l'emb-
dermiques se
traire la partie
dépourvue de
distinguer ave
derme: si l'on
ment, on voit
derme et l'ec
ensemble est
clair, hyalin e
où il se trouve

Les cellules
déterminer, so
unes sur les au
toderme, de f
retrants qui e
plus grandes q
rent assez forte
sont guère tran
aux autres; si
pendant sept à
loppes de l'œuf
très-fines la m
lules qui la con
que l'ectoderme
les cellules qui
ment les unes a
affecte la forme
de Ecker en co
qui se trouvent
quelquefois mèn

position excentrique, qu'il se trouve plus près de la surface de l'embryon, la partie externe des cellules ectodermiques se distingue par son aspect granuleux. Au contraire la partie profonde est tout à fait claire, transparente, dépourvue de granulations. Cette circonstance permet de distinguer avec une extrême netteté la limite de l'ectoderme: si l'on observe l'embryon avec un faible grossissement, on voit une zone claire et limpide entre l'endoderme et l'ectoderme. L'ectoderme considéré dans son ensemble est granuleux dans sa partie externe; il est clair, hyalin et dépourvu de toute granulation partout où il se trouve en contact avec l'endoderme.

Les cellules endodermiques dont le nombre est difficile à déterminer, sont de forme polyédrique; elles se moulent les unes sur les autres aussi bien que sur les cellules de l'ectoderme, de façon à remplir exactement tous les angles rentrants qui existent entre ces dernières. Ces cellules sont plus grandes que les cellules ectodermiques; elles se colorent assez fortement en brun par l'acide osmique et ne sont guère transparentes. Elles adhèrent fortement les unes aux autres; si on laisse macérer dans le liquide de Müller pendant sept à huit jours, et si alors on rompt les enveloppes de l'œuf, on parvient à isoler en se servant d'aiguilles très-fines la masse endodermique toute entière. Les cellules qui la constituent tiennent toutes ensemble, tandis que l'ectoderme se détache facilement de l'endoderme et les cellules qui le composent n'adhèrent que très-faiblement les unes aux autres. La masse endodermique isolée affecte la forme d'une petite carafe. Les cellules du bouchon de Ecker en constituent le goulot. Le nombre des cellules qui se trouvent au sommet du goulot est souvent de trois; quelquefois même il n'en existe qu'une seule; dans ce cas,

cette cellule se trouvait en retrait sur les cellules ectodermiques voisines; le blastopore était sur le point de se fermer.

La forme embryonnaire ainsi caractérisée, constituée par une masse cellulaire solide, dépourvue de cavité centrale, mais formée d'une couche ectodermique et d'une masse endodermique, pourvue d'un blastopore et d'un bouchon endodermique, formée progressivement pendant le cours du fractionnement par épibolie, je l'appelle *Metagastrula* ou gastrula modifiée. Il est facile de la rattacher à la gastrula typique formée par invagination, telle qu'elle se trouve conservée chez l'*Amphioxus*. Le mode de formation de la métagastrula des mammifères résulte de la marche du fractionnement; il se rattache immédiatement à ce qui a été constaté chez les Batraciens, les Ganoïdes (*Esturgeon*) et les Cyclostomes. Je ne crois pas que l'on puisse distinguer dans le cours de cette évolution de la métagastrula, comme l'a fait Haeckel, une phase de Morula.

CHAPITRE V.

FORMATION DE LA VÉSICULE BLASTODERMIQUE.

Dès que l'œuf a pénétré dans l'utérus, la masse cellulaire de la métagastrula commence sa transformation en une vésicule claire et transparente qui s'accroît rapidement et atteint, au bout de quatre à cinq jours, un diamètre de 8 à 9 millimètres. Une vésicule toute semblable se forme dans la matrice du Chien; elle a été découverte par R. De Graaf, observée ensuite par Cruikshank et décrite par von Baër. Elle a été étudiée depuis par Coste, Barry, Bischoff, Meissner, Remak et Reichert. Elle est formée d'une membrane

externe sa
chez le La
tière albu
(*Keim*) de
la *Keimha*
membrane
Von Baër a
membrane
nicht aufge
ce reste de
encore tra
mais desti
tion au fur
caler entre
reste vitelli
naire (*Fru*
après la di
moment de
formée, su
rangée de c
bryonnaire
dans son m
opinion tou
gonales de
vis-à-vis des
cellules se
bryonnaire
tion est réso
Bischoff et
relatives à l
blastodermi
restent enc

externe sans structure qui n'est que la zone pellucide unie, chez le Lapin, à une couche plus ou moins épaisse de matière albuminoïde, et d'une membrane interne, le germe (*Keim*) de von Baër, la *vésicule blastodermique* de Coste, la *Keimhaut* ou *Keimblase* de Bischoff et de Remak, la membrane enveloppante (*Umhüllungshaut*) de Reichert. Von Baër avait déjà reconnu qu'à la face interne de cette membrane demeure accolé un reste du vitellus (*ein Rest nicht aufgelöseter Dottersubstanz*). Pour Bischoff et Remak, ce reste du vitellus est un amas de globes vitellins non encore transformés en cellules (*Dotterrest, Dotterkugel*), mais destinés à subir progressivement cette transformation au fur et à mesure que ces globes viendront s'intercaler entre les cellules de la vésicule blastodermique. Ce reste vitellin n'aurait aucun rapport avec la tache embryonnaire (*Fruchthof, Keimscheibe*) qui apparaîtrait plus tard, après la disparition du reste vitellin. Remak dit qu'à un moment de son évolution, la vésicule blastodermique est formée, sur tous les points de sa surface, par une seule rangée de cellules. Pour Coste, au contraire, la tache embryonnaire procède de ce reste vitellin, et Bischoff émet, dans son mémoire sur le développement du Chien, une opinion toute semblable. Mais comment les cellules polygonales de la vésicule blastodermique se comportent-elles vis-à-vis des globes vitellins? La membrane formée par ces cellules se continue-t-elle avec les bords de la tache embryonnaire ou bien recouvre-t-elle ces globes? La question est résolue dans un sens diamétralement opposé par Bischoff et par Reichert. Un grand nombre de questions relatives à la formation et à la constitution de la vésicule blastodermique, de la tache embryonnaire et des feuilletts restent encore à trancher. Je veux les résumer ici; les

observations que j'ai faites et qui se trouvent résumées plus loin ont eu pour but de les résoudre.

1. Comment la vésicule blastodermique se forme-t-elle aux dépens de la masse cellulaire qui à la fin du fractionnement remplit la cavité de l'œuf et que j'ai démontré être une métagastrula ?

2. Le reste vitellin (*Dotterrest* ou *Hausen der Dotterkugeln* de Bischoff) disparaît-il et la tache embryonnaire se forme-t-elle aux dépens du feuillet cellulaire primitivement unique de la vésicule blastodermique (von Baër, Bischoff (Mém. sur le Lapin) et Remak) ou bien contribue-t-il à la formation de la tache embryonnaire ?

3. Cet amas de globes vitellins est-il, oui (Reichert) ou non (Bischoff), recouvert par une couche de cellules polygonales semblables à celles qui constituent la plus grande partie de la vésicule blastodermique ?

4. A quel moment apparaît la tache embryonnaire proprement dite ? N'a-t-on pas donné ce nom à des choses différentes ? Le *Fruchthof* que Bischoff fait apparaître très-tard chez le Lapin est-il homologue à la tache embryonnaire du Chien (*Embryonalfleck, Fruchthof*) qui se montre aussitôt que commence la formation de la vésicule blastodermique ?

5. La tache embryonnaire est-elle formée par un seul feuillet épaissi ? résulte-t-elle de l'accolement des parties épaissies de deux feuillets ? ou bien les feuillets ne présentent-ils pas d'épaississement au niveau de la tache et celle-ci est-elle formée par plus de deux feuillets ?

6. La vésicule blastodermique est-elle le feuillet externe de l'embryon, ou bien n'est-elle qu'une membrane enveloppante sans importance pour la formation des organes principaux de l'embryon (Reichert) ?

7. Quelle

8. Quand

Vers la
de la vésic
78 heures e
des traces d
cule close q
endodermiq
semblables
gastrula. M
nombre est
vingt à la c
varient beau
forme, elle
miques de l
conoïdes ; la
base est tr
mique est c

La masse
polyédrique
plus foncée
leur noyau é

A côté de
rent de ceu
ectodermiqu
elle en est s
un liquide a

La forme
miques s'est
de cette fen
tout à fait
l'embryon c

7. Quelle est l'origine du feuillet interne?

8. Quand et comment se forme le feuillet moyen?

Vers la fin du troisième jour commence la formation de la vésicule blastodermique. Dans des embryons de 78 heures environ, on ne trouve plus que fort rarement des traces du blastopore; l'ectoderme est devenu une vésicule close qui se moule exactement sur la masse cellulaire endodermique. Cette vésicule est formée par des cellules semblables à celles qui constituent l'ectoderme de la métagastrula. Mais ces cellules sont plus nombreuses, leur nombre est difficile à déterminer; on en compte dix-huit à vingt à la coupe optique. Leur forme et leurs dimensions varient beaucoup de l'une à l'autre. Au point de vue de la forme, elles se distinguent surtout des cellules ectodermiques de la métagastrula en ce qu'elles sont devenues conoïdes; la base des cônes est dirigée en dehors; cette base est très-faiblement convexe. La vésicule ectodermique est constituée par un véritable epithelium conoïde.

La masse endodermique est formée par des cellules polyédriques de forme variable. Ces cellules sont beaucoup plus foncées et plus grandes que les cellules ectodermiques; leur noyau est proportionnellement plus volumineux.

A côté de ces embryons, on en trouve d'autres qui diffèrent de ceux que je viens de décrire, en ce que la vésicule ectodermique ne se moule plus sur la masse endodermique: elle en est séparée par une fente dans laquelle s'accumule un liquide albuminoïde homogène, clair et hyalin.

La forme des cellules tant ectodermiques qu'endodermiques s'est légèrement modifiée à la suite de la production de cette fente. Les cellules ectodermiques sont maintenant tout à fait planes à leur surface externe; le contour de l'embryon est marqué par une circonférence régulière.

Du côté de la fente ces cellules sont très-convexes; elles ont encore une forme conoïde; mais le cône a son sommet très-émoussé et son axe est très-court. Ces cellules deviennent aussi beaucoup plus claires. Si on traite un semblable embryon par le nitrate d'argent, on remarque que les contours des cellules ectodermiques se marquent admirablement; si, après avoir fait agir le réactif, on examine la vésicule blastodermique à sa surface, on reconnaît les contours polygonaux délimitant les bases des cellules conoïdes. Ces bases sont des polygones de toutes formes et de dimensions fort différentes. Le nitrate d'argent noircit aussi la substance qui unit entre elles les faces latérales des cellules ectodermiques : si on examine la coupe optique de l'embryon, on voit entre les cellules de petites lignes noires dirigées suivant les rayons de la vésicule sphérique qui forme maintenant la paroi de l'embryon.

La masse endodermique est constituée par des cellules plus grandes et plus opaques que les cellules ectodermiques. Ces cellules sont polyédriques; mais celles qui délimitent la fente blastodermique sont arrondies et convexes du côté de cette dernière, d'où il résulte que la masse endodermique est délimitée par un contour assez peu régulier et presque sinueux. Le nitrate d'argent n'imprègne pas du tout la substance unissante de ces cellules.

La fente se produit simultanément sur tout le pourtour de l'œuf, sauf en un point, où la masse endodermique se trouve encore adhérente à la vésicule ectodermique par trois ou quatre cellules. Ce point correspond au blastopore. Dans certains œufs on voit en ce point une cellule endodermique encore engagée entre les cellules ectodermiques. C'est probablement à raison de cette union plus intime qui existe en ce point entre les deux feuillets, que

la fente blastodermique se forme; l'embryon, sa

La vésicule blastodermique s'accroît; son diamètre s'accroît; elle atteint bientôt une certaine dimension. Le diamètre de la vésicule atteint 0,12 à 0,15 de la vésicule. Le développement progressif de la multiplication des cellules devient le résultat de la multiplication des lamelles qui se forment au milieu, au pourtour de la vésicule circulaire de l'embryon par une matière qui se dissout dans l'éther et noircit. Le diamètre de chaque noyau est frappé von Brücke et interprété.

Ces cellules se développent ensemble, mais la partie ectodermique de la vésicule trouve généralement une application. Je désigne ce phénomène.

La masse endodermique de volume; elle se développe; la vésicule ectodermique progressive de volume; elle subit un développement intéressant. Les cellules. Sa forme

la fente blastodermique se produit sur toute la surface de l'embryon, sauf au lieu d'invagination.

La vésicule blastodermique se distend rapidement; son diamètre s'accroît et la fente blastodermique devient bientôt une large cavité. C'est déjà le cas dans des œufs de 90 heures. Le diamètre de la vésicule blastodermique a déjà atteint 0,12 à 0,15 de millimètre. Cette distension rapide de la vésicule ectodermique est le résultat de l'aplatissement progressif des cellules de l'ectoderme et de leur multiplication. De conoïdes, qu'elles sont d'abord, elles deviennent lenticulaires et plus tard elles se réduisent à des lamelles minces légèrement renflées seulement à leur milieu, au point où se trouve le noyau entouré d'une zone circulaire de protoplasme granuleux. Ces granules formés par une matière grasse (ils se dissolvent dans l'alcool et l'éther et noircissent par l'acide osmique) forment autour de chaque noyau un anneau très-apparent qui avait déjà frappé von Baër et que Bischoff a décrit et parfaitement interprété.

Ces cellules se multiplient par division non pas toutes ensemble, mais successivement. Dans une vésicule blastodermique de 0,14 à 0,15 millimètres de diamètre, on trouve généralement huit à neuf cellules en voie de multiplication. Je décrirai plus loin comment s'accomplit ce phénomène.

La masse cellulaire endodermique n'a guère augmenté de volume; elle reste adhérente au même point de la vésicule ectodermique durant tout le cours de la distension progressive de cette dernière. Les modifications qu'elle subit intéressent surtout sa forme et le nombre de ses cellules. Sa forme est d'abord irrégulièrement arrondie; la

masse endodermique forme une sphère pleine, à surface bosselée, emboîtée dans une sphère régulière et creuse qui est la vésicule ectodermique. Elle ne remplit pas cette dernière; entre les deux existe la fente blastodermique. Pendant que la vésicule ectodermique se distend, la masse endodermique s'aplatit; elle devient lenticulaire, et s'accrole par une surface de plus en plus étendue à la face interne de l'ectoderme. En même temps ses cellules se multiplient; elles diminuent de volume et prennent une forme arrondie.

Dans des œufs de 92 heures j'ai trouvé la vésicule blastodermique qui a atteint 0,17 de millimètre, formée de deux parties :

1° Sur la plus grande partie de son pourtour la vésicule blastodermique est constituée, comme l'a montré Bischoff (voir pl. VII, fig. 37 de son Mémoire sur le Lapin), par une seule rangée de cellules ectodermiques. C'est la portion que j'appellerai monodermique de la vésicule blastodermique.

2° En un point, la masse endodermique, ayant l'apparence d'une lentille biconvexe, est accolée à la face interne de la vésicule ectodermique. Elle constitue le « Hausen der Dotterkugeln » ou le « Dotterrest » de Bischoff. En ce point la vésicule blastodermique est formée de deux feuillets cellulaires accolés : un feuillet ectodermique et un feuillet endodermique. Cette région discoïde caractérisée par l'accolement des deux feuillets cellulaires qui constituaient la métogastrula, je l'appellerai le GASTRODISQUE.

Quant à la cavité circonscrite par la vésicule blastodermique, elle n'est homologue ni à la cavité de segmentation, ni à la cavité digestive primordiale des batraciens. On peut la désigner sous le nom de cavité blastodermique. C'est une cavité qui n'a pas d'homologue chez les autres vertébrés.

La vésicule
0,9 de milli
damment de
blastodermi
dans la con
laire endod
lenticulaire
accolée à la
et constitue
étendu que
cédente. L'
gastrodisque
vésicule, par
blant aux ce
par le nitrat
l'hématoxyli
Pour étudier
saire de l'ou
après une in
équateur de
gentes vers
l'une de l'au

On disting
lité, après l
monodermiq
mique. L'ec
pas doublé
dermiques,
le nitrate d'a

OEufs de cent cinq à cent quinze heures.

La vésicule blastodermique a atteint un diamètre de 0,9 de millimètre à 2 millimètres de diamètre. Indépendamment de ses dimensions plus considérables, la vésicule blastodermique a subi des modifications assez notables dans la constitution du gastrodisque. La masse cellulaire endodermique s'est aplatie; elle a perdu sa forme lenticulaire pour se transformer en une lame cellulaire accolée à la face interne de la vésicule ectodermique et constituer avec elle un gastrodisque beaucoup plus étendu que celui que nous avons décrit dans la phase précédente. L'ectoderme est constitué dans les limites du gastrodisque, aussi bien que sur tout le pourtour de la vésicule, par une rangée unique de cellules plates ressemblant aux cellules endothéliales des séreuses. En traitant par le nitrate d'argent et ensuite par le picrocarminate ou l'hématoxyline, on obtient des préparations magnifiques. Pour étudier la constitution de la vésicule, il est nécessaire de l'ouvrir et de l'étaler en une lame, en pratiquant, après une incision circulaire suivant un grand cercle ou équateur de la sphère blastodermique, des incisions convergentes vers les pôles des calottes hémisphériques séparées l'une de l'autre par la première incision.

On distingue l'un de l'autre et avec la plus grande facilité, après le traitement par le nitrate d'argent, la région monodermique et le gastrodisque de la vésicule blastodermique. L'ectoderme se colore en brun partout où il n'est pas doublé par la lame endodermique. Les cellules ectodermiques, dans toute la région monodermique, réduisent le nitrate d'argent et se colorent en brun; elles n'exercent

pas la même action sur le réactif, elles restent claires et transparentes, dans les limites du gastrodisque. En outre, le nitrate d'argent délimite avec une extrême netteté, en colorant en noir leurs contours, les cellules de toute la vésicule blastodermique. On reconnaît alors que ces cellules sont des formes polygonales très-variées; que quelques-unes sont tout à fait irrégulières et qu'elles ont des dimensions fort différentes. Je décrirai plus loin leurs caractères et leur constitution en parlant de la multiplication des cellules dans les feuilletts embryonnaires. Je dois ajouter, cependant, que chaque cellule a la forme d'une petite plaque à faces parallèles et épaissie à son milieu. L'épaississement médian est constitué par le noyau entouré d'un peu de protoplasme granuleux. Il fait saillie à l'intérieur de la cavité blastodermique. La face externe de ces cellules est tout à fait unie. Comme toutes les cellules ectodermiques ont cette forme, les cellules en se touchant par leurs bords circonscrivent entre leur saillie médiane de petites gouttières ouvertes du côté interne.

Comme toute la région monodermique de la vésicule se colore en brun par le nitrate d'argent, que les cellules ectodermiques dans la région du gastrodisque ne réduisent pas le nitrate, pas plus que les cellules de la plaque endodermique, le gastrodisque apparaît comme une tache claire au milieu du reste de la vésicule coloré en brun. Cette tache est irrégulière et lobulée. Au point de vue de sa constitution, nous devons distinguer la partie centrale du gastrodisque et sa périphérie. Dans la partie centrale du gastrodisque, l'endoderme est formé par deux couches superposées de cellules arrondies, très-petites comparativement aux cellules de l'ectoderme, et plus ou moins serrées les unes contre les autres. Ces petites cellules protoplasmiques ne

se délimitent par
de très-gros noyaux
vivement en relief
périphérique
les mêmes cellules
couche continue
face interne de
amœboïdes se
les gouttières
Dans les préparations
invariablement
les limites des

Il résulte de
développement
que la masse est
lenticulaire, s'élevant
centrale d'une
bords partent de
des autres, des
d'amibes à la fin
multiplient et
gressive du gas

La vésicule
elle a atteint un
œufs de 120 à

Le gastrodisque
derme est toujours
dans la région
gastrodisque. L

se délimitent pas par le nitrate d'argent; elles possèdent de très-gros noyaux sphériques et leur corps se colore vivement en rouge par le picrocarminate. Dans la partie périphérique du gastrodisque, l'endoderme est formé par les mêmes cellules; mais celles-ci, au lieu de former une couche continue, se trouvent disséminées une à une à la face interne de la vésicule ectodermique. Ces cellules amœboïdes se trouvent toujours et exclusivement dans les gouttières formées par les cellules ectodermiques. Dans les préparations au nitrate d'argent on les trouve invariablement coupées par les lignes noires qui marquent les limites des cellules ectodermiques.

Il résulte de l'étude des embryons arrivés à cet état de développement comparés à ceux de la phase précédente, que la masse endodermique, après avoir affecté la forme lenticulaire, s'étale en une plaque composée, dans sa partie centrale d'une double rangée de cellules, tandis que de ses bords partent en divergeant, et indépendamment les unes des autres, des cellules isolées, qui cheminent à la manière d'amibes à la face interne de l'ectoderme. Ces cellules se multiplient et c'est par elles que se fait l'extension progressive du gastrodisque.

OÛfs de cinq jours.

La vésicule blastodermique a continué à se distendre; elle a atteint un diamètre de 2 à 4 millimètres dans les œufs de 120 à 130 heures.

Le gastrodisque s'est considérablement étendu. L'ectoderme est toujours constitué de la même manière, tant dans la région monodermique que dans les limites du gastrodisque. Les cellules qui constituent ce feuillet ont

les mêmes caractères et les mêmes propriétés que dans les phases précédentes. Quant à la lame endodermique, elle a subi des modifications importantes. Les cellules isolées de la région périphérique, aussi bien que les cellules profondes de la région centrale du gastrodisque, se sont étalées et transformées en cellules plates de mêmes dimensions à peu près que les cellules ectodermiques, de façon à constituer maintenant une couche continue formée par une seule rangée de cellules. Celles-ci, dont les contours irréguliers se marquent faiblement par le nitrate d'argent, forment un epithelium pavimenteux simple ressemblant beaucoup par l'irrégularité de ses cellules à l'endothelium des lymphatiques. Dans la région périphérique du gastrodisque cet epithelium, constituant le feuillet interne ou muqueux, est immédiatement accolé à la couche ectodermique. Si l'on examine cette partie de la vésicule après avoir traité par le nitrate d'argent, on reconnaît clairement l'existence de deux systèmes de lignes noires entre-croisées, indiquant la présence de deux epitheliums adjacents. Ils rappellent ce que l'on observe si l'on examine un épiploon ou une portion de mésentère après le traitement par le nitrate. Cependant, tandis que les cellules qui recouvrent les deux faces d'une lame épiploïque sont semblables entre elles, les caractères des cellules des deux feuillets adjacents de notre embryon sont forts différents. Sur les bords du gastrodisque on trouve encore des cellules isolées, les unes arrondies, les autres à formes bizarres, rappelant les formes successives qu'affectent des amibes ou des globules blancs du sang. Au centre du gastrodisque le feuillet interne, développé aux dépens de la rangée profonde des cellules endodermiques, est séparé de l'ectoderme par une couche de petites cellules arrondies, qui ont conservé tous

les caractères
cédente. C'est
formation du

Dans les
naissance au
moyen. Le
unique de ce
de forme qu
circonscriver
Le feuillet m
de l'endoder
partie centra
mique est fo
l'interne son
unique de ce
terne est le
se trouve un
c'est le feuil
existe trois
bryonnaire o
périphérie d
la plus cons
et interne in
didermique
blastodermic
c'est la régi
embryologis
avec ce que
dermique du
Fruchthof,
pour désigne
dermique.

les caractères des cellules endodermiques de la phase précédente. C'est cette couche qui est le point de départ de la formation du feuillet moyen.

Dans les limites du gastrodisque, l'endoderme donne donc naissance au feuillet interne ou muqueux et au feuillet moyen. Le feuillet interne, constitué par une rangée unique de cellules plates, est le résultat des modifications de forme que subissent ces cellules endodermiques qui circonscrivent immédiatement la cavité blastodermique. Le feuillet moyen est un reste de cellules non modifiées de l'endoderme. Ce feuillet moyen n'apparaît que dans la partie centrale du gastrodisque. Là, la vésicule blastodermique est formée de trois feuillets cellulaires. L'externe et l'interne sont constitués l'un et l'autre d'une rangée unique de cellules plates; l'externe est l'ectoderme, l'interne est le feuillet interne ou muqueux. Entre les deux se trouve une couche formée de petites cellules arrondies; c'est le feuillet moyen. Cette région du gastrodisque, où il existe trois feuillets cellulaires adjacents, est l'aire embryonnaire ou région tridermique du blastoderme. Toute la périphérie du gastrodisque, qui est la partie de beaucoup la plus considérable, est formée par les feuillets externe et interne immédiatement accolés. Elle constitue la région didermique du blastoderme. Tout le reste de la vésicule blastodermique est formé par une seule rangée de cellules : c'est la région monodermique du blastoderme. Tous les embryologistes ont confondu le gastrodisque à son début avec ce que j'appelle l'aire embryonnaire ou région tridermique du blastoderme. Les mots : *tache embryonnaire*, *Fruchthof*, *Embryonalfleck*, *Keimscheibe* ont été employés pour désigner tantôt le gastrodisque, tantôt la région tridermique.

OEufs de six jours.

La vésicule blastodermique a considérablement grandi. Cependant le volume des œufs, que l'on trouve l'un à côté de l'autre dans l'utérus, est très-variable. Il varie entre 3 et 5 1/2 millimètres. Le gastrodisque s'est considérablement étendu. Il a envahi environ la moitié de la vésicule blastodermique. Ses bords sont très-irréguliers. L'aire embryonnaire s'est un peu accrue; elle a l'apparence d'une tache à peu près circulaire occupant l'un des pôles de la vésicule. Les principales modifications qu'elle a subies consistent dans l'épaississement du feuillet moyen, qui constitue, dès à présent, la plus grande partie de l'épaisseur de la région tridermique du gastrodisque. Le feuillet externe et le feuillet interne sont toujours constitués d'une rangée *unique* de cellules *plates* ayant les mêmes caractères et les mêmes dimensions que dans la région didermique. Il n'est donc pas vrai que le *Fruchthof* ou la *Keimscheibe* soient formés par deux feuillets cellulaires épaissis.

La zone didermique est formée par l'accrolement de l'ectoderme et du feuillet interne constitués l'un et l'autre d'une seule rangée de cellules plates.

La moitié inférieure de la vésicule blastodermique (région monodermique) est constituée par une seule rangée de cellules ectodermiques.

OEufs de sept à huit jours.

La vésicule blastodermique s'est encore beaucoup distendue. Son axe moyen atteint, dans certains œufs, jusqu'à 7 et 8 millimètres. Elle a pris la forme d'un ellipsoïde de

révolution à
tement com
a envahi da
vésicule bla
occupe le p
plus. La rég
un peu éte
blement épa
de la multip
constitue un
toderme et
derme est
cellules poly
tupliées ave
petites dans
mique : dan
bien que l'e
rieurs. Il en
la zone trid
faitement c
la ligne pri
8 jours rie
représentée
blatt für m
végétatif su
développe c
même pour
n'existe abs
de réalité q
sions qu'il t
pas la disc

révolution à axes peu différents. Elle est constituée exactement comme précédemment. Seulement le gastrodisque a envahi dans quelques œufs les $\frac{3}{4}$ et même les $\frac{4}{3}$ de la vésicule blastodermique. La région monodermique qui occupe le pôle inférieur de l'œuf se réduit donc de plus en plus. La région tridermique, ou aire embryonnaire, s'est un peu étendue en surface, mais elle s'est surtout notablement épaissie. Cet épaississement dépend *exclusivement* de la multiplication des cellules du feuillet moyen. Celui-ci constitue un véritable disque lenticulaire qui soulève l'ectoderme et fait saillie à la surface de la vésicule. L'ectoderme est toujours constitué par une seule rangée de cellules polygonales *plates*. Mais ces cellules se sont multipliées avec une grande activité et sont beaucoup plus petites dans la zone tridermique que dans la région didermique : dans cette dernière, en effet, l'ectoderme, aussi bien que l'endoderme, ont conservé leurs caractères antérieurs. Il en est de même des cellules endodermiques dans la zone tridermique. L'aire embryonnaire est devenue parfaitement circulaire et ne montre encore aucune trace de la ligne primitive. Il n'existe encore dans les œufs de 7 à 8 jours rien qui ressemble aux villosités que Bischoff a représentées, pl. VIII, fig. 41. M. Götte a décrit (*Centralblatt für med. Wiss.* 1869) une invagination du feuillet végétatif sur tout le pourtour de la zone sur laquelle se développe ce feuillet. Le feuillet réfléchi s'accolerait à lui-même pour constituer une couche cellulaire interne. Il n'existe absolument aucune trace de ce phénomène qui n'a de réalité que dans l'imagination de M. Götte. Les conclusions qu'il tire de ses prétendues observations ne méritent pas la discussion.

CHAPITRE VI.

MULTIPLICATION DES CELLULES.

Si l'on traite par le nitrate d'argent la vésicule blastodermique d'un œuf de quatre jours ou davantage et que l'on étale ensuite sur un porte-objet la région monodermique, en suivant le procédé décrit plus haut, on reconnaît immédiatement que cette membrane est formée d'une seule rangée de cellules plates. Les contours de ces cellules sont marqués par des lignes noires souvent sinueuses ou anguleuses, toujours d'une remarquable netteté. Ces lignes circonscrivent des polygones irréguliers, de formes et de dimensions très-différentes. Dans chacun des champs polygonaux l'on trouve un beau noyau de forme généralement ovalaire dont la dimension variable d'une cellule à l'autre est en raison des dimensions de la cellule.

Si l'on traite ultérieurement cette membrane par le picrocarminate d'ammoniaque et qu'on la place ensuite dans la glycérine picrocarminatée, tous les noyaux se colorent en rose et la teinte s'accroît de plus en plus au fur et à mesure que les cellules séjournent depuis plus longtemps dans la glycérine picrocarminatée. Les noyaux sont toujours délimités par un contour fort nettement marqué et assez régulier; ils renferment un nombre considérable de nucléoles; on en compte en moyenne six à dix, quelquefois jusqu'à 18 et 20 dans un même noyau. Ces nucléoles de forme irrégulière, foncés et formés d'une substance très-réfringente, se chargent fortement de matière colorante. Ils paraissent distribués sans aucun ordre dans la substance du noyau. Le corps de la cellule ne prend pas du tout le carmin.

Si, au lieu de l'hématoxyline violacée pâle:

On obtient la membrane par le picrocarmin. Les cellules sont abondantes, cependant avec la forme de ligatures les noyaux en violet par aussi distincts. Les corps des couches corticales, masse médullaire distingue, indistincte, remarque dans les nucléoles de dimension se colorant en rose, ble un anneau de noyau. Ils se trouvent la partie du corps, le noyau est clair.

Cette composition connaît même de les examine dans d'acide acétique, puscules réfringents, sèdent de se colorer, leur nature grand, disparition des nucléoles et des noyaux.

Si, au lieu de traiter par le picrocarminate, on colore par l'hématoxyline, les noyaux prennent une belle teinte bleue violacée pâle; les nucléoles se teintent en bleu foncé.

On obtient aussi de fort belles préparations, en traitant la membrane blastodermique par l'acide osmique et puis par le picrocarminate ou l'hématoxyline. Les contours des cellules sont alors beaucoup moins apparents; l'on parvient cependant avec quelque attention à les apercevoir sous la forme de lignes nettes, mais très-fines. Dans ces préparations les noyaux se colorent en rouge vif par le carmin, en violet par l'hématoxyline, et les nucléoles sont tout aussi distincts que dans les préparations au nitrate d'argent. Les corps des cellules présentent à leur périphérie une couche corticale claire dépourvue de granulations et une masse médullaire finement granuleuse, dans laquelle on distingue, indépendamment d'un pointillé très-fin, qui se remarque dans toute l'étendue du corps cellulaire, des granules de dimensions assez considérables, très-réfringents, se colorant en noir par l'acide osmique. Ils forment ensemble un anneau irrégulier mais fort apparent autour du noyau. Ils se trouvent toujours à quelque distance du noyau: la partie du corps cellulaire qui avoisine immédiatement le noyau est claire et dépourvue de granulations.

Cette composition des cellules ectodermiques on la reconnaît même dans des préparations fraîches, surtout si on les examine dans l'humeur aqueuse légèrement acidulée d'acide acétique. Par l'alcool absolu on dissout les corpuscules réfringents; ce fait, joint à la faculté qu'ils possèdent de se colorer en noir par l'acide osmique, démontre leur nature grasseuse. Sauf l'altération résultant de cette disparition des granules réfringents, les caractères des cellules et des noyaux se conservent fort bien dans les pré-

parations à l'alcool. Si l'on veut employer ce procédé il faut ouvrir la vésicule blastodermique dans l'humeur aqueuse, avant de traiter par l'alcool. Si on laisse séjourner la membrane dans le liquide de Müller après avoir traité au préalable par l'acide osmique, on obtient aussi au moyen du picocarminate et de l'hématoxyline de fort belles préparations; mais tous les nucléoles disparaissent par un séjour quelque peu prolongé dans le liquide de Müller et sous l'influence du picocarminate les noyaux prennent alors une belle teinte rose uniforme.

Dans les préparations au nitrate d'argent colorées soit par le picocarminate, soit par l'hématoxyline, on remarque çà et là, au milieu des autres, certaines cellules notablement plus petites, plus ou moins arrondies, dont le corps granuleux se colore légèrement par les matières colorantes, mais qui se distinguent surtout en ce qu'elles possèdent un petit noyau ovalaire, très-opaque et fortement coloré en bleu. La teinte de ce bleu est toute différente de celle que présentent les noyaux de la grande majorité des cellules. Ces cellules ectodermiques à caractères particuliers et qui se distinguent surtout par leur petit noyau vivement coloré, se trouvent toujours accolées deux à deux. Ensemble elles forment une figure qui rappelle certains nœuds de cravate. En cherchant bien on trouve aussi çà et là des cellules allongées dans un sens qui, au lieu d'un grand noyau ovalaire, rose ou bleu violacé, renferment deux petits noyaux en forme de bâtonnets, situés à quelque distance l'un de l'autre et vivement colorés en rouge ou en bleu. Ces cellules sont des cellules ectodermiques en voie de division et les cellules colorées à petits noyaux ovalaires distribuées deux à deux au milieu des autres sont de jeunes cellules qui viennent d'être produites par division d'une cellule unique.

La quest
entrée dans
travaux de
cherches
résoudre ce
tenant aux
Hofmeister
le noyau d'
noyaux des
pensaient, a
gendrées so
contraire les
en s'étrangle
précède touj

Bütschli v
que dans le
dans les cel
orientalis la
qu'on ne l'av

En même
végétaux les
procédé fort
d'après des o

Strasburge
tiplication des
de l'œuf de la
observations
division du
D'après les re
commence par
(Bütschli) ou
alors une stria

La question de la division des cellules et des noyaux est entrée dans une toute nouvelle phase à la suite des récents travaux de Auerbach, de Bütschli et surtout par les recherches étendues que Strasburger vient de faire, pour résoudre cette question, sur une foule de végétaux appartenant aux types les plus divers. Depuis les recherches de Hofmeister les botanistes admettaient généralement que le noyau d'une cellule mère ne donne pas naissance aux noyaux des cellules qu'elle engendre en se divisant; ils pensaient, au contraire, que les noyaux des cellules engendrées sont des éléments de formation nouvelle. Au contraire les zoologistes admettaient que le noyau se divise en s'étranglant circulairement et que la division des noyaux précède toujours la division de la cellule elle-même.

Bütschli vient de démontrer que dans l'œuf aussi bien que dans les globes de segmentation du *Cucullanus* et dans les cellules mères des spermatozoïdes de la *Blatta orientalis* la division des noyaux se fait tout autrement qu'on ne l'avait supposé.

En même temps Strasburger démontrait que chez les végétaux les noyaux des cellules se multiplient d'après un procédé fort semblable à celui que Bütschli décrivait d'après des observations faites dans le règne animal.

Strasburger lui-même a fait des recherches sur la multiplication des noyaux durant le fractionnement progressif de l'œuf de la *Phallusia mammillata* et il a conclu de ses observations à l'identité des phénomènes qui amènent la division du noyau des cellules dans les deux règnes. D'après les recherches de ces deux observateurs le noyau commence par s'allonger et prendre une forme de fuseau (Bütschli) ou de tonneau (Strasburger). Ce noyau présente alors une striation longitudinale et, suivant la zone équato-

riale de ce noyau modifié, on remarque l'existence d'une couche granuleuse (*aequatoriale Körnerzone* Bütschli; *Kernplatte* Strasburger). Cette striation est déterminée par l'existence de fibrilles qui traversent le noyau d'un pôle à l'autre. Les granules de la zone équatoriale ne sont que des épaisissements des fibrilles nucléaires (Bütschli). La zone équatoriale se divise alors en deux plaques qui s'éloignent aussitôt l'une de l'autre et finissent par atteindre les pôles de l'ancien noyau. Ces plaques sont formées de granules ou de bâtonnets et des fibrilles (*Kernfäden* de Strasburger) les reliant l'une à l'autre. D'après Bütschli il se formerait autour de chaque plaque devenue terminale un espace clair qui deviendrait le noyau de la cellule fille, tandis que la plaque elle-même deviendrait le nucléole; d'après Strasburger, au contraire, la plaque elle-même deviendrait le noyau dérivé. Quant à la substance qui unit les deux plaques et qui provient de l'ancien noyau, elle prend l'apparence d'un ruban, réunissant les deux plaques terminales, et, d'après Strasburger, il se forme au milieu de ce ruban qui, dans quelques cas, s'élargit considérablement, un nouvel amas de granulations qu'il appelle *Zellplatte*. Celle-ci donnerait naissance à la cloison de séparation des deux cellules filles et une partie de la substance nucléaire, interposées entre les plaques terminales, se confondrait avec la couche corticale (*Hautschicht*) du protoplasme des nouvelles cellules.

Voici en résumé les résultats de mes recherches sur la multiplication des cellules de l'ectoderme du Lapin.

Les premiers phénomènes qui annoncent la division prochaine d'un noyau ont leur siège en partie dans le noyau lui-même, en partie dans le corps de la cellule. Le contour du noyau devient très-peu distinct; la forme du

noyau dev
mouvement
cléoles dis
divise en
se colore
suc nucléa
gnant vive
du noyau,
Le noyau
s'allonge r
pôles de l
au milieu
toriale Kö
burger). C
irrégulière
fringents
bâtonnets.
le picocar
aussi bien
gent qu'ap
très-distin
de l'alcool
acétique (e
quelle que
le noyau
des filame
se produit
concomita
laire. D'al
noyau mo
dans la ca
leuse et s

noyau devient irrégulière; peut-être cela est-il dû à des mouvements amœboïdes exécutés par le noyau. Les nucléoles disparaissent. Bientôt la substance du noyau se divise en deux parties : l'une claire et transparente qui ne se colore ni par la carmin, ni par l'hématoxyline, c'est le *suc nucléaire*; l'autre, également homogène mais s'imprégnant vivement par les matières colorantes forme, au milieu du noyau, un grumeau irrégulier: c'est l'*essence nucléaire*. Le noyau prend une forme ovale et son grand axe s'allonge rapidement. Le suc nucléaire s'amasse aux deux pôles de l'ancien noyau; l'essence nucléaire s'accumule au milieu pour y former une plaque équatoriale (*aequatoriale Körnerschicht* de Bütschli; *Kernplatte* de Strasburger). Celle-ci a des faces bosselées et par conséquent irrégulières. Elle paraît formée par des globules fort réfringents tantôt ovoïdes, tantôt allongés en forme de bâtonnets. Cette plaque se colore fortement en rouge par le picrocarminate; en bleu très-foncé par l'hématoxyline aussi bien après le traitement préalable par le nitrate d'argent qu'après l'action de l'acide osmique. Elle se voit aussi très-distinctement dans des préparations faites au moyen de l'alcool absolu (méthode de Strasburger) ou de l'acide acétique (méthode de Bütschli). Mais je n'ai jamais vu, quelle que soit la méthode employée, qu'à ce moment le noyau fût strié longitudinalement ou traversé par des filaments. En même temps que ces modifications se produisent dans le corps nucléaire, des changements concomitants ont leur siège dans le protoplasma cellulaire. D'abord la cellule s'allonge dans le sens de l'axe du noyau modifié. En même temps elle s'épaissit et fait saillie dans la cavité blastodermique; elle devient plus granuleuse et se colore légèrement par les matières colorantes,

tandis que le corps des cellules voisines ne se colore pas du tout. C'est même cet aspect granuleux et cette coloration qui attirent immédiatement l'attention sur les cellules en voie de division.

Le noyau devient fusiforme, puis rubané. A ses deux pôles s'accumule, dans le corps de la cellule, un peu de substance claire, très-finement granuleuse. Est-ce cette substance que j'ai appelée plus haut le pronucleus engendré? Cet amas polaire devient le centre d'une figure étoilée qui se développe dans le protoplasme cellulaire et indique de la façon la plus manifeste l'attraction exercée par les pôles de l'ancien noyau sur la substance protoplasmique de la cellule. Ces figures étoilées ont été observées dans des globes vitellins en voie de division, par Kowalewsky, par Fol, Flemming, Auerbach, Bütschli, Schrön, Oellacher et Strasburger. Jusqu'à présent elles n'ont pas encore été signalées, que je sache, dans des cellules ordinaires.

La plaque granuleuse équatoriale se divise maintenant en deux moitiés, en deux *disques nucléaires* parallèles, qui s'éloignent l'un de l'autre, comme s'ils se repoussaient. Tant qu'ils sont peu distants on voit que les deux plaques sont reliées entre elles par quelques filaments (*Kernfäden* de Strasburger) qui paraissent être projetés par quelques-uns des granules qui constituent les disques nucléaires. Ces granules sont souvent ovoïdes, parfois en forme de bâtonnets. Quelques-uns sont étirés en un filament à l'un de leurs pôles. Mais dès que les deux disques s'éloignent l'un de l'autre, ces filaments sont retirés et se fondent dans la substance des disques. Ces disques ont leurs faces bosselées, ce qui dépend de ce qu'ils sont formés de granules agglutinés. Ils ne sont pas non plus fort réguliers.

Pendant
prend la for
les deux di
ment teint
d'abord été
sent par ga
et se mette
qui s'est for
figures étoi
cellule mo
culaire. Ce
cellule; il
le reste de
des deux di
d'une pièce
duit au mil
l'étranglem
Le nitrate
plus en plus
par former
gendrées. I
à la cloison
corticales d
disque pola
peu à peu d
polaire dev
s'agrandir a
il s'est acc
se sont fusi
une forme
qui constitu
moins par

Pendant que ces phénomènes s'accomplissent le noyau prend la forme d'une bandelette à bords parallèles. Entre les deux disques s'accumule le suc nucléaire (très-faiblement teinté en rose par le picrocarminate), qui avait d'abord été refoulé aux pôles du noyau. Les disques finissent par gagner les extrémités de la bandelette nucléaire et se mettent en contact immédiat avec le petit amas clair qui s'est formé aux pôles de l'ancien noyau, au centre des figures étoilées (pronocleus engendré?). Le corps de la cellule montre un commencement d'étranglement circulaire. Cet étranglement n'intéresse que le corps de la cellule; il n'envahit jamais la bandelette claire qui est le reste de l'ancien noyau et qui se constitue maintenant des deux disques polaires, colorés en rouge ou en bleu, et d'une pièce intermédiaire peu ou point colorée. Il se produit au milieu de cette pièce intermédiaire, au niveau de l'étranglement cellulaire une différenciation de substance. Le nitrate d'argent y fait apparaître des points noirs de plus en plus nombreux. Ces points finissent par s'aligner et par former la cloison de séparation des deux cellules engendrées. Les parties de la pièce intermédiaire adjacentes à la cloison se confondent de plus en plus avec les zones corticales des cellules engendrées; la partie adjacente au disque polaire devient, au contraire, granuleuse et se fond peu à peu dans la masse médullaire de la cellule. Le disque polaire devient le noyau de la cellule engendrée; il paraît s'agrandir aux dépens de la petite masse claire à laquelle il s'est accolé, dès que les corpuscules qui le formaient se sont fusionnés en une masse homogène; celle-ci prend une forme ovulaire de plus en plus régulière; la substance qui constitue les jeunes noyaux se colore de moins en moins par le carmin et par l'hématoxyline au fur et à

mesure que la cellule grandit; le corps cellulaire ne se colore bientôt plus du tout. La cellule s'étale et s'aplatit.

Les cellules de l'endoderme se multiplient également par division et le phénomène suit exactement la marche que je viens d'exposer en décrivant la multiplication des cellules de l'ectoderme. Je m'abstiens de faire ici aucune réflexion sur les faits que je viens de décrire. Je veux me borner à exposer dans ce résumé les résultats de mes *observations*.

Le squelette de la Baleine fossile du Musée de Milan; par M. P.-J. Van Beneden, membre de l'Académie.

Dans les deux séances précédentes l'Académie a bien voulu recevoir quelques observations critiques sur deux genres de Cétacés fossiles des Musées de Vienne et de Linz, c'est-à-dire le genre *Pachyacanthus* et le genre *Aulocetus*. Nous avons l'honneur de communiquer aujourd'hui une nouvelle notice sur une Baleine fossile du Musée de Milan dont les vrais caractères, à notre avis, avaient été mieux appréciés par Cortesi et par Cuvier, qui en ont fait mention au commencement de ce siècle, que par les naturalistes qui s'en sont occupés dans ces derniers temps.

Au mois de novembre 1806 on mit au jour, sur le versant oriental du monte Pulgnasco, à une hauteur de 1800 pieds au-dessus de la plaine, un squelette presque complet d'un Cétacé à fanons, qui fut décrit et figuré avec soin par Cortesi.

En 1816 un autre squelette plus petit fut découvert dans un vallon moins élevé et décrit par le même naturaliste.

Le squelette est un des
Milan; le se
resté quelq

Cortesi a
leines, en l
et particulie
Nord.

Desmoulié
l'espèce dor
nous venon
Cortesi à l'
de Parme,

Desmoulié
une espèce
(12 1/2 pied
dation des
ne croyons
d'Anvers, q
l'établisseme

Dans ses
consacre tou
Cortesi, et l
Rorquals. C
alors.

Depuis o
lie, même à
fossiles, qu
de Turin, d

Presque
avec des dé
de *Squalod*