

RECHERCHES

SUR

L'EMBRYOLOGIE DES POISSONS OSSEUX.

I. — MODIFICATIONS DE L'OEUF NON FÉCONDÉ APRÈS LA PONTE.

II. — PREMIÈRES PHASES DU DÉVELOPPEMENT.

PAR

Ch. VAN BAMBEKE,

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE GAND.

(Mémoire présenté à la classe des sciences dans la séance du 7 novembre 1874.)

INTRODUCTION.

En suivant le développement phylogénique des vertébrés, nous trouvons chez le type actuellement vivant le plus simple, l'*Amphioxus*, et chez les Cyclostomes, une segmentation totale de l'œuf-cellule; parmi les poissons, les Esturgeons seuls nous présentent l'exemple d'une segmentation complète. Il en résulte que, dans l'état actuel de nos connaissances embryologiques, on peut, en se basant sur la constitution et les premiers signes de développement de l'œuf, partager les poissons en deux groupes. Dans un premier groupe qui comprend les Esturgeons, le protoplasme de l'œuf-cellule (vitellus de formation des auteurs) est uni aux éléments nutritifs (vitellus de nutrition, *auct.*, deutoplasme, Éd. Van Beneden) pour former le vitellus, et le blastoderme résulte du fractionnement total de l'œuf, sans séparation du protoplasme et des éléments vitellins proprement dits; dans le second groupe, où se rangent les Sélachiens et tous les poissons osseux, le protoplasme de la cellule-œuf uni à une partie du deutoplasme, comme dans l'œuf de l'oiseau, forme la cicatricule; le reste de l'œuf constitue le vitellus de nutrition ou le globe vitellin; seule la cicatricule se segmente: c'est la segmentation discoïdale (*Discoïdale Furchung*) de Haeckel. Mais comme le remarque Claparède ¹, les poissons osseux peuvent se séparer, à leur tour, en deux catégories au point de vue des différences apparentes assez considérables qu'ils présentent pendant les premières phases de l'évolution. Ces

¹ A propos de l'analyse du travail de Kupffer, dans les *Archives des sciences physiques et naturelles*, t. XXXVIII, p. 401; 1870.

différences tiennent essentiellement à ce que, dans l'une des catégories, le disque prolifère, c'est-à-dire la partie qui subit seule la segmentation, est relativement d'un petit volume, et forme une simple couche sur l'un des pôles de l'œuf; plus tard, le corps de l'embryon ne représente que la plus petite partie de la calotte blastodermique, tandis que la plus grande portion de cette calotte contribue à former le sac vitellin. Ici se rangent les Salmonides, les Épinoches, les Syngnathes (?). Dans l'autre catégorie, le disque est relativement volumineux et parfois sa masse l'emporte sur celle du globe vitellin; le corps embryonnaire occupe une plus grande partie du blastoderme ou, pour mieux dire, il n'existe pas de sac vitellin proprement dit. Les œufs des Perches, des Cyprinoïdes, etc., appartiennent à cette catégorie qui se confond, du reste, avec la première, par des états intermédiaires. Ce sont des œufs appartenant à cette seconde catégorie du deuxième groupe que j'ai eu l'occasion d'examiner.

Dans le présent mémoire, après m'être arrêté un instant sur les modifications offertes pour l'œuf mûr mais non fécondé, je ne m'occupe que des premières phases de développement : segmentation, existence de la cavité embryonnaire de von Baer, origine des feuilletts blastodermiques. Je compte publier, dans un autre travail, le résultat de mes recherches sur la constitution de l'œuf ovarique. En ce qui concerne le développement embryonnaire, j'ai surtout observé le Gardon commun (*Leuciscus rutilus*); toutefois j'ai pu suivre aussi certains stades du développement de quelques autres Cyprinoïdes, notamment du *Blicca Björkna* et du *Scardinius erythrophthalmus*. Comme on le verra dans le cours de ce travail, les descriptions et les figures se rapportent, soit à des œufs vivants, soit à des coupes d'œufs préalablement durcis et traitées ou non par des liquides colorants, tels que le picro-carmin et l'hématoxyline ¹.

Les principales difficultés que j'ai rencontrées dans l'étude du développe-

¹ J'ai généralement employé comme liquide durcissant l'acide chromique à 1/2 p. %. Après douze à vingt-quatre heures de séjour dans ce liquide, les œufs étaient plongés dans l'alcool ordinaire. Quant aux coupes, elles ont été pratiquées d'après la méthode décrite dans mes *Recherches sur le développement du Pelobate brun* (MÉMOIRES COURONNÉS ET MÉMOIRES DES SAVANTS ÉTRANGERS PUBLIÉS PAR L'ACADÉMIE ROYALE DES SCIENCES, DES LETTRES ET DES BEAUX-ARTS DE BELGIQUE, t. XXXIV).

ment embryonnaire des espèces offertes à mon observation résultent de l'opacité de la capsule ovulaire ou chorion, de la tendance de cette capsule à adhérer aux corps avec lesquels elle vient en contact, de la rapidité du développement, et enfin de la petitesse des objets observés. Ainsi le peu de transparence du chorion chez le Gardon rend indispensable l'enlèvement de cette enveloppe ¹; or, c'est là une opération d'autant plus délicate que la capsule se fixe très-intimement par des prolongements filiformes, véritables organes agglutinants, à tous les corps auxquels elle touche; ainsi l'adhésion a-t-elle lieu avec le fond d'un récipient, une assiette, par exemple, il est rare de pouvoir détacher les œufs sans les détruire. Aussi est-il nécessaire, si l'on réserve les œufs pour l'observation, que l'eau du vase dans lequel on les reçoit renferme quelques herbes aquatiques, telles que des Callitriches, des feuilles d'*Hottonia*, etc., auxquelles ils se fixent et dont on peut prendre des fragments au fur et à mesure du besoin, et sans qu'il soit nécessaire de détacher les œufs. L'enlèvement de la capsule doit se faire, soit avec de très-fins ciseaux, soit avec une aiguille à cataracte. Les œufs de Tanche, ceux de Lote et de quelques autres espèces présentent cet énorme avantage d'avoir un chorion parfaitement transparent et dont l'enlèvement est ainsi inutile.

La rapidité de l'évolution de l'œuf fécondé est un obstacle non moins sérieux, surtout pour l'embryologiste isolé qui doit à la fois observer, dessiner et décrire. Or, chez les espèces dont j'ai eu l'occasion de suivre le développement, cette rapidité était grande, la maturité des œufs arrivant à une époque où la température est relativement élevée; et l'on sait que la rapidité du développement embryonnaire est d'autant plus grande que la température ambiante et par conséquent celle de l'eau est plus forte ². Ainsi sur des œufs de *Leuciscus* évacués par pression et fécondés artificiellement le 5 mai 1871 vers 11 heures du matin, la segmentation commencée vers

¹ L'emploi de l'huile préconisée par quelques auteurs ne m'a pas donné de résultats satisfaisants.

² C'est avec raison que les pisciculteurs ont, d'après la moyenne du temps pendant lequel frayent les poissons, divisé ces vertébrés en *poissons d'hiver*, comme la Truite, le Saumon, la Lote, etc.; en *poissons de premier printemps*, comme la Vandoise, le Brochet, etc.; en *poissons de second printemps*, comme le Carassin, la Perche, le Gardon, etc.; en *poissons d'été*, comme la Tanche, la Carpe.

midi était déjà achevée à 11 heures du soir. La température n'était cependant en moyenne que de 15° C. Les jeunes Gardons sortent de la capsule après six à sept jours. Oellacher se trouve dans des conditions autrement favorables, comme il le fait remarquer lui-même (n° 44, chap. III, p. 4) ¹ lorsque, par le grand froid du mois de novembre 1871 et jusqu'en février 1872, il observe le développement de l'œuf de la Truite; depuis le moment de la fécondation jusqu'à l'éclosion, il ne s'écoule pas moins de cent jours, c'est-à-dire une durée de moitié plus longue que celle constatée par Lereboullet pendant ses observations sur la même espèce. Oellacher attribue à cette lenteur de l'évolution, et avec raison, croyons-nous, l'étude si complète qu'il a pu faire du processus de la segmentation.

Enfin le petit volume des objets observés contribue aussi, avons-nous dit, à la difficulté de l'étude; et ici nous avons surtout en vue les coupes transparentes d'œufs durcis. C'est un élève de Stricker, Rieneck, qui le premier a figuré et décrit des coupes microscopiques d'œufs de poissons (n° 36); l'objet observé était l'œuf de la Truite commune (*Trutto fario*), c'est-à-dire un objet relativement beaucoup plus volumineux que ceux que j'ai eus sous la main. Depuis la publication du mémoire de Rieneck, d'autres travaux d'ichthyo-embryologie, basés surtout sur l'examen de corps microscopiques, ont vu le jour; tels sont ceux de Klein, de Weil, d'Oellacher, de Götte. Dans ces travaux, l'objet observé est encore la Truite commune qui certes dans les endroits où elle se rencontre mérite la préférence, tant à cause du grand diamètre de ses œufs que de l'époque où s'effectue la ponte. Ce que nous venons de dire de l'œuf de la Truite peut aussi s'appliquer à celui du *Coregonus lavaretus*, espèce observée par Owsjannikow.

¹ Pour les ouvrages traitant de l'embryologie des poissons, je renvoie à une liste bibliographique qui se trouve à la fin du Mémoire, et que j'ai tâché de rendre aussi complète que possible. Cette liste, où les divers travaux sont indiqués par ordre de date, commence avec le Mémoire de Rathke sur le développement de la Blennie vivipare; il m'a semblé inutile de remonter plus haut. J'ai noté, dans une colonne spéciale, les espèces de poissons dont il est question dans les divers travaux embryologiques. — Pour les ouvrages autres que ceux traitant de l'embryologie des poissons, je renvoie simplement au bas de la page.

1
66 f
1/2

RECHERCHES

SUR

L'EMBRYOLOGIE DES POISSONS OSSEUX.

I

MODIFICATIONS DE L'OEUF NON FÉCONDÉ APRÈS LA PONTE.

Avant de décrire les modifications que subit l'œuf fécondé, nous devons dire quelques mots des changements dont il est le siège, alors qu'il n'a pas encore reçu le contact du sperme. Nous avons eu l'occasion d'observer ces remarquables changements sur des œufs de Tanche, une première fois en juin, une seconde fois en juillet de l'année 1871. L'œuf de ce cyprinoïde a la capsule parfaitement transparente, ce qui facilite singulièrement l'observation en rendant inutile l'enlèvement préalable de cette enveloppe.

Immédiatement après la ponte, le disque germinatif occupe à peu près le tiers de la circonférence de l'œuf, et sa plus grande épaisseur, qui correspond à sa partie moyenne ou centrale, équivaut au cinquième environ du diamètre de la sphère ovulaire. Ce disque est formé par du protoplasme renfermant, notamment à l'endroit qui touche au globe vitellin, quelques éléments vitellins. La ligne qui sépare le disque germinatif du globe vitellin est en

général irrégulière, comme ondulée (pl. I, fig. 1). Le disque est-il encore, à cette époque, en continuité avec un manteau protoplasmique (*Cortical layer*, Ransom; *Rindenschicht*, His.; membrane vitelline d'Oellacher) entourant le globe vitellin? Sur l'œuf vivant, l'accumulation des éléments nutritifs à la périphérie du globe empêche de découvrir ce manteau. Dans le but de résoudre la question, j'avais plongé quelques œufs dans une solution d'acide chromique à $\frac{1}{2}$ ‰; mais les coupes pratiquées sur ces œufs durcis ne m'ont pas donné de résultat satisfaisant. Au moment de la ponte, le globe vitellin renferme des éléments vitellins ayant l'apparence de vésicules adipeuses, de grosseur variable, et, comme nous venons de le dire, disposés à sa face interne périphérique de manière à cacher entièrement sa partie centrale.

Les modifications que l'on constate portent sur le disque et sur le globe vitellin; toutefois le disque joue seul un rôle actif, tandis que le globe vitellin semble se comporter d'une manière simplement passive. Le premier phénomène consiste généralement dans une dépression du globe vitellin par le disque, de sorte que ce dernier, qui formait d'abord une sorte de calotte reposant sur le vitellus nutritif, représente maintenant une lentille biconvexe dont l'une des surfaces correspond à une excavation du globe vitellin. Mais, presque au même instant, les éléments vitellins répandus sur la face interne de ce globe viennent s'accumuler à la face inférieure du disque. Cette accumulation des éléments vitellins à la base du disque est-elle le résultat d'une sorte d'attraction exercée par ce dernier, ou dépend-elle d'un phénomène de locomotion du protoplasme qui constitue cette partie germinative de l'œuf? La seconde hypothèse nous paraît la plus probable. Alors que, par suite de l'accumulation sous-discoïdale, la plus grande partie de la sphère vitelline est devenue transparente, on aperçoit manifestement de fines trainées protoplasmiques qui partent en rayonnant de la base du disque et plongent dans la sphère vitelline (pl. I, fig. 2). Ces trainées rappellent les pseudopodies d'organismes inférieurs, et on ne peut se défendre de l'idée que c'est bien le disque qui, à l'instar de ces organismes, va saisir les éléments nutritifs du vitellus et les ramène jusqu'à lui. L'accumulation dont nous venons de parler est très-rapide, et la plus ou moins grande élévation

de la température joue sans doute ici un rôle important; le 17 juin, date de notre première observation, la chaleur atteignait environ 17° C.; à la seconde observation, le 17 juillet suivant, le thermomètre marquait 23° C. Quand l'accumulation est complète, les trainées protoplasmiques ont disparu, et quelques rares globules vitellins d'un petit diamètre sont seuls visibles vers la périphérie du vitellus non en contact avec le disque.

On peut s'assurer également, à cette époque, que les éléments accumulés sous le disque affectent une disposition spéciale: ainsi ils sont plus abondants vers le centre de la face inférieure du disque et forment, en cet endroit, une sorte de noyau vitellin; la partie centrale de ce noyau, plus claire, est formée par de fines molécules, espèce de poussière graisseuse; la partie périphérique, plus foncée, est constituée par des éléments plus volumineux. À l'origine, ce noyau vitellin est surtout visible quand l'œil embrasse l'hémisphère supérieur de l'œuf par le haut; alors aussi on voit les autres éléments nutritifs disposés d'une façon rayonnante autour du nucléus central; on croirait, à un moment donné, assister à une véritable fragmentation du vitellus, d'autant plus que les segments, d'abord relativement volumineux (pl. I, fig. 3), sont bientôt remplacés par des agrégats plus petits. Bientôt le noyau vitellaire sous-discoïdal devient aussi visible sur l'œuf vu de profil, à cause de la saillie qu'il forme du côté du globe vitellin (pl. I, fig. 4). Dans certains œufs observés en juillet, le noyau central n'avait pas les caractères que nous venons de décrire, mais consistait en une masse plus volumineuse, conoïde, à base tournée du côté du disque proligère (pl. I, fig. 9-11).

Avec l'accumulation des éléments vitellins, à la surface inférieure du disque, commencent des mouvements actifs de ce dernier, distincts de ceux que nous avons signalés d'abord; ceux-ci cessent quand l'accumulation des éléments vitellins est achevée; les mouvements dont nous allons nous occuper maintenant sont surtout visibles à la surface externe du disque et, loin de diminuer quand l'accumulation sous-discoïdale est accomplie, se prononcent même davantage. Les premiers, avons-nous dit, consistent en une sorte de préhension d'aliments; les seconds entraînent surtout des changements de forme du disque, et peut-être ont-ils pour but de mettre les différents points de la masse protoplasmique en contact avec les éléments nutritifs. Les uns

et les autres attestent une grande vitalité de l'œuf proprement dit. Les changements morphologiques, suite des mouvements actifs de la partie libre du disque, sont très-remarquables, et les figures 4-6 et 8-11 de la planche I, peuvent en donner une idée. Quelquefois ces changements simulent les premières phases de la segmentation; c'est ainsi que l'on constate la division en deux, d'autres fois en trois ou quatre segments; mais presque toujours les divisions ainsi produites n'ont pas la régularité de celles qu'on observe sur l'œuf fécondé; de plus, elles sont rarement permanentes : le disque, après avoir présenté l'aspect que reproduit la figure 6, par exemple, reprend quelques instants plus tard la forme représentée figure 4. Un autre phénomène accompagne ces mouvements actifs du protoplasme ovulaire : nous voulons parler d'un emprisonnement partiel et momentané du nucléus vitellaire par le disque; tantôt cet emprisonnement a lieu en divers points (pl. I, fig. 6), tantôt dans le centre seulement, où le noyau se présente alors sous forme d'un prolongement conique (pl. I, fig. 5), à base tournée du côté du vitellus, à sommet dirigé vers la périphérie. Souvent aussi les contractions du protoplasme sont suivies de la séparation d'une partie de cette substance du reste de la masse (pl. I, fig. 10). Ces parties détachées, qui sont de forme sphérique, correspondent-elles aux globules polaires auxquels Robin et quelques autres anatomistes attachent une certaine importance? Sur l'œuf représenté planche I, figures 10 et 11, le globule est libre et le reste du disque se trouve partagé en deux lobes.

Sur les œufs observés le 17 juin, les changements que nous venons de décrire persistaient encore quatre heures après la ponte; je fus forcé alors d'interrompre l'observation commencée; le lendemain tous les œufs étaient morts. Ceux observés le 4 juillet avaient été recueillis à 3 heures de relevée; à 8 $\frac{1}{2}$ heures du soir quelques rares œufs vivaient encore.

Depuis j'ai eu l'occasion d'examiner des œufs de *Lota (Lota vulgaris)* spontanément évacués à l'époque de la ponte et non fécondés. Ces œufs provenant d'une femelle de vingt-neuf centimètres de longueur totale, recueillis le 7 février 1874 et examinés à un grossissement linéaire de trente centimètres (microscope simple de Zeiss), présentent les caractères suivants (voir pl. I, fig. 12-14) : la capsule, parfaitement transparente,

paraît dépourvue d'appendices adhésifs. Un espace libre existe entre la capsule et l'ovule; à de rares exceptions près, ce dernier ne touche pas à la paroi capsulaire. L'ovule se compose du globe vitellin et du germe. Le globe vitellin est aussi d'une transparence parfaite et renferme une gouttelette (huileuse?), très-réfringente, d'une teinte jaunâtre, parfaitement sphérique; on remarque aussi, dans le globe vitellin, de nombreuses gouttelettes plus petites et incolores. Tous les ovules se présentent de telle sorte que le germe est vu de profil. En examinant ce germe sur un certain nombre d'ovules, on peut s'assurer qu'il forme une sorte de capsule embrassant, par sa concavité, un segment du globe vitellin; tantôt il ne recouvre que le tiers de la circonférence du vitellus, tantôt il atteint l'équateur de l'œuf. L'épaisseur de la capsule formée par le germe diminue du pôle vers l'équateur, de sorte que, sur les coupes optiques (pl. I, fig. 13), on voit deux croissants superposés, l'externe correspondant à la partie saillante du germe, l'interne représenté par la partie amincie qui coiffe le globe vitellin. Sur certains ovules, on ne parvient à voir la partie amincie formant le croissant interne qu'en changeant la distance focale. La surface convexe du germe représente, sur tous les ovules, une courbe régulière, tandis que la surface concave en rapport avec le vitellus (le fond de la capsule) est inégale et comme brisée sur plusieurs œufs (pl. I, fig. 12). Le germe a un aspect plus opaque que le globe vitellin, et une teinte légèrement bistrée, surtout prononcée dans la partie inférieure en rapport avec le globe vitellin. Il renferme d'assez nombreuses gouttelettes (graisseuses?) la plupart d'un très-petit volume.

Quelques œufs sont durcis dans l'acide chromique à $\frac{1}{2}$ % dans le but surtout de m'assurer de la présence de la couche corticale. Voici ce que j'observe sur des coupes transparentes examinées au microscope Hartnack, S. 7, O. 2. Le disque se présente sous forme d'une masse très-finement granuleuse renfermant, principalement du côté de sa partie adhérente, quelques taches plus homogènes qui correspondent aux gouttelettes visibles sur l'œuf vivant. Ce disque a, sur les coupes, la forme d'un croissant plus ou moins régulier et dont les pointes ne se continuent point avec une couche corticale de même aspect qui entourerait le globe vitellin. Ce dernier a maintenant l'apparence d'une masse grossièrement et uniformément granuleuse; à

l'endroit occupé, sur l'œuf vivant, par la gouttelette réfringente correspond un espace vide. Sur les coupes de quelques œufs, j'aperçois, en un ou deux points de la périphérie du globe vitellin, de petites masses finement granuleuses dont l'aspect rappelle celui du disque. Est-ce la couche corticale ou le manteau protoplasmique contracté, revenu sur lui-même et accumulé en ces endroits? Je ne puis me prononcer sur ce point. C'est du reste une question sur laquelle je compte revenir dans un autre travail, où il sera question de la constitution de l'œuf.

Je m'assure que le germe est le siège de changements de forme, mais lents et peu prononcés, ce qu'il faut attribuer sans doute à la basse température; le thermomètre, dans l'appartement où j'observais, marquait de 7 à 8° C. Il n'est pas douteux que la gouttelette réfringente centrale remplace ici les éléments nutritifs qui, chez la Tanche, vont s'accumuler sous le germe. Sur quelques œufs, j'ai vu une communication s'établir entre le germe et la gouttelette du globe vitellin, comme si le germe allait puiser à cette source de nutrition (pl. I, fig. 14). Après un certain temps (trois heures environ, la température de l'appartement étant alors de 9° C.), je remarque, à la surface du germe de quelques œufs, de une à quatre élevures, peu prononcées, distinctes du reste du germe par leur transparence, l'absence de coloration et leur aspect homogène. De même que pour l'œuf de la Tanche, je ne constate nulle trace de changements de forme du globe vitellin.

L'accumulation des éléments vitellins sous le disque est un phénomène trop apparent pour échapper longtemps à l'observation; aussi est-il signalé par presque tous les auteurs qui se sont occupés de l'embryologie des Poissons. Comme nous, Ruseoni l'a vu sur l'œuf de la Tanche, mais seulement à la suite de la fécondation: « Kurz nach der Befruchtung..... » die kleinen, vorher zerstreuten Dotterkörnchen sammeln sich an der Basis » dieser Anschwellung » (n° 5). Reichert remarque que, du moment où l'œuf du Brochet baigne dans l'eau, une grande partie des gouttelettes grassieuses s'accumulent en un point où apparaît le vitellus de formation (n° 10). Les modifications subies par l'œuf non fécondé que nous

venons de passer en revue n'avaient pas entièrement échappé à Lereboullet. Voici ce que dit cet excellent observateur en parlant de l'œuf du Brochet : « Quand l'œuf est pondu..... les groupes de vésicules huileuses qui étaient » dispersées, se dirigent vers le pôle occupé par le germe, et se concentrent » en un disque situé sous le germe : le disque huileux..... La concentration » des vésicules graisseuses sous le germe, le mélange des éléments dont se » compose ce dernier, et le soulèvement de ce germe en ampoule sont des » faits indépendants de la fécondation, et qu'il faut regarder comme prépara- » toires » (n° 15, p. 496). Comme nous l'avons vu, le soulèvement du germe en ampoule que Lereboullet décrit et figure n'est qu'une des nombreuses formes qui résultent des mouvements amiboïdes du germe. La présence de petites masses protoplasmiques détachées du germe a aussi été signalée par Lereboullet, mais seulement sur des œufs fécondés : « Assez souvent, dit » cet auteur, en décrivant l'évolution de l'œuf de la Perche, j'ai observé » à la surface du germe une ou plusieurs petites vésicules hyalines sembla- » bles à des gouttelettes albumineuses » (n° 15, p. 500). Et plus loin, revenant sur cette apparition, il ajoute : « Leur présence en dehors du » vitellus montre qu'à cette époque la membrane vitelline n'existe pas » (n° 15, p. 507).

Stricker, à l'époque où il publia son travail (n° 26), n'avait pas observé les mouvements amiboïdes du germe sur l'œuf vivant de la Truite. C'est donc à tort que His signale le savant professeur de Vienne comme étant le premier qui ait attiré l'attention sur ces mouvements : « Die ersten Anga- » ben über die Protoplasma Bewegungen des Fischkeimes stammen von » Stricker » (n° 48, p. 5. Note au bas de la page). Stricker admit, il est vrai, l'existence de ces mouvements, mais seulement pour avoir constaté les inégalités que présente le germe sur les œufs durcis.

Kupffer, dans son excellent travail sur le développement des poissons osseux, fait observer que toujours avant le fractionnement, la substance du disque germinatif se concentre vers le pôle germinatif; l'auteur serait tenté de regarder cette concentration comme un effet de la fécondation, n'étaient les observations de Lereboullet que nous venons de citer (n° 35).

Weil ne parle pas des mouvements de l'œuf non fécondé, mais il résulte

de ses recherches que, sur l'œuf de la Truite arrivé à la fin de la segmentation, les cellules germinatives, surtout les plus profondes, sont encore le siège de mouvements amiboïdes très-intenses, consistant en des changements de forme, dans l'émission de prolongements pseudopodiques, et donnant lieu parfois à un véritable déplacement (n° 46).

Klein signale le même phénomène (n° 42).

Oellacher a observé également, sur l'œuf de la Truite, les mouvements amiboïdes du germe avant ou après la fécondation, et l'accumulation des éléments vitellins à la face inférieure de ce germe; seulement d'après Oellacher, le disque huileux forme une sorte de coupe ou de nid occupé par le germe (n° 43, p. 5, f. 1). Contrairement aussi à la manière de voir de Klein et de Weil, Oellacher admet que les mouvements amiboïdes cessent ou se ralentissent considérablement quelques heures avant la segmentation (n° 43, p. 7).

Dans le beau mémoire déjà cité de W. His, nous trouvons aussi signalés les mouvements du germe de l'œuf des poissons. Parlant de l'œuf mûr du Saumon, l'auteur s'exprime ainsi : « Wahrscheinlich sind auch die Begrenzungen der Keimscheibe vor Eintritt der Befruchtung wechselnde, wegen der vorhandenen protoplasmatischen Bewegungen (n° 48, p. 5). » Puis à l'article œuf du Brochet : « Mit Hilfe der Camera lucida habe ich mich am, noch unbefruchteten Ei von den Formveränderungen der Scheibe überzeugt, die sich zuweilen flach ausbreitet und dan wieder in einen dicken Klumpen zusammenzieht. Diese Bewegungen zeigen indess einen ausserordentlich langsamen Ablauf (p. 13). » His, on le voit, insiste sur la lenteur des mouvements qu'il a eu l'occasion d'observer; ailleurs il dit aussi n'avoir point constaté à la surface du germe, fécondé ou non, les inégalités (*Buckeln*) signalées par d'autres embryologistes (note à la page 5). Il est probable que la lenteur des mouvements du germe observée par His dépend uniquement de la température; le Brochet fraie en avril et en mai, le Saumon de septembre en décembre, tandis que c'est en juin et en juillet que nous avons eu l'occasion d'examiner les œufs de Tanche; nous aussi, nous n'avons vu que des mouvements lents et peu manifestes chez la Lote qui, comme le Saumon, est un poisson d'hiver.

Nous avons fait remarquer que les mouvements de l'œuf de la Tanche se bornaient au germe, et que le globe vitellin se comportait d'une manière purement passive; aussi les changements de ce globe se bornent-ils à la surface en contact avec le germe. Telles sont la dépression momentanée en cupule, l'apparition d'élevures coniques pénétrant dans le protoplasme du disque; ailleurs, c'est-à-dire sur toute la circonférence de la sphère non en contact avec le germe, nous n'avons constaté aucune transformation morphologique. De même pour l'œuf de la Lote. Cependant de véritables modifications du globe vitellin ont été vues par quelques anatomistes. Ainsi Reichert constate que le globe vitellin (*Der Nahrungsdotter*) de l'œuf du Brochet est une substance contractile, et il attribue aux changements de forme de ce globe la soi-disant rotation de l'œuf (n° 14). Il parle des mouvements de la sphère vitelline qui accompagnent la rotation de l'œuf chez l'Ombre commune (*Thymallus vulgaris*, von Siebold) et le Brochet (n° 48, p. 12 et 14). Mais c'est un embryologiste anglais, Ransom, qui a le mieux étudié, croyons-nous, les phénomènes de contractilité dont l'œuf des poissons osseux est le siège. C'est pour ce motif que, négligeant l'ordre des dates, nous le citons en dernier lieu. Ransom a observé les contractions et les oscillations du vitellus, d'abord sur les œufs d'Épinoches (*Gasterosteus leivurus* et *G. pinnigitius*) (1854), puis sur ceux de Brochet (1855)¹. Il examine en outre l'influence qu'exercent, sur ces contractions, la température, l'électricité et diverses substances vénéneuses. Les résultats de ses recherches furent consignés notamment dans un travail présenté à la section de physiologie de l'Association britannique (n° 28), et dans un mémoire plus étendu inséré dans les *Philos. Transactions* de la Société royale de Londres (n° 30).

L'auteur distingue, dans l'œuf des poissons osseux, deux sortes de contractilité : l'une qu'il appelle rythmique, l'autre qu'il désigne sous le nom de contractilité fissile (*fissile Contractility*) (n° 30, p. 495). La première, qui s'observe aussi bien sur les œufs non fécondés que sur ceux imprégnés par le sperme, consiste en des mouvements ondulatoires (*Contra-*

¹ En suivant l'ordre des dates, les premiers travaux de Ransom sur la matière viennent donc immédiatement après le premier mémoire de Lereboullet, et avant le travail de Reichert.

tile waves) ayant leur siège dans le globe vitellin auquel elles communiquent une forme variable : de rein, de lyre, de poire, etc. (voir n° 28, fig. 2-4; n° 30, pl. XVI, fig. 36-42). D'après Ransom, ces ondes contractiles ont leur siège dans le vitellus de nutrition (*The food yolk*) ou, pour mieux dire, dans l'enveloppe (*The innersac*) qui, d'après lui, entoure ce vitellus ainsi que le disque prolifère. Ce disque ou vitellus de formation se conduirait, en quelque sorte, d'une manière passive, et, en tous cas, les contractions éprouvées par lui seraient beaucoup moins énergiques que celles du globe vitellin, ce que l'auteur attribue à la consistance plus grande du disque, résultant elle-même de l'épaisseur plus forte, à ce niveau, du sac interne (n° 30, p. 480). Ces résultats sont donc diamétralement opposés à ceux que j'ai constatés sur l'œuf de la Tanche : là, en effet, le disque prolifère est seul actif, tandis que le globe vitellin (vitellus de nutrition) semble se comporter d'une manière toute passive, et ne présente aucune modification appréciable de son contour, si ce n'est à l'endroit où il touche au disque germinatif. Ne faut-il pas attribuer ces résultats différents au plus ou moins de développement du manteau protoplasmique entourant le globe vitellin? On se rappellera que nous n'avons pu démontrer avec certitude la présence de ce manteau sur l'œuf de Tanche et sur celui de Lote.

Par contre la contractilité fissile dont parle Ransom, contractilité également indépendante de l'action de l'élément mâle, appartient au vitellus de formation : « But the formative yolk possesses also another different contractile property, by which, when acted on by water on the maternal fluid, » it tends to subdivide itself into smaller masses (n° 30, p. 480). » L'auteur signale en effet, sur l'œuf non fécondé du Brochet, une sorte de segmentation irrégulière du disque germinatif : « A sort of irregular asymmetrical cleavage (n° 30, p. 477); » puis le détachement de ce disque, de fragments de protoplasme, allant rouler dans la chambre respiratoire (*Breathingchamber*)¹ et qu'il compare aux *Richtungsbläschen* des auteurs allemands.

¹ C'est ainsi qu'à l'exemple de Newport, Ransom désigne l'espace qui apparaît, après la ponte, entre le vitellus et la capsule ovulaire (*Yolk-sac*).

Les figures qui accompagnent les deux mémoires de Ransom nous montrent des changements de forme de l'œuf rappelant ceux décrits récemment par His. Toutefois le savant allemand n'a pas connu le travail de l'auteur anglais, car, parlant des modifications morphologiques qui accompagnent la rotation du vitellus de l'Ombre, il dit : « welche meines Wissens bis » jetzt nicht beachtet worden ist » (n° 48, p. 12).

En somme, l'interprétation que donnent des mouvements de l'œuf les deux anatomistes dont nous venons de parler, diffère peu quant au fond. Pour His, les changements de forme du globe vitellin, résultant de la contraction du manteau protoplasmique (*Rindenschicht*) qui l'entoure, expliquent la rotation de l'œuf; et nous avons vu que, d'après Ransom, la contractilité rythmique a probablement son siège dans l'enveloppe interne de l'œuf (*Inner yolk-sac*); seulement, pour l'auteur anglais, cette contractilité n'entraîne point, comme on le répète depuis Rusconi, une véritable rotation, mais plutôt une oscillation de l'œuf.

Ajoutons encore que Ransom a vu, au moment de l'accumulation des éléments vitellins sous le disque, des trainées granuleuses comparables à celles auxquelles nous avons fait jouer le rôle de pseudopodies; toutefois, d'après lui, ces trainées ne proviennent pas du disque, mais de la couche corticale (*Inner yolk-sac*) entourant le vitellus nutritif : « I have frequently seen » the granules of the cortex arranged in lines radially placed around the » periphery of the then concentrating germinal disk » (n° 30, p. 459). Cette manière de voir de Ransom implique, nous paraît-il, contradiction. En effet, si les trainées granuleuses appartiennent à la couche corticale, elles supposent un retrait de cette couche vers la base du disque, retrait se faisant en même temps que celui des éléments vitellins; mais comment expliquer alors les mouvements du globe vitellin dépourvu de son manteau protoplasmique, mouvements que l'embryologiste anglais voit persister sur des œufs où l'accumulation sous-discoïdale est complète?

Des changements de forme du germe, antérieurs à la fécondation, et comparables à ceux observés chez les poissons, ont été signalés chez d'autres vertébrés. Ainsi Bischoff parle des modifications de forme de l'œuf de la

Truie avant l'imprégnation ¹. Plus récemment Oellacher a décrit celles que présente, dans les mêmes conditions, l'œuf du Poulet ². L'auteur compare les changements que subit le germe, indépendamment de la fécondation, à ceux produits par le processus de segmentation. Comme nous l'avons fait remarquer, les modifications du germe non fécondé de l'œuf des poissons, tout en rappelant les premières phases de la segmentation vraie, s'en distinguent sous plusieurs rapports.

En résumé, nous pouvons conclure de nos observations et de celles faites par d'autres embryologistes :

1° Que l'œuf des poissons arrivé à maturité est le siège de divers phénomènes de contractilité ;

2° Parmi ces phénomènes, les uns appartiennent à la cicatricule ou au germe, les autres au globe vitellin ;

3° Les modes d'activité du protoplasme ³ de la cicatricule consistent :
a) Dans l'émission de prolongements pseudopodiques partant de la face inférieure ou adhérente de la cicatricule, d'où résulte l'accumulation, à la base du disque, des éléments vitellins (disque huileux de Lereboullet) ; *b*) en des changements de forme du disque germinatif, rappelant, jusqu'à un certain point, les premières phases de la segmentation, et souvent suivis de la séparation, de la masse du disque (gemmation), de gouttelettes de plasson ;

4° Les contractions du globe vitellin et les mouvements d'oscillation ou de rotation de l'œuf qui en résultent ne sont pas un phénomène constant ; leur existence ou leur non-existence dépendent, sans doute, du plus ou moins de développement et, peut-être, de la présence ou de l'absence du manteau protoplasmique autour de ce globe ;

5° Ces divers modes de l'activité de l'œuf sont entièrement indépendants de la fécondation.

¹ *Annales des sciences naturelles*, 3^e sér., t. II, p. 155; 1844.

² *Die organischen Veränderungen des unbefruchteten Hühner-Eies* (ZEITSCHR. DES NATURW. MEDICIN. VEREINS IN INSBRUCK; 1870).

³ C'est plutôt *plasson* qu'il faudrait dire ; en effet la vésicule germinative a disparu dans l'œuf arrivé à maturité ; l'œuf a subi un développement régressif : c'est un cytode.

II

MODIFICATION DE L'OEUF FÉCONDÉ.

SEGMENTATION. — CAVITÉ DE LA SEGMENTATION.

C'est sur l'œuf du Gardon commun (*Leuciscus rutilus*) que j'ai observé les premiers phénomènes consécutifs à la fécondation. Ces phénomènes rappellent, du reste, ceux que je viens de décrire pour l'œuf non fécondé de la Tanche : ainsi formation du disque nutritif (disque huileux) à la face inférieure du germe, changements de forme de ce dernier; seulement ici ces changements de forme sont le prélude de la segmentation vraie. Je n'ai pas observé, sur les œufs fécondés de Gardon, la formation de gouttelettes protoplasmiques libres aux dépens de la masse du disque. Les œufs fécondés se distinguent de ceux qui n'ont pas reçu le contact du sperme, par une plus grande transparence du germe; cette transparence persiste pendant les premières phases de la segmentation pour diminuer plus tard, à un certain stade de ce processus, par suite de la teinte pourprée que prend le disque germinatif (pl. II, fig. 4 et suivantes). Cette teinte pourprée du disque persiste désormais; elle tranche d'abord sur la couleur jaune du globe vitellin, puis quand le blastoderme a accompli son voyage autour de ce globe, elle donne à l'œuf une coloration plus uniforme (fig. 11-19). La segmentation proprement dite n'offre rien de particulier à noter. Malgré l'extrême transparence des premières sphères de segmentation, je n'ai pu découvrir dans leur intérieur aucune trace de noyaux, ce qu'il faut attribuer sans doute à la faible différence des propriétés réfringentes du noyau et du protoplasme qui l'en-

ture. Je n'ai pu constater non plus, sur l'œuf vivant, la zone nucléaire signalée par Kupffer sur les œufs d'Épinoches; lorsque je décrirai la couche intermédiaire, il sera plus amplement question de cette zone. Un phénomène qui accompagne la segmentation du germe consiste dans l'emprisonnement, par les premiers globes issus de cette division, de molécules nutritives provenant du cumulus situées à la base du disque; toutefois les molécules ainsi emprisonnées sont peu nombreuses, comme le dénote d'ailleurs la parfaite transparence du germe. Sur des œufs de Gardon commun évacués par pression le 3 mai 1871 et fécondés artificiellement vers 11 heures du matin, la segmentation commençait à midi et elle était achevée à 11 heures du soir; la température avait varié de 14-15° C.

L'examen de coupes d'œufs durcis permet immédiatement de s'assurer de l'existence de la cavité de segmentation. Ayant négligé malheureusement de jeter dans l'acide chromique des œufs correspondant aux premières phases de la segmentation, il m'est impossible de dire à quel moment apparaît la cavité et comment elle se forme. Dans tous les œufs durcis dont j'ai pu disposer, la segmentation touchait à sa fin (voir pl. III, fig. 1-2). Je puis assurer toutefois que cette cavité de la segmentation, telle que la représentent mes figures, n'est pas une production artificielle; jamais, sur un grand nombre d'œufs examinés, je ne l'ai vue faire défaut, et toujours elle s'est présentée avec les mêmes caractères. Ses parois, il est vrai, ne sont pas régulières; sa forme, sur les coupes méridionales de l'œuf, rappelle généralement celle d'un croissant dont les courbures sont sensiblement parallèles à celles du disque; le dôme qui la recouvre est formé de plusieurs rangées de cellules; son fond est également représenté par une couche cellulaire assez épaisse, mais qui devient plus mince vers les pointes du croissant; en cet endroit, deux à quatre rangées de cellules séparent la cavité du globe vitellin.

A cette époque, les cellules du germe sont pourvues d'un noyau parfaitement distinct: il est sphérique, plus clair que le protoplasme qui l'entoure et mesure, en moyenne, 7,5 μ ; toutes les cellules ont sensiblement le même diamètre: il oscille, en effet, entre 12,5 et 15 μ ; elles sont disposées sans ordre apparent et plus ou moins polyédriques par pression réciproque;

seules les cellules limitantes externes présentent parfois, dans le sens de leur face adhérente, un plus grand allongement, premier indice de la forme en fuseau qu'elles auront plus tard; je remarque aussi que la partie libre de ces cellules est plus convexe que la partie fixée.

La transparence remarquable du germe des œufs fécondés a été signalée par Lereboullet, et il l'explique « par le retrait des globules vitellins qui se » portent vers la base du germe et se séparent des éléments plastiques » (n° 15, p. 507). En lisant le mémoire de Lereboullet, on voit que cet éclaircissement du germe qui précède la segmentation est plus prononcé sur l'œuf du Brochet que sur celui de la Perche. D'après Kupffer, le germe dès espèces des genres *Gobius* et *Perca*, distinct en cela de celui des Épinoches, serait opaque par suite de la présence, dans sa substance, de nombreuses particules solides, arrondies ou anguleuses (n° 35, p. 213). Kupffer parle aussi de l'emprisonnement, par les sphères de segmentation, des molécules grasses, accumulées sous le disque : « Da bildet es eine, den » untern Theil der Scheibe einnehmende Wolke, die bei der Furchung » gleichmässig zerlegt wird, so dass jeder Furchungskugel ein Antheil » zufällt » (p. 214). Rieneck, ayant aussi observé, sur des œufs segmentés de Truite, certaines cellules remplies d'une substance jaunâtre analogue à celle du vitellus de nutrition, se demande comment ces cellules, situées à une certaine distance de ce vitellus, ont pu se charger de ces éléments nutritifs. Il faut admettre, d'après lui, ou bien que les cellules changent de place et se trouvent à un moment donné en contact avec le vitellus dont elles s'emplissent, pour se rapprocher ensuite de la périphérie du germe; ou bien que les particules nutritives du vitellus sont refoulées mécaniquement dans le germe et saisies par les cellules de ce dernier (n° 36). Pour Oellacher, constatant à son tour la présence d'éléments vitellins dans certains globes d'un œuf de Truite d'une période déjà avancée de la segmentation, il n'est autrement possible d'expliquer cette présence, qu'en admettant la transmission, d'un globe à un autre, des éléments nutritifs; ceux-ci arriveraient ainsi, de proche en proche, des globes les plus profondément situés dans les plus superficiels (n° 43, p. 26, fig. 26).

Mais pas n'est besoin, nous semble-t-il, de recourir aux hypothèses de Rieneck et d'Oellacher pour expliquer la présence, dans certains globes de segmentation, d'éléments nutritifs. En effet, le germe renferme un certain nombre de ces éléments avant que la segmentation commence, et les mouvements qui l'animent, à cette époque, ont sans doute pour résultat de faire pénétrer dans sa masse ces particules nutritives. Rien d'étonnant, dès lors, de voir ces particules englobées par les premières sphères de segmentation, puis se répartir inégalement entre les divisions ultérieures. Ainsi s'explique aussi comment certaines cellules renferment, plus que d'autres, des éléments vitellins.

Parmi les auteurs qui se sont occupés de l'embryogénie des poissons, les uns nient la présence d'une cavité de segmentation, tandis que les autres, en plus grand nombre, admettent l'existence de cette cavité; mais ceux-ci la décrivent et la figurent de façons si différentes, qu'on se demande naturellement si tous ont eu le même objet sous les yeux, ou bien s'ils n'ont pas attribué la même signification à des choses dissemblables. Lereboullet connaissait la cavité en question, et de toutes les descriptions données par les auteurs, c'est la sienne qui se rapproche le plus de ce que j'ai vu sur l'œuf du Gardon. Voici ce qu'il dit, à ce sujet, de l'œuf du Brochet : « Un fait » intéressant, que j'ai constaté en faisant ces recherches sur la composition élémentaire du germe après la segmentation, c'est que la sphère qui » constitue ce germe est creuse et forme une véritable vésicule. Pour s'en » assurer, il faut coaguler légèrement l'œuf et l'ouvrir avant qu'il ait séjourné » trop longtemps dans l'eau acidulée. La sphère formatrice se détache alors » facilement, et l'on voit très-bien, en la déchirant avec des aiguilles, » qu'elle est creuse et qu'elle représente une vessie dont les parois sont » plus ou moins rapprochées l'une de l'autre » (n° 15, p. 487). Lereboullet dit aussi, en parlant de l'œuf de la Perche : « J'ai vu, comme dans le Bro- » chet, que ce germe est une vésicule creuse, etc. » (n° 15, p. 502). Plus tard, l'auteur constate la même disposition dans l'œuf de la Truite, et il ajoute que la présence de la cavité centrale est un fait probablement général dans les poissons osseux (n° 16, p. 128).

Stricker décrit et figure, dans l'œuf de la Truite, une cavité sur la signification de laquelle il ne se prononce pas d'une manière décisive. Elle n'est

pas l'homologue de celle que nous avons observée; en effet la cavité dont parle Stricker est limitée, à sa partie supérieure seulement, par le germe aminci, tandis que, par son fond, elle repose dans une dépression du globe vitellin (n° 35, Taf. II, fig. 8, c).

Kupffer avoue qu'il n'est pas arrivé à des résultats concluants. Les œufs dont il a pu disposer, dit cet observateur, étaient peu propres à élucider la question, soit à cause de leur petitesse, comme pour ceux du genre *Gobius*, soit à cause de la résistance de la membrane externe, comme pour les Épinoches. Il n'a pas découvert de cavité par l'examen externe des œufs intacts; mais il ajoute qu'après avoir durci, dans une solution étendue d'acide sulfurique, le germe segmenté de *Gobius niger*, et l'avoir sectionné sous le microscope au moyen de fins ciseaux ou d'aiguilles à cataracte, il est parfois parvenu à distinguer une cavité au milieu de ce germe. Toutefois, d'après Kupffer, rien ne prouve qu'il s'agit d'une cavité préformée, l'emploi des acides, de l'acide chromique notamment, ayant pour effet de déformer le germe, de déterminer des saillies, des fentes et ainsi de suite. Pour Kupffer, le seul criterium, dans l'espèce, serait la disposition régulière des globes de segmentation autour de la cavité. Mais l'auteur se hâte d'ajouter qu'il est loin de vouloir opposer les résultats négatifs auxquels il est arrivé aux résultats positifs obtenus par Lereboullet, résultats qui, d'après lui, méritent d'être contrôlés avec soin (n° 35, pp. 214-216).

La cavité que nous avons observée est-elle la même que celle décrite par Rieneck? Il est permis d'en douter; la figure 1 du travail de cet auteur représente un stade qui doit correspondre à peu près à celui que reproduit notre figure 1, planche III; or, d'après Rieneck, il n'existe pas, à cette époque, de cavité de segmentation; celle-ci n'apparaît que lorsque le disque germinatif s'est considérablement aplati (voir fig. 2 de Rieneck). Mais, comme nous le verrons bientôt, sur les œufs examinés par nous, on ne trouve plus de trace de la cavité primitive dès que la calotte blastodermique s'est aplatie; nous verrons en outre que les cellules qui forment le fond de notre cavité de segmentation n'ont pas tout à fait la signification que leur attribue Rieneck. La cavité de segmentation de Rieneck correspond, au contraire, à celle décrite et figurée par Stricker.

Pour Weil, le dôme de la cavité de segmentation est formé par une rangée périphérique de cellules aplaties et une autre rangée, simple ou double, de cellules arrondies, à grosses granulations, irrégulièrement saillantes du côté de la cavité; le fond de celle-ci correspond au vitellus recouvert de cellules volumineuses à grosses granulations et de forme irrégulière (n° 46, p. 5).

Oellacher n'a pu découvrir, sur un grand nombre de coupes d'œufs de Truite segmentés, rien qui rappelât la cavité de segmentation; il croit pouvoir en conclure que la masse segmentée ne limite point de cavité et que la première cavité apparaissant dans l'œuf est la cavité germinative (*die Keimhöhle*), située sous le germe, et produite par le soulèvement de ce germe au-dessus du vitellus (n° 43, note à la page 27. Voir aussi n° 44, p. 8) ¹.

Klein appelle cavité de segmentation — il s'agit encore une fois de l'œuf de Truite — une cavité qui, d'après la description et les figures de son travail, a plutôt aussi la signification d'une cavité germinative : « We » recognize at the same time that the Blastoderm is not raised from the » saucer-like depression of the yolk for the whole length of the cleft, that » is, the segmentation cavity, etc. » (n° 42, p. 197, pl. XVII, fig. 41 et 42, a, b^a).

Owsjannikow ne constate, chez les poissons osseux, rien de comparable à la cavité de von Baer; il ne voit qu'un espace, d'abord peu considérable, mais devenant plus volumineux par la suite, et séparant le germe du vitellus; mais cet espace, dit l'auteur, n'est comparable ni à la cavité de von Baer, ni à celle de Rusconi (n° 49, p. 230).

La cavité de segmentation du Gardon est bien l'homologue de celle qu'on observe chez certaines espèces à segmentation complète, où son existence et, plus tard, sa disparition sont mises hors de doute aujourd'hui. Comme cette dernière, elle n'a qu'une existence transitoire. Telle est la cavité décrite et figurée par Max Schultze pour l'œuf du *Petromyzon Plueneri* (n° 13), celle que signale Owsjannikow dans l'œuf du *Petromyzon fluviatilis* : « An

¹ Oellacher (n° 44, chap. III, pp. 2-5) fait aussi remarquer que Riebeck donne à tort le nom de cavité de segmentation à celle d'abord observée par Stricker; que c'est la cavité germinative et qu'elle n'est donc pas comparable à celle décrite par Lereboullet.

» den durchschnittenen Eiern, unter Umständen auch an unversehrten, » sieht man die Keimhöhle » (n° 38, p. 185); telle est encore la cavité décrite par Kowalewsky, Owsjannikow et N. Wagner chez les Esturgeons (n° 37); telle est enfin, si l'on passe à un autre groupe de vertébrés, la cavité apparaissant, peu de temps après le début de la segmentation, dans l'œuf des Batraciens en général, et qui disparaît plus tard au moment de la formation de la cavité viscérale ¹.

Enfin la cavité de segmentation que nous avons observée est aussi l'homologue, au point de vue de sa genèse, de celle décrite chez l'*Amphioxus* par Kowalewsky (n° 34). Mais la destinée ultérieure de la cavité n'est pas la même chez les deux espèces; chez l'*Amphioxus*, elle devient la cavité du corps et la rangée cellulaire qui la limite inférieurement, correspond à l'endoderme ou hypoblaste; chez le Gardon, la cavité de segmentation n'a qu'une existence éphémère, et les cellules qui forment son plancher ont une destination différente de celles du vertébré inférieur observé par Kowalewsky. Ne peut-on pas considérer la cavité de segmentation des poissons osseux et celle des Vertébrés en général, autres que l'*Amphioxus*, comme un de ces nombreux organes transmis par héritage à travers la série du développement

¹ Ce n'est pas sans un certain étonnement que nous avons vu un histologiste, le Dr W. DÄNITZ (*Ueber das Remak'sche Sinnesblatt. ARCHIV. F. ANAT. U. PHYSIOL. VON REICHERT UND DEBOIS-REYMOND*, 1869, p. 600, taf. XV), nier l'existence de cette cavité qui, d'après lui, n'est qu'un produit purement artificiel. Disons à ce propos que, dans certaines conditions, la cavité de segmentation ne se distingue pas seulement sur les coupes d'œufs durcis, mais aussi sur l'œuf vivant et intact : les œufs de *Triton punctatus* et de *Tr. palmipes* permettent, grâce à leur faible pigmentation, d'observer ainsi par transparence la cavité susdite; on voit alors qu'elle occupe à peu près tout l'hémisphère sus-équatorial de l'œuf et que son fond présente une surface plus ou moins concave. On a vu qu'Owsjannikow a constaté la même chose sur l'œuf de la Lamproie de rivière. Cet auteur, Kowalewsky et N. Wagner disent aussi, à propos du développement de l'Esturgeon : « Sobald an oberen Pol des Eies sich 6-8 Segmente gebildet haben, entsteht » schon die Segmentationshöhle, die von oben her durch die Furchungskugeln durchschimmert. » (n° 57, p. 175). Il est un autre signe, très-fréquent sur les œufs plongés dans l'alcool ou dans d'autres liquides conservateurs, qui trahit la présence de la cavité de segmentation, sans qu'il soit besoin de recourir à la section de l'œuf : c'est l'affaissement du dôme qui la recouvre, affaissement d'où résulte une dépression en godet située au pôle supérieur de l'œuf. Le professeur Stricker signale et figure le même phénomène chez l'œuf de la Truite (n° 26, p. 550, pl. II, fol. 9).

phylogénique, mais déchus, devenus rudimentaires? Dès lors aussi son absence chez quelques espèces, chez la Truite, par exemple, comme cela semble résulter de toutes les recherches, n'a plus lieu de nous étonner.

Ces lignes étaient écrites, quand nous avons eu connaissance du travail de Balfour, sur le développement des poissons élasmobranches (n° 53). L'auteur décrit et figure, pour l'œuf des Sélachiens, une véritable cavité de segmentation, comparable à celle que nous trouvons chez le Gardon commun. Il insiste sur la différence de la cavité de segmentation observée par lui d'avec la cavité germinative signalée par Oellacher et Götte, chez les poissons osseux : « The segmentation cavity between the yolk and the blastoderm, » and its floor is never at any period covered with cells. In the Dog-fish, » as we have said above, both in the earlier and later periods the floor is » covered with cells » (p. 332). Balfour, on le voit, ne connaissait pas, à cette époque, notre communication préalable (n° 45), dans laquelle nous disions, en parlant de la cavité de segmentation de l'œuf des cyprinoïdes : « les cellules qui constituent le fond de cette cavité présentent absolument » les mêmes caractères que celles de la voûte. »

De tout cela il semble résulter que, malgré les résultats négatifs obtenus récemment pour l'œuf de la Truite, l'on peut dire avec Lereboullet : « la » présence de la cavité centrale (cavité de segmentation) est un fait proba- » blement général dans les poissons osseux » (n° 16, p. 128).

COUCHE INTERMÉDIAIRE.

Nous avons vu que, dans l'œuf représenté planche III, figures 1 et 2, les cellules du germe ont toutes des dimensions sensiblement les mêmes; que celles formant le fond de la cavité de segmentation sont semblables à celles du dôme de cette cavité. Mais la calotte formée par ces cellules issues manifestement de la division du disque germinatif ne repose pas immédiatement sur le globe vitellin; elle est séparée de ce globe par une couche d'une forme et d'un aspect particuliers, à laquelle, pour ne rien préjuger de sa

signification, nous donnerons provisoirement le nom de *couche intermédiaire*¹.

On peut distinguer, dans cette couche, une partie périphérique épaisse et une partie centrale mince. Sur les coupes méridionales de l'œuf, la partie périphérique épaisse (bourrelet périphérique) affecte une forme triangulaire et représente une sorte de coin enclâssé entre le globe vitellin et le disque segmenté (pl. III, fig. 1, 2, 3). Prise dans son ensemble, la partie périphérique peut être considérée comme un prisme recourbé en anneau et reposant, par une de ses faces, sur le segment supérieur du globe vitellin; la face externe du prisme, qui regarde en dehors, est libre. La face supérieure reçoit la portion périphérique du germe segmenté. Sur une coupe d'œuf, la face externe mesurait 37,5 μ ., la face supérieure 50 μ ., l'inférieure environ 62 μ .. La partie centrale de la couche intermédiaire réunit les deux angles internes de l'anneau prismatique, sous forme d'une mince lamelle séparant le germe segmenté du globe vitellaire. Cette lamelle intermédiaire se forme-t-elle d'emblée, en même temps que la partie périphérique annulaire, ou bien s'étend-elle insensiblement de cette partie périphérique vers le centre? Je crois cette dernière supposition la plus probable, si je considère que, sur certains œufs appartenant aux stades les plus jeunes que j'aie eu l'occasion d'examiner, il m'a été impossible de découvrir, dans une certaine étendue de la zone polaire supérieure du globe vitellin, aucune trace de la couche intermédiaire. Plus tard, quand le blastoderme est formé, la lamelle centrale est complète (pl. III, fig. 4) et nous verrons bientôt quel rôle elle semble destinée à remplir.

Mais la couche intermédiaire ne se distingue pas seulement par sa forme spéciale, elle présente aussi une structure caractéristique qui empêche, au premier aspect, de la confondre, soit avec les cellules du germe segmenté qui la recouvre, soit avec le vitellus nutritif sous-jacent. Elle se compose, en effet, d'un protoplasme à granulations nombreuses, plus volumineuses que celles renfermées dans les cellules issues de la segmentation, assez semblables, au contraire, à celles contenues dans quelques vésicules du globe

¹ Voir notre communication préalable, n° 45.

vitellin. Fréquemment les granulations se disposent de manière à former une zone plus foncée, plus compacte, parallèle au contour du globe vitellin; les parties en contact avec ce globe et l'angle externe du prisme sont plus pâles et moins riches en granulations. En outre, la partie épaissie ou le bourrelet de la couche intermédiaire, renferme constamment un certain nombre de noyaux, et l'on distingue parfois, dans le protoplasme qui entoure ces noyaux, des délimitations cellulaires. Ces éléments n'affectent en général aucune disposition régulière; cependant il m'a paru qu'ils sont plus nombreux dans la zone foncée dont il vient d'être question. Il m'a paru également que les noyaux se rencontrent surtout vers l'angle inférieur de l'anneau prismatique, et que les cellules deviennent d'abord apparentes dans le voisinage de la couche segmentée. Mais les noyaux aussi bien que les cellules diffèrent de ceux de cette dernière couche; ainsi les noyaux sont ovulaires plutôt qu'arrondis, à grosses granulations; ils mesurent de 5-6 μ dans le sens de leur diamètre longitudinal, de 3-4 μ dans le sens du diamètre transversal; ils montrent plus d'affinité pour le carmin et l'hématoxyline que ceux des cellules de la couche segmentée. Les cellules, dont les contours sont vaguement indiqués du reste, m'ont paru, à cette époque, tantôt plus petites, mais d'autres fois plus grandes que celles du disque segmenté. Dans la partie centrale amincie, on découvre des noyaux semblables à ceux renfermés dans le bourrelet périphérique; plus tard, ces noyaux, devenus plus nombreux, semblent indiquer qu'à ce niveau les cellules se multiplient par division.

D'où provient la couche intermédiaire? Fait-elle partie du germe proprement dit ou bien a-t-elle une autre origine? Dans ma communication préalable, je l'avais considérée comme issue du disque germinatif, et, disons-le tout d'abord, son aspect si différent de celui du germe segmenté qui le recouvre n'infirme pas cette hypothèse. En effet, ce contraste entre ces deux parties constituant le germe n'est pas spécial à l'œuf des poissons osseux; dans certains œufs à segmentation complète, tels que ceux des Cyclostomes, des Esturgeons, des Batraciens, ce qu'on appelle le noyau glandulaire (*Drüsenkeim*) tranche autant sur le blastoderme proprement dit, qu'ici la couche intermédiaire sur les cellules qu'elle supporte. Une différence impor-

tante, il est vrai, sépare la couche intermédiaire du noyau glandulaire et semble, au premier abord, rendre toute comparaison impossible : en effet le noyau vitellin se segmente, plus lentement toutefois que le reste de l'œuf; la couche intermédiaire, par contre, paraît ne prendre aucune part à la segmentation; rien du moins n'indique, dans cette couche, les traces de ce processus; les cellules qu'elle renferme ne ressemblent pas à celles du germe qui la recouvre, et, à côté de ces cellules, on constate la présence de noyaux à caractères distincts, noyés dans une masse de protoplasme sans traces de divisions cellulaires. Ceci étant, voici l'explication que j'avais admise d'abord : dans l'œuf des Poissons aussi bien que dans celui des Batraciens, la vésicule germinative a disparu au moment de la ponte, et le noyau de la première sphère de segmentation est le résultat d'une véritable génération endogène; en d'autres termes, les éléments de la vésicule germinative et les taches germinatives ou nucléoles, répandus momentanément dans le protoplasme de l'œuf, se sont de nouveau séparés de ce protoplasme¹; l'œuf, qui était redevenu un cytode, reprend, sous l'influence de la fécondation, la forme cellulaire. Chez les Batraciens, les Leptocardes, les Cyclostomes, les Esturgeons, la cellule nouvelle se segmente tout entière pour former le blastoderme. Le phénomène est un peu plus compliqué chez les Poissons osseux : ici, le premier effet de la fécondation ne serait pas le retour à la forme cellulaire, mais la séparation du plasson en deux parties distinctes : l'une supérieure qui se segmente après la réapparition d'un noyau; l'autre inférieure, d'une dignité moindre, ne prenant aucune part au fractionnement et où certains éléments se différencient pour constituer probablement des nucléoles d'abord, puis des noyaux autour desquels le protoplasme se délimite ensuite pour donner naissance à des cellules.

Mais au lieu de considérer les noyaux qui apparaissent dans le protoplasme plus grossièrement granuleux de la couche intermédiaire, comme issus d'une génération endogène, je crois qu'on peut soutenir cette autre hypothèse qu'ils descendent du noyau apparu (aussi par voie endogène)

¹ Je ne connais pas, à cette époque, le travail du Dr Oellacher (n° 41) sur la sortie de la vésicule germinative, ce qui, du reste, est d'une importance secondaire dans la question dont je m'occupe ici.

dans l'œuf après la fécondation, et que les cellules dont ils constituent bientôt les centres résultent aussi du processus de segmentation, se faisant ici avec plus de lenteur que dans le germe proprement dit. Du reste, je reviendrai sur ce point et je tâcherai de prouver qu'entre les deux manières de voir l'écart n'est pas aussi grand qu'on serait tenté de le croire au premier abord.

Peut-être aussi faut-il attribuer à la couche intermédiaire une autre origine. Ainsi, tout en considérant cette couche comme distincte du globe vitellin, ne peut-on pas admettre, au lieu de la faire descendre du germe proprement dit, qu'elle se constitue aux dépens du manteau protoplasmique qui, d'après la plupart des embryologistes, entoure le globe vitellaire de l'œuf arrivé à maturité? Nous savons, en effet, que l'une des premières manifestations vitales dont l'œuf fécondé ou non fécondé est le siège après la ponte, consiste dans l'accumulation des éléments vitellins à la base du disque; une partie du protoplasme périphérique entraînée dans ce mouvement de concentration viendrait former, à la surface de la sphère vitelline et sous le disque germinatif, la couche intermédiaire. L'aspect de cette couche, dont les granulations grossières se rapprochent bien plus de celles du protoplasme périphérique que les fines granulations du germe, parle aussi en faveur de cette origine. Ajoutons enfin que, lorsque la couche intermédiaire existe, le manteau protoplasmique a positivement disparu autour du globe vitellin.

Notre couche intermédiaire correspond, sans aucun doute, à ce que Lereboullet appelle globules vitellins, membrane sous-jacente au feuillet muqueux. Nous avons vu que, d'après cet embryologiste, le premier effet de la fécondation est la séparation des éléments du germe en deux groupes. Lereboullet admet qu'à partir du moment où ce germe est devenu transparent, on ne distingue plus de globules vitellins dans la partie soulevée en ampoule, et que tous ces globules sont comme refoulés vers la base de l'éminence. « Si, » dit-il, l'on traite l'œuf (du Brochet) par une eau faiblement acidulée, et » qu'on en détache le germe, on voit, comme je l'exposerai plus loin, que la » partie saillante de l'ampoule est entièrement composée des mêmes corpus- » cules brillants que je désigne sous le nom de corpuscules *plastiques*, parce » que je les regarde comme appelés à jouer le rôle principal dans les pre-

» mières formations embryonnaires, conjointement avec la substance amorphe
» au milieu de laquelle ils sont disséminés. *Les globules vitellins sont plus*
» *profondément situés, vers la base de l'ampoule, au-dessus du disque lui-*
» *leux* » (n° 15, pp. 479-480). Lereboullet décrit une semblable couche
dans l'œuf de la Perche. Il conseille, pour démontrer sa présence, d'isoler le
sac blastodermique de l'œuf préalablement coagulé, et il ajoute : « si on met
» dans l'eau la cupule qui forme ce sac et qu'on la regarde par sa face con-
» cavée, on voit flotter dans son intérieur une membrane mince, qui s'enlève
» avec facilité. *Cette membrane constitue à elle seule un feuillet particulier,*
» *composé de grandes cellules très-pâles et à contours peu apparents* »
(n° 15, p. 504). Lereboullet dit aussi en parlant de l'œuf de la Truite :
« Le fractionnement n'intéresse que le disque auquel nous avons donné le
» nom de germe, c'est-à-dire le vitellus formateur. La membrane sous-
» jacente au germe, pas plus que le vitellus nutritif, ne prend aucune part à ce
» travail » (n° 16, p. 128). Dans l'œuf du Brochet et de la Perche, Lereboullet
semble n'avoir vu que la partie mince centrale de la couche intermédiaire,
et non le bourrelet annulaire; il décrit son feuillet muqueux comme étant une
membrane mince, de couleur jaunâtre, étalée en nappe à la face interne du
blastoderme qu'elle accompagne dans son développement autour de l'œuf;
composée de cellules rondes ou ovales, assez éloignées les unes des autres et
réunies par une matière amorphe qui se coagule dans l'eau acidulée. Mais
dans la description que donne l'auteur de la membrane sous-jacente (feuillet
muqueux) de l'œuf de la Truite, nous retrouvons notre couche intermédiaire
avec ses caractères essentiels, c'est-à-dire son bourrelet annulaire et sa partie
centrale plus mince. La membrane sous-jacente se compose de deux parties :
« l'une centrale, très-mince, transparente, étalée sous le disque, et le dépas-
» sant même un peu, est homogène, granuleuse, et n'offre qu'un petit
» nombre de vésicules graisseuses; l'autre marginale, beaucoup plus épaisse,
» est remarquable surtout par le nombre et la grandeur des gouttes de graisse
» liquide interposées, et comme enchâssées au milieu des granules » (n° 16,
p. 134). Seulement dans les œufs que nous avons eu l'occasion d'étudier,
nous n'avons jamais trouvé le bourrelet marginal constitué surtout par des
gouttes d'huile emprisonnées dans la substance granuleuse, comme le veut

Lereboullet; mais on a vu que ce bourrelet renferme des noyaux et des cellules distincts de ceux du germe segmenté.

Ceci nous amène à parler de la zone nucléaire (*Kernzone*) de Kupffer. Chez les Épinoches (*Gasterosteus*) et surtout les Épinoches de mer (*Spinachia*), le savant professeur de Kiel a vu apparaître, vers la fin de la segmentation, à la surface du globe vitellin, tout autour du bord du disque prolifère, des noyaux formant une zone régulière à la base de ce disque. Ces noyaux consistent en des vésicules transparentes, intérieurement dépourvues de granulations, régulièrement espacées, la distance qui les sépare étant à peu près trois fois aussi grande que le diamètre des vésicules; les différentes rangées de noyaux sont séparées par des distances égales, et ces rangées sont disposées de telle sorte que les cellules de deux rangées voisines alternent régulièrement. La rangée la plus rapprochée du disque se montre en premier lieu, puis les suivantes apparaissent successivement. Kupffer n'a pu compter au-delà de cinq rangées, le blastoderme commençant à envahir le globe vitellin et recouvrant la zone nucléaire. Il a constaté toutefois, avant cette disparition, que le processus n'est pas borné à la formation nucléaire; le protoplasme se délimite autour des noyaux et donne naissance à des cellules hexagonales, aplaties. D'après Kupffer, les contours de ces cellules étant très-déliés passent facilement inaperçus; ils apparaissent d'abord autour des noyaux de la rangée la plus ancienne (n° 35, p. 217, fig. 1). Kupffer fait remarquer que les noyaux et les cellules de la zone nucléaire se distinguent des éléments du disque par leur genèse et leur volume plus considérable. Il admet en définitive que sa zone nucléaire ne dérive pas des globes de segmentation, et il est forcé de l'attribuer à une formation cellulaire libre. L'auteur compare ce mode de formation à celui des cellules blastodermiques dans les œufs de certains Arthropodaires (*Musca*, *Chironomus*, etc.) Mais, comme le remarque Éd. Van Beneden, ces derniers faits ne sont pas concluants et, chez des espèces où le vitellus est à peu près transparent (Cécidomyes et Aphides), Metschnikow a vu les noyaux des cellules blastodermiques dériver de la vésicule germinative¹.

¹ Éd. VAN BENEDEN, *Sur l'évolution des Grégarines* (BULLETIN DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE, 2^e sér., t. XXXI; 1871, p. 50). — METSCHNIKOW, *Embryologische Studien; in Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.* Bd. XVI.

Notre couche intermédiaire semble se rapprocher beaucoup plus du feuillet muqueux de Lereboullet que de la zone nucléaire de Kupffer. Toutefois les différences qui séparent la zone de Kupffer du feuillet muqueux de Lereboullet et de notre couche intermédiaire sont sans doute plus apparentes que réelles, et doivent surtout être attribuées aux conditions, aussi différentes, dans lesquelles les observations ont été faites. Kupffer, n'ayant examiné que des œufs vivants, n'a vu que la surface externe de la couche intermédiaire; il n'a pu distinguer le bourrelet épaissi, ni la partie centrale amincie, que la dissection d'œufs durcis, à la manière de Lereboullet, mais surtout l'étude de coupes transparentes peuvent seules faire connaître. L'examen de pareilles coupes transparentes d'œufs d'Épinoches devra décider si la zone nucléaire de Kupffer est véritablement l'homologue du feuillet muqueux de Lereboullet et de notre couche intermédiaire. La disposition symétrique des noyaux et des cellules signalée par le professeur de Kiel ne suffit pas pour faire rejeter la possibilité d'une homologie; elle prouve seulement que, pour l'étude de cette partie du blastoderme, l'examen de l'œuf vivant et celui de l'œuf durci se complètent mutuellement, et que certaines dispositions, certains caractères ne sont pas également apparents et appréciables, dans l'une ou l'autre de ces conditions. Aussi Kupffer se trompe-t-il peut-être lorsqu'il annonce que lui et Lereboullet n'ont pas vu la même chose : « Kurz, wir haben nicht dasselbe gesehen » (n° 35, p. 219). Il est possible, en effet, que les deux savants aient vu le même objet, mais sous des aspects différents.

Carl Weil, se basant sur l'examen de préparations fraîches et de coupes transparentes, rejette, pour l'œuf de Truite, l'existence de la zone nucléaire de Kupffer et de la membrane profonde décrite par Lereboullet; d'après Weil, toutes les cellules du germe sont issues de la segmentation : « Ich » stehe somit auf dem Standpunkte Reichert und Remak's, dass alle Zellen, » die sich am Aufbau des Embryo's betheiligen, Abkömmlinge der Furchungselemente sind (n° 46, p. 4). »

Pour Oellacher aussi, le blastoderme — il s'agit encore une fois de l'œuf de la Truite — est uniquement formé par les cellules provenant de la segmentation du germe. Nous reconnaissons toutefois, dans une disposition de

ce germe décrite par le savant embryologiste allemand, notre feuillet intermédiaire¹. Oellacher considère le germe comme une simple dilatation lenticulaire de la membrane vitelline; pour lui cette membrane — qui n'est autre que la couche corticale du globe vitellin (*Rindenschicht*) de His — se compose de deux couches: l'une superficielle privée de graisse, l'autre profonde, chargée au contraire de gouttelettes adipeuses. La couche superficielle se continue avec la couche périphérique du germe. La couche profonde se confond avec la partie profonde du germe, laquelle consiste en un réseau renfermant, dans ses mailles, des gouttelettes vitellines. Souvent, sur les coupes, on ne distingue pas de délimitation nette entre le germe et le vitellus, mais les gouttelettes adipeuses les plus internes paraissent contenues néanmoins non dans le germe, mais dans la masse vitelline. D'autres fois, au contraire, toute la couche de gouttelettes graisseuses est séparée de la masse principale du germe par un contour très-apparent. Au-dessus de ce contour, on trouve alors fréquemment, dans le germe, une grande quantité de petites gouttelettes vitellines; au-dessous la masse vitelline seulement enveloppant les gouttes adipeuses, ou *une couche mince d'une substance, ressemblant à celle du germe mais un peu plus grossièrement granuleuse* et se continuant avec le réseau que ce germe présente inférieurement (n° 43, p. 11, fig. 18, 19, 20, c). Oellacher compare sa membrane vitelline au feuillet muqueux de Lereboullet (note 1, à la page 10) et, se basant sur la présence de gouttelettes vitellines dans les globes de segmentation, constatée par Kupffer, il considère la couche plus grossièrement granuleuse dont il vient d'être question comme appartenant au germe (n° 43, note à la page 11). De notre côté, nous n'hésitons pas à considérer la couche plus grossièrement granuleuse dont parle Oellacher, comme correspondant à notre couche intermédiaire; nous croyons retrouver, dans la figure 18 (à droite) de l'auteur, le bourrelet périphérique².

¹ L'ouvrage d'Oellacher (n° 45) n'est venu à notre connaissance que depuis la publication de notre communication préalable insérée dans les *Comptes rendus*.

² Oellacher (n° 45, note 5 à la page 15), parlant de la membrane vitelline qui pour lui n'est qu'un reste du protoplasme ovulaire limitant le globe vitellin, remarque que, si la zone nucléaire de Kupffer correspond en effet à sa membrane vitelline, il n'est pas nécessaire de recourir à l'hypothèse d'une génération cellulaire libre, le protoplasme, reste du germe primitif, pouvant se multiplier. — Mais ailleurs (n° 44, ch. III, pp. 17-18 et note 1 à la p. 18), l'auteur émet l'hy-

Un embryologiste russe déjà cité, Owsjannikow, dans un travail présenté à l'Académie impériale des sciences de St-Pétersbourg (n° 49), sur les premières phases du développement de l'œuf du *Coregonus lavaretus*, est arrivé à des résultats qui, pour le fond, concordent avec les miens. Lui aussi distingue, dans l'œuf des poissons osseux, sous le vitellus de formation qui se segmente et qu'avec His il appelle archiblaste (*Hauptdotter*), des cellules spéciales, distinctes de celles issues de la segmentation et appartenant au vitellus de nutrition, le parablaste de His; Owsjannikow aussi admet que ces cellules du parablaste concourent directement à la formation de l'embryon : « dass sie bei der Bildung der Embryonalanlage sich direct betheiligen » (p. 234). D'après l'auteur, ces cellules, provenant de la couche corticale de His ou membrane vitelline d'Oellacher, seraient préformées à la segmentation de l'œuf; en d'autres termes, il considère ces cellules comme issues de la membrane granuleuse du follicule ovarique et identiques à celles admises par His dans le parablaste de l'œuf du Poulet. Comme nous (voir article Blastoderme) Owsjannikow combat la manière de voir d'Oellacher, d'après laquelle les cellules de la partie supérieure du globe vitellin seraient des cellules détachées du germe.

Enfin plus récemment, Balfour décrit et figure dans l'œuf des Sélachiens une couche sous-jacente au blastoderme qui est incontestablement l'homologue de celle que j'ai trouvée chez le Gardon. A un certain moment de la segmentation, dit l'auteur, « The blastoderm thus rests upon a mass of finely » granular material, from which, however, it is sharply separated. At this » time there appear in this finely granular material a number of nuclei of a » rather peculiar character (n° 53, p. 326, pl. XIII, fig. 4, u). » L'auteur, il est vrai, attribue à ces noyaux, comme du reste à ceux des cellules de

pothèse que la zone nucléaire de Kupffer pourrait bien correspondre aux cellules du feuillet corné recouvrant, tout autour du germe, une zone du globe vitellin. — Pour His, la zone nucléaire de Kupffer serait identique aux éléments de la couche corticale de l'œuf: « Ich erlaube mir » indess, jetzt schon darauf hinzuweisen, dass sie in meinen Augen auch identisch sind mit » den vielbesprochenen Zellen, welche Kupffer in der Umgebung des Keims (laut Beobachtung » am Stichling) beschrieben hat (n° 48, p. 15). » Comme je l'ai déjà fait remarquer, cette divergence d'opinions sur la signification de la zone nucléaire de Kupffer ne pourra cesser que par l'examen des coupes microscopiques d'œufs d'Épinoches.

segmentation, une structure complexe que je n'ai pas constatée chez les espèces ayant fait l'objet de mes recherches. Comme moi cependant, l'auteur anglais constate l'augmentation du nombre de ces noyaux et leur transformation *probable* en cellules (p. 329).

L'homologue de la couche intermédiaire ne se retrouve-t-elle pas chez des Vertébrés, autres que les poissons? Alexandre Götte dans son deuxième mémoire sur le développement des Vertébrés¹, décrit et figure le disque germinatif de l'œuf du Poulet, arrivé dans l'oviducte, comme formé de deux parties distinctes, surtout à l'époque où commence la formation de la cavité germinative. L'une de ces parties, la supérieure, recouvrant la cavité susdite, est constituée par des cellules issues d'une segmentation plus rapide et par suite de cela plus petites; l'autre, inférieure, représentant le plancher de la cavité germinative, consiste en des cellules plus volumineuses, suite d'une segmentation plus lente. Les cellules de la partie supérieure vont former le germe (*Keim*) ou blastoderme; Götte donne à celles de la partie inférieure le nom de cellules vitellines (*Dotterzellen*). Si je fais abstraction de la cavité germinative qui les sépare, je retrouve, dans les deux groupes cellulaires de Götte, les homologues des deux parties que je distingue dans le germe des poissons osseux. Ce que j'appelle le germe proprement dit, correspond au groupe supérieur ou *Keim* de l'embryologiste allemand; ce que je désigne sous le nom de couche intermédiaire représente ses cellules vitellines (*Dotterzellen*). En disant que, sous l'influence de la fécondation, le germe de l'œuf des poissons osseux se sépare en une partie supérieure qui se segmente, et une partie inférieure qui ne prend aucune part à la segmentation et dans laquelle apparaissent des noyaux, puis des cellules, je crois émettre une opinion parfaitement conciliable avec celle des auteurs qui, comme Oellacher et Götte, tiennent à une segmentation complète du germe. Que se passe-t-il en effet? D'abord, dans l'œuf fécondé, le noyau (vésicule germinative) de la cellule ovulaire a depuis longtemps disparu, et il résulte des recherches d'Oellacher lui-même, qu'en disparaissant il ne s'est

¹ *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere* (ARCHIV. F. MIKR. ANAT. Bd. X., S. 143-199. Taf. X, XI, XII).

pas mêlé au protoplasme de l'œuf, mais qu'il s'est détaché, séparé de ce protoplasme (*l. c.*). Le nucléus qui apparaît ensuite dans le vitellus, sous l'influence de la fécondation, est donc un *nucléus nouveau résultat d'une véritable génération endogène*. Faut-il s'étonner, dès lors, de voir apparaître, aussi par *génération endogène*, des noyaux dans une partie distincte d'ailleurs du reste du germe, par ses caractères morphologiques. Pour Götte, les noyaux des cellules du germe (*Keim*) et ceux des cellules vitellines sont tous les descendants du nucléus nouveau apparu sous l'influence de la fécondation (p. 151); pour nous, ceux des cellules vitellines, c'est-à-dire de la couche intermédiaire, seraient indépendants de ce nucléus. En définitive, ce qui sépare notre manière de voir de celle de Götte, c'est que le savant allemand n'admet, comme phénomène précurseur de la segmentation, qu'une seule formation nucléaire endogène, tandis que nous considérons les noyaux de la couche intermédiaire comme n'étant pas les descendants directs du noyau du germe proprement dit. Toutefois, on l'a vu plus haut, nous ne rejetons pas absolument la possibilité de cette descendance. Nous devons revenir plus tard sur la signification attribuée par Götte à ses cellules vitellines.

En résumé, nous croyons pouvoir conclure, de nos propres recherches et des résultats obtenus par d'autres auteurs, ce qui suit :

1° L'œuf fécondé des poissons osseux se compose de bonne heure (probablement dès le début de la segmentation) de trois parties morphologiquement distinctes, savoir : *a*) du disque germinatif proprement dit qui se segmente; *b*) d'une couche formée par un protoplasme plus grossièrement granuleux que celui du disque segmenté, couche qui probablement ne prend aucune part au fractionnement et qui sépare le disque segmenté du globe vitellin : c'est la *couche intermédiaire*; *c*) enfin du globe vitellin.

2° La couche intermédiaire, tout en ne participant pas à la segmentation, prend *directement* part à la formation embryonnaire; elle fait donc partie du blastoderme et on ne peut la comparer, à l'exemple de Lereboullet, au vitellus nutritif.

3° On distingue, dans la couche intermédiaire, un bourrelet périphérique plus épais et une partie centrale mince.

Nous verrons bientôt quelles sont les modifications ultérieures et la destinée probable de la couche intermédiaire.

BLASTODERME.

Je donnerai d'abord les résultats fournis par l'examen de l'œuf vivant. Lorsque la segmentation est complète, le disque germinatif semble former une masse un peu plus volumineuse qu'avant le processus, mais se trouve encore à une assez grande distance de l'équateur de l'œuf. Sa surface, redevenue lisse, rappelle celle du disque non segmenté avec lequel on pourrait le confondre, n'étaient son volume plus grand, sa transparence moindre et l'absence de cumulus graisseux à sa face inférieure. Il recouvre, en guise de calotte, le globe vitellin; sa face interne en contact avec ce globe est donc concave. C'est là un caractère qui distingue l'œuf des Cyprinoïdes de celui des Salmones (Truite, Saumon), par exemple, où le germe, rappelant par sa forme une lentille biconvexe, repose dans une dépression du globe vitellin.

A la segmentation, succède l'envahissement du globe vitellin par le disque. Ce nouveau stade débute par la délimitation nette entre une partie du bord inférieur du disque et le globe vitellin, tandis que le reste de ce bord semble se confondre, d'une manière insensible, avec la sphère vitelline (pl. II. fig. 7). Cette disposition rappelle ce qu'on observe sur l'œuf des Batraciens, au début de la formation de l'anneau de Rusconi, début signalé, comme on sait, par l'apparition d'une ligne en forme de croissant séparant nettement le blastoderme proprement dit de ce qu'on appelle, chez les animaux en question, noyau glandulaire (*Drüsenkeim*). De même aussi que dans l'œuf des Batraciens, la délimitation tranchée d'une partie de la circonférence inférieure du bord blastodermique a pour cause une migration de cellules vers cette délimitation, et sans doute en même temps une prolifération cellulaire, se continuant encore, après la segmentation proprement dite, dans toute l'étendue du blastoderme. L'épaississement ainsi produit ne correspond pas à la périphérie de la bordure, mais se dessine plutôt du côté interne tourné vers le centre de l'œuf (pl. II. fig. 9 et 10). Cette partie de la calotte blastodermique, devenue plus épaisse, est aussi le premier indice du *bourrelet blastodermique*;

elle correspond en outre à la future bandelette embryonnaire de Lereboullet, à l'écusson embryonnaire de Kupffer, à l'ébauche embryonnaire primitive d'Oellacher; c'est la partie embryonnaire du bourrelet marginal (*Embryonaltheil des Randwulstes*) de Götte (n° 50, p. 688, fig. 3, *r*, *r'*).

A mesure que la calotte blastodermique envahit le globe vitellin pour se rapprocher du pôle inférieur et que le bourrelet blastodermique se complète, on constate un étranglement du globe, au niveau de ce bourrelet (pl. II, fi. 9); toutefois cet étranglement n'est pas uniforme, mais beaucoup plus manifeste sur une partie de la circonférence, c'est-à-dire à l'endroit où le bourrelet a fait son apparition. Cet étranglement plus prononcé, sorte d'encoche, est parfaitement visible sur l'œuf vu de profil (pl. II, fig. 9), et, comme il n'existe qu'au niveau de la ligne méridionale correspondant à la future aire embryonnaire, on peut aussi l'apercevoir, à un moment donné, en suivant ce méridien (pl. II, fig. 10).

On ne doit pas confondre, avec le bourrelet blastodermique, une zone cellulaire située au niveau de ce bourrelet : c'est la *bordure embryonnaire* (*Keimsaum*) de Kupffer (pl. II, fig. 9); son apparition est plus tardive, et, comme l'auteur l'a observé sur les œufs du genre *Gobius*, à partir de cette apparition, la marche du blastoderme vers le pôle inférieur de l'œuf est beaucoup plus rapide. La bordure embryonnaire a une coloration plus foncée que le reste du blastoderme, ce qui permet de distinguer, dans ce dernier, outre la bordure, un champ central plus clair. Sur les œufs que j'ai examinés, le blastoderme, déjà pourvu de sa bordure et arrivé au delà de l'équateur, présente une épaisseur uniforme, c'est-à-dire sensiblement la même au pôle supérieur et dans les endroits les plus éloignés de ce pôle; en d'autres termes, le champ central du blastoderme limité par le bourrelet et la bordure blastodermiques, n'est guère plus mince que les parties qui le bordent, à l'exception du point correspondant au premier indice de l'écusson embryonnaire.

L'étranglement que subit le globe vitellin de la part du bourrelet blastodermique entraîne nécessairement des changements de forme de ce globe, à mesure que le bourrelet se rapproche davantage du pôle inférieur de l'œuf. Alors qu'il atteint ce pôle et que son bord inférieur le dépasse, il circonscrit

une ouverture (le trou vitellaire de C. Vogt) incomplètement bouchée par une partie étranglée du vitellus, l'homologue du bouchon d'Ecker de l'œuf des Batraciens. Le globe vitellin est devenu pyriforme, ou plutôt ressemble à une montgolfière dont l'orifice inférieur serait représenté par le bouchon vitellaire (pl. II, fig. 20). Déjà alors on ne distingue plus de bordure blastodermique.

A cette époque, le blastoderme est manifestement plus mince vers le pôle supérieur de l'œuf, et son épaisseur va en augmentant à mesure qu'on se rapproche du pôle inférieur (même figure). Enfin quand le trou vitellaire est sur le point de disparaître (pl. II, fig. 41), l'écusson embryonnaire est parfaitement distinct du reste du blastoderme, sur l'œuf vu de profil et sur les coupes transversales optiques. En un point de l'écusson, se voit une partie plus saillante que le reste; elle correspond évidemment à celle décrite et figurée par Kupffer chez le *Gobius minutus* (n° 35, p. 229, fig. 20, 21 *x*) et qui, d'après lui, partage le disque ou l'écusson en une partie antérieure céphalique et une partie postérieure représentant le tronc.

Les modifications de l'œuf que je viens d'examiner se rapprochent surtout de celles décrites et figurées par von Baer chez le *Cyprinus blicca* (n° 2, pp. 8-11), comme aussi des descriptions et des figures données par Kupffer sur le développement de l'œuf du *Gobius niger* et du *G. minutus* (n° 35, p. 223, pl. XVII, fig. 17-20). Ainsi chez le Gardon commun, comme chez les espèces que je viens de citer, le disque embryonnaire se confond insensiblement avec le reste du blastoderme, tandis qu'ailleurs, chez l'Épinoche (Coste, n° 17, Kupffer), le Brochet (Lereboullet), mais surtout chez la Truite (Lereboullet, Oellacher), le disque embryonnaire est nettement séparé, dès son apparition, du reste de la calotte blastodermique.

Cependant ce qui se passe chez le *Luciscus* s'éloigne, à certains égards, des résultats obtenus par les auteurs cités plus haut. Ainsi pour von Baer comme pour Kupffer, le bourrelet blastodermique apparaît d'emblée sur toute la circonférence du blastoderme, de sorte que, sur l'œuf vu de profil, l'étranglement éprouvé par le globe vitellin est également prononcé des deux côtés (voir fig. 3 de von Baer et fig. 8 de Kupffer). Toujours j'ai vu le bourrelet

se dessiner sur une partie seulement de la circonférence de la calotte blastodermique. En outre, d'après Kupffer, la bordure embryonnaire n'apparaît, sur l'œuf du *Gobius minutus*, qu'au moment où l'envahissement du globe vitellin par le blastoderme est sur le point de se compléter (n° 35, p. 224, fig. 19), et il compare, à ce sujet, cette apparition tardive à celle beaucoup plus précoce signalée par lui sur les œufs d'Épinoche (p. 223). L'œuf du Gardon semble tenir le milieu entre ces deux extrêmes; en effet la bordure blastodermique s'y montre plus tôt que sur l'œuf du *Gobius*, mais un peu plus tardivement que sur celui de l'Épinoche.

Oellacher admet comme moi qu'en un endroit — celui où se forme l'embryon — le bourrelet a, dès l'origine, plus d'épaisseur (n° 44, p. 3). En plusieurs autres endroits de son travail et notamment pages 18 et 19, Oellacher parle de ce renflement du blastoderme qu'il considère comme la première ébauche de l'embryon. Quelques-unes de ses coupes, par exemple celle représentée planche II, figure 1a, *uvk.*, prouvent également, qu'à l'endroit du bourrelet épaissi, une saillie en forme de carène refoule le globe vitellin. Ajoutons qu'Oellacher établit une distinction entre ce qu'il appelle *ébauche embryonnaire* (*Primitive Embryonalanlage*) et un stade un peu postérieur dans lequel les feuilletts sensoriel et inférieur sont fusionnés en un cordon axial, stade qu'il désigne sous le nom de *première ébauche embryonnaire* (*Erste embryonalanlage*) (p. 19). Mais, contrairement à la manière de voir de Kupffer et à la mienne, Oellacher considère le voyage du germe comme n'ayant pas lieu, de tous les points de sa circonférence, vers le pôle inférieur de l'œuf; d'après lui, cet envahissement serait unilatéral, vers un point fixe correspondant à l'endroit épaissi du blastoderme où se forme l'embryon (n° 44, pp. 3 et suivantes, fig. dans le texte). Je ne partage pas cette opinion et je crois que l'étranglement uniforme déterminé, par le blastoderme envahissant, *sur tout le pourtour du globe vitellin*, étranglement si manifeste dans certains cas (voir surtout la fig. 18 de Kupffer et ma fig. 9, pl. II), est une preuve de la marche rayonnante du bourrelet vers le pôle inférieur; une autre preuve nous semble fournie par la diminution du renflement caudal et surtout la disparition de la dépression du vitellus produite par ce renflement, à mesure que le blastoderme arrive au pôle inférieur.

Götte a vu également, et aussi sur l'œuf de la Truite, le blastoderme présenter une épaisseur plus grande en un point de sa circonférence (n° 50, p. 687, fig. 2 et suivantes). Pour Götte aussi, cette partie épaissie de la bordure blastodermique est le premier indice du disque embryonnaire, et nous savons déjà qu'il la désigne sous le nom de portion embryonnaire du bourrelet marginal : « da diese Stelle später in die Embryonalanlage einbezogen wird, nenne ich sie den *Embryonaltheil des Randwulstes* » (p. 688).

J'ai dit que je considère le bourrelet formant l'ébauche embryonnaire primitive comme l'homologue de celui qui, dans l'œuf des Batraciens, limite en dehors l'anus de Rusconi et, là aussi, représente l'extrémité caudale du futur embryon; cette comparaison est justifiée par ce qu'on trouve dans la classe même des poissons : en effet, chez les espèces à segmentation complète (les Cyclostomes, les Esturgeons), les choses se passent absolument comme dans l'œuf des Batraciens.

On peut réduire à deux principales les diverses hypothèses émises pour expliquer l'épaississement du blastoderme à l'endroit de l'ébauche embryonnaire primitive ou extrémité caudale du futur embryon.

La première hypothèse est celle de la *multiplication cellulaire*. Ainsi, C. Vogt, tout en admettant un déplacement des cellules, ne rejette pas la possibilité d'une semblable multiplication, comme il ressort des paroles suivantes : « Peut-être ces changements ne sont-ils qu'apparents et dépendants de » la naissance subite d'un grand nombre de cellules sur un point quelconque » tandis que sur un autre point elles disparaissent, ce qui pourrait alors » faire supposer qu'elles émigrent d'un point à l'autre » (n° 7, pp. 42-43).

Mais c'est surtout Oellacher qui, dans ces derniers temps, a défendu, en ce qui concerne l'œuf de la Truite, la théorie de l'accroissement par développement et multiplication cellulaires, tout en cherchant à démontrer la difficulté et l'impossibilité qu'il y a d'expliquer les faits observés par la migration cellulaire (n° 44, p. 30). Je renvoie, pour l'argumentation de l'auteur, à son propre travail.

La seconde hypothèse est celle de la *migration cellulaire*. Vogt soupçonna la possibilité d'un déplacement des cellules, à l'époque où il décrivait le

développement du *Coregonus Palea* (n° 7). Voici comment a lieu, d'après Kupffer, la formation de l'écusson embryonnaire chez le *Gobius minutus*. Aussitôt après l'apparition de la bordure blastodermique, commence un déplacement des cellules de cette bordure formant d'abord un anneau d'une égale épaisseur; elles s'accablent en un point de la circonférence de cet anneau, au détriment du reste de la circonférence qui s'amincit (n° 35, p. 224).

Stricker (n° 26) et Rieneck (n° 36) admettent aussi l'existence d'une migration cellulaire vers l'endroit où se montre l'écusson. Oellacher ne rejette pas d'une manière absolue la participation d'un déplacement ou d'une migration cellulaire à la formation de l'écusson, dans certains œufs, tels que ceux d'Épinoches et du genre *Gobius* observés par Kupffer, et où l'apparition de l'ébauche embryonnaire serait relativement tardive (n° 44 p. 35). Götte voit la cause de l'envahissement du globe vitellin par le blastoderme dans un déplacement centrifuge (*centrifugale Zellenverschiebung*) des cellules, plus prononcé, dès le début, à l'endroit où apparaîtra l'aire embryonnaire (n° 50, p. 691); et un peu plus loin, il ajoute : « Wenn es nun aber » meine Ansicht ist, dass die centrifugale Zellenverschiebung nach der Seite » der künftigen Embryonalanlage am stärksten wirke, also mehr als die » Hälfte der ursprünglichen Zellenmasse des Keims in dieselbe eingehe » (p. 692).

Je suis également d'avis que le développement de l'ébauche embryonnaire doit surtout s'expliquer par une migration de cellules. Voici les arguments qui me semblent parler en faveur d'un déplacement des cellules de la bordure blastodermique vers le futur écusson :

1° La disparition de la bordure embryonnaire, comme Kupffer l'avait déjà observé, à mesure qu'elle se rapproche du pôle inférieur de l'œuf, et, par conséquent, à mesure que l'écusson se développe.

2° La différence d'aspect, appréciable un peu plus tard, entre l'écusson embryonnaire et la couche amincie du blastoderme (pl. II, fig. 14, 18 et 19), différence qu'il nous semble plus naturel d'expliquer par une migration cellulaire que par une destruction de cellules en un endroit et une multiplication en un autre, comme le suppose Vogt.

3° Pourquoi la migration cellulaire, généralement acceptée aujourd'hui

dans le développement de l'œuf du Poulet, n'existerait-elle pas dans celui des poissons, alors que la grande motilité, la fréquence des mouvements amiboïdes du protoplasme ovulaire, chez les espèces de ce groupe sont surabondamment prouvées.

L'apparition du premier indice de l'écusson futur est plus précoce chez le Gardon que chez les espèces observées par Kupffer (n° 35, p. 224). A l'apparition plus précoce de la bordure embryonnaire, chez le *Leuciscus*, correspond aussi une disparition plus prompte que dans l'œuf du *Gobius minutus*. Chez cette espèce, la bordure se voit encore sur l'œuf où le blastoderme a accompli son voyage autour du vitellus; je n'en trouve plus de trace sur des œufs appartenant à des stades correspondants du Gardon. (Comparer la figure 20 de Kupffer avec nos figures 11 et 20, pl. III.)

Avant d'aller plus loin, je passe à l'examen de coupes transparentes d'œufs durcis. Sur celles provenant d'un œuf à peu près de l'âge de celui représenté planche II, figure 9, faites dans le sens des méridiens ovulaires et passant par le centre ou non loin du centre de l'œuf, je trouve deux couches ou, pour mieux dire, deux feuillets bien distincts (pl. III, fig. 4) : l'un supérieur, plus considérable, représenté par les cellules issues manifestement de la segmentation, l'autre, inférieur, beaucoup plus faible, formé par la couche intermédiaire. Le feuillet supérieur a une épaisseur sensiblement uniforme sur toute son étendue, sauf à l'endroit où il déprime le globe vitellin; là, comme on l'a déjà constaté sur l'œuf vivant, son épaisseur est plus grande. Toutes les cellules du feuillet supérieur ont à peu près le même diamètre; elles sont nucléées, arrondies ou plus ou moins polygonales par pression réciproque. Rien, à cette époque, ni la forme des cellules, ni leur volume, ni leur arrangement n'autorisent à admettre, dans le feuillet supérieur, une séparation en lamelles ou feuillets secondaires; toutefois, sur quelques coupes, les cellules formant la rangée la plus externe, déjà plus aplaties que dans le stade précédent, se rapprochent ainsi davantage de la forme de fuseau qu'elles auront plus tard.

La couche intermédiaire se compose, comme sur l'œuf segmenté, du bourrelet annulaire et de la lame centrale; celle-ci est complète. La dilatation périphérique se présente sous deux aspects différents : sur certains œufs, elle

conserve la forme triangulaire qu'elle avait primitivement (pl. III, fig. 4 et 5); sur d'autres, un peu plus âgés, l'angle supérieur a disparu et le bourrelet présente, du côté du feuillet supérieur, une surface convexe (pl. III, fig. 6); en même temps son volume diminue. Les rapports du feuillet supérieur avec le bourrelet annulaire varient également; tantôt, et notamment à l'endroit où débute l'ébauche embryonnaire, le feuillet supérieur déborde ce bourrelet (fig. 4); tantôt le contour externe du feuillet supérieur se trouve au même niveau que la face externe du prisme (fig. 5); enfin, quand le bourrelet est devenu convexe, le feuillet supérieur forme, avec la portion du bourrelet qui le dépasse, un angle obtus (fig. 6).

Le feuillet supérieur et la couche intermédiaire sont-ils séparés, sur une partie de leur étendue, par une cavité germinative? Les figures 4 et 6 de la planche III pourraient le faire croire. Mais l'examen comparatif de mes préparations me porte, au contraire, à considérer la fente visible sur ces figures comme un simple accident, un produit artificiel. Le contour net de la face profonde de la couche supérieure et la correspondance des ondulations de cette face avec celles de la couche intermédiaire sous-jacente prouvent en effet qu'il s'agit ici d'un décollement plus ou moins étendu.

En résumé, on ne distingue, dans le stade que je décris en ce moment, que trois couches nettement délimitées : d'abord une couche supérieure ou périphérique, représentée par une seule rangée de cellules fusiformes; cette couche, qui ne représente pas un feuillet, mais une simple lamelle blastodermique, est l'homologue de la *membrane enveloppante* (*Umhüllungshaut* de Reichert, *Deckschicht* de Götte) de l'œuf des Batraciens. Les deux couches suivantes sont les deux vraies couches ou *feuilletts embryonnaires primordiaux*, l'*exoderme* et l'*entoderme*. Je considère l'exoderme ou épiblaste, dans lequel je n'ai pu découvrir aucun indice de subdivision, comme l'ébauche des futurs feuillets sensoriel et moyen; je regarde l'entoderme ou hypoblaste comme destiné à devenir le feuillet muqueux ou trophique.

Mais le feuillet moyen ou mésoblaste est-il entièrement formé par l'exoderme; en d'autres termes, l'entoderme, tout en donnant naissance au feuillet muqueux, n'a-t-il pas d'autre rôle à remplir et ne forme-t-il pas, ou du moins ne concourt-il pas à former le troisième feuillet blastodermique secon-

daire ou feuillet vasculaire de von Baer? Ou bien n'est-il pas aux cellules blastodermiques proprement dites ce que les cellules du vitellus blanc ou parablastiques de His sont aux cellules de son archiblaste; ne prend-elle, par conséquent, aucune part à la formation des éléments conjonctifs et du sang? Sans nier cette participation, je dois reconnaître que jamais, dans mes préparations, je n'ai rien vu qui pût faire croire, soit à une division de ce feuillet, soit à une immigration de ses cellules dans les feuillets qui les recouvrent. Seulement, dans un stade plus avancé, alors qu'existent le cordon médullaire et la notocorde, les bourrelets périphériques ont changé d'aspect : dans leur masse devenue plus homogène, on ne distingue plus de noyaux ni de cellules, mais une rangée de cellules fusiformes, continue au feuillet trophique, en délimite le fond. Je reviendrai plus loin sur les feuillets blastodermiques.

L'existence, sur l'œuf de la Truite, d'une cavité distincte de celle de la segmentation et l'homologue, comme le fait remarquer Oellacher (n° 44, chap. III, p. 3), de la cavité blastodermique de l'œuf du Poulet, semble parfaitement démontrée aujourd'hui. Stricker, le premier, et depuis, Rieneck, Götte; Klein, Oellacher, Weil, la décrivent et la figurent, et il est aisé de se convaincre, en comparant les descriptions et les planches, que tous ont eu sous les yeux des objets analogues; seulement l'interprétation a quelque peu varié. Ainsi nous avons fait remarquer antérieurement que Rieneck compare à tort la cavité en question à celle décrite par Lereboullet; que l'expression (*cavité de segmentation*) usitée par Klein est, par conséquent, inexacte. Rieneck et Klein ont vu des cellules étendues entre la voûte et le globe vitellin et former ainsi des piliers en tout comparables aux prolongements sub-germinaux décrits par His dans l'œuf de la Poule. Weil (n° 46, pp. 4-5), mais surtout Oellacher et Götte décrivent avec soin la cavité blastodermique; Oellacher la représente sur des coupes longitudinales et transversales par rapport à l'axe de l'embryon (n° 44, pl. I, fig. 1-6; pl. II, fig. 1-4, II) et démontre en outre qu'elle est excentrique et non centrale, comme le croyaient ses prédecesseurs (voir Götte, n° 44, pp. 702-703).

La cavité germinative, destinée du reste à disparaître plus tard (Weil),

est-elle une formation caractéristique de l'œuf des poissons osseux en général? J'ai déjà dit pour quels motifs je ne crois pas à son existence dans l'œuf des Cyprinoïdes. Kupffer, non plus, n'a pu la découvrir sur les œufs des espèces examinées par lui. Il est vrai, comme le remarque Weil (n° 46, p. 4), que le professeur de Kiel n'a eu sous les yeux que des œufs vivants, où la faible transparence de la capsule, l'épaisseur relative du disque et le peu de profondeur de la cavité viennent compliquer l'observation. Outre des œufs vivants libres de leur enveloppe, j'ai eu à ma disposition des coupes microscopiques assez nombreuses, correspondant aux stades où, dans l'œuf de la Truite, la cavité blastodermique existe, et cependant c'est en vain que j'ai cherché à la découvrir.

TRANSFORMATIONS ULTÉRIEURES DE L'ÉCUSSON EMBRYONNAIRE.

Avant de retourner aux feuillets du blastoderme, il importe d'examiner quelques transformations ultérieures de l'écusson embryonnaire.

On a vu que cette partie du blastoderme appelée par Vogt bande primitive, à laquelle Lereboullet donne le nom de bandelette embryonnaire et que Kupffer et, à son exemple, Oellacher, désignent sous le nom d'écusson embryonnaire, parce qu'elle est l'homologue de l'aire centrale de l'œuf du Poulet et non de la bande primitive (*Primitivstreif*) de von Baer, est très-peu distincte du reste du blastoderme dans l'œuf des Cyprinoïdes et notamment dans celui du Gardon. Mais on a pu constater aussi que le premier indice de cet écusson est des plus manifestes et se trahit, en un point de la bordure blastodermique, par un épaissement de cette bordure et une dépression correspondante du globe vitellin (pl. II, fig. 9-10). La partie de l'écusson naissant, déprimant ainsi le vitellus, se présente, sur une coupe méridionale optique, sous forme de coin ou de carène; il importe de ne pas confondre cette carène avec la saillie désignée sous ce nom par Kupffer, qui apparaît plus tard et dont il sera question tout à l'heure.

Alors que le blastoderme a accompli son voyage autour du globe vitellin,

que le trou vitellaire a disparu ou est sur le point de disparaître, que l'éminence céphalique existe (pl. II, fig. 11) et qu'il n'y a plus de trace de la bordure blastodermique, on distingue, sur les coupes transversales optiques de l'écusson embryonnaire (pl. II, fig. 12), une dépression vaguement indiquée, du reste : c'est le *sillon primitif* (*Primitivrinne*); d'abord visible à la partie antérieure de l'écusson, il se dessine bientôt sur toute la longueur de ce dernier. Vu de face, l'écusson présente, dans son milieu, une bandelette plus claire que les parties latérales et qui m'a paru un peu plus large en arrière qu'en avant (pl. II, fig. 13); elle occupe toute la longueur de l'aire embryonnaire, sauf un petit espace à la partie antérieure. Cette bandelette se distingue aussi sur les coupes transversales optiques du blastoderme, ce qui prouve qu'elle a son siège dans l'épaisseur de cette membrane. On ne peut l'attribuer à un amincissement du blastoderme par le sillon primitif, car les parties foncées qui la bordent présentent sensiblement la même épaisseur qu'à son niveau. Du reste j'ai constaté sur des œufs appartenant probablement au *Scardinius Erythrophthalmus*, une disposition toute différente. Sur certains de ces œufs, arrivés à un stade de développement sans doute un peu antérieur à celui de l'œuf de *Leuciscus rutilus* représenté figure 11, planche II, on voyait, sur la ligne médiane et dans le sens de l'axe embryonnaire, l'œuf étant placé de champ, non une ligne plus claire que les parties avoisinantes, mais, au contraire, une accumulation linéaire d'éléments plus foncés (pl. II, fig. 20); sur l'œuf vu de profil, on pouvait constater que ces éléments avaient bien leur siège dans le blastoderme. Je crois que, malgré leur aspect différent, la bandelette claire et la trainée de granules foncés ont la même signification. Je désignerai ces formations sous le nom de *ligne primitive*, car on peut les considérer comme les homologues de la ligne primitive (*Primitivstreif*, *Axenstrang*) de l'œuf de l'oiseau.

À la période de développement dont je m'occupe, l'œuf, considéré dans son ensemble, a pris une forme ovulaire. L'épaisseur de l'écusson embryonnaire a sensiblement diminué; cet écusson, qui occupe à peu près les trois quarts du vitellus, est devenu parfaitement distinct de la partie blastodermique non embryonnaire ou plutôt abdominale (pl. II, fig. 14); celle-ci est maintenant transparente, tandis que la partie embryonnaire proprement

dite est plus foncée, plus granuleuse. En voyant cette modification, on ne peut se défendre de l'idée que les cellules chargées de particules nutritives ont opéré une migration de la partie blastodermique extra-embryonnaire ou abdominale vers l'écusson. Dans un stade plus avancé (pl. II, fig. 18), ce contraste entre les portions écussonnaire et non écussonnaire du blastoderme est plus frappant encore.

On retrouve de plus, sur la plupart des œufs, une ouverture dans le blastoderme; c'est un reste du trou vitellaire. Ce trou vitellaire a une situation variable et qui prouve qu'on ne peut le considérer comme ayant la signification d'un anus primordial (pl. II, fig. 14).

J'ai fait remarquer que la ligne claire axiale, l'une des formes de la ligne primitive, a son siège dans le blastoderme et qu'on l'aperçoit sur les coupes transversales optiques de cette membrane dont elle semble occuper toute l'épaisseur. Un peu plus tard, devenue moins large et mieux délimitée, elle n'occupe plus, comme cela se voit sur les coupes transversales optiques de l'écusson (pl. II, fig. 16), qu'une partie de l'épaisseur du blastoderme; on a alors sous les yeux la *corde dorsale* située dans le mésoblaste et recouverte par l'épiblaste. A la partie antérieure de l'écusson embryonnaire qui correspond à l'extrémité céphalique, la corde dorsale fait défaut, et cette partie antérieure, épaissie en dedans sous forme de coin, déprime manifestement le vitellus sous-jacent: c'est la *carène de Kupffer*; on la découvre, soit sur les coupes transversales optiques (pl. II, fig. 15 et 17), soit sur l'œuf vu de profil (pl. II, fig. 18).

D'après von Baer, la formation de l'embryon s'annonce par l'apparition d'un sillon large, peu profond, de la partie moyenne duquel une carène saillante s'enfonce dans le vitellus sous-jacent. Deux fois seulement, l'auteur croit avoir vu un épaississement axial (*der Primivstreifen*) peu manifeste précéder le sillon (n° 2, p. 12). Au sillon découvert par von Baer correspond évidemment celui observé sur l'œuf du Gardon; mais une saillie inférieure méritant le nom de carène n'apparaît, chez cette espèce, qu'à une époque plus tardive. L'épaississement axial entrevu par von Baer, épaississement peu prononcé et qu'il compare à la ligne primitive, serait-il

identique à la trainée foncée et à la bandelette transparente que moi aussi je considère comme les homologues de la *Nota primitiva*?

Lereboullet ne parle du sillon dorsal de l'œuf du Brochet que lorsque l'embryon déjà constitué comprend trois régions : la tête, le corps et la queue. « L'embryon, dit Lereboullet, se déprime le long de la ligne primitive; il se forme une rigole qui règne dans toute sa longueur et qui s'élargit » en avant : cette rigole est le sillon dorsal. Cette rigole commence vers le » milieu du corps et se porte de là en avant et en arrière, en diminuant de » profondeur » (n° 15, p. 535, fig. 9-10). De carène déprimant le vitellus il n'est pas question. Il en est de même pour l'œuf de la Perche (n° 15, p. 553). Sur une bandelette embryonnaire de Truite, arrivée à une petite distance du pôle ovulaire et déjà en forme de cylindre au-dessus de la surface de l'œuf, Lereboullet trouve ce cylindre creusé d'une large dépression longitudinale, peu profonde, et dont les bords se redressaient latéralement de chaque côté. Au fond de cette dépression et dans une grande partie de la longueur du cylindre, on voyait un ruban longitudinal d'une grande transparence, premier rudiment de la corde dorsale qui apparaît presque en même temps que le sillon (n° 16, p. 140). Laissant de côté la forme de la bandelette embryonnaire qui sépare l'œuf de la Truite de celui des Cyprioides, je trouve entre les particularités de cette bandelette signalées par Lereboullet et celles qui distinguent, à son origine, l'embryon du *Leuciscus*, une analogie frappante : dans les deux cas, apparition du sillon dorsal; dans les deux cas aussi se montre, presque en même temps que ce sillon, un ruban longitudinal d'une grande transparence, premier rudiment de la corde dorsale. Ajoutons, pour compléter le parallèle que Lereboullet ne parle pas de carène déprimant le vitellus.

Pour Kupffer, au contraire, la carène précède le sillon dorsal, et cela aussi bien sur l'œuf de l'Épinoche que sur celui des espèces du genre *Gobius*. Chez l'Épinoche, la carène trahit d'abord sa présence, sur l'œuf vu de champ, par l'apparition de deux lignes foncées, parallèles à la ligne médiane de l'écusson et limitant un ruban médian plus clair. En avant, les deux lignes se recourbent en arc et se fusionnent, de manière à délimiter nettement l'extrémité antérieure de la bandelette, extrémité un peu distincte de

celle de l'écusson; en arrière, par contre, vers le bord libre de la bordure embryonnaire, la bandelette disparaît. C'est ce que Kupffer désigne sous le nom de *ligne primitive* de l'Épinoche, si l'on veut donner ce nom à une formation qui indique tout d'abord la direction de l'axe embryonnaire (n° 35, fig. 6). Je dois faire remarquer que la trainée pigmentée ou la bandelette claire auxquelles j'ai cru devoir donner le nom de *ligne primitive*, sont différentes de la formation observée par Kupffer et antérieures à la carène. En effet, pour le savant professeur de Kiel, l'image qu'on a sous les yeux serait une sorte d'illusion d'optique et n'aurait pas son siège dans le blastoderme; les lignes foncées limitant le ruban clair médian correspondraient aux faces latérales de la carène, ce dont on peut s'assurer, dit l'auteur, en éloignant et en rapprochant successivement l'objectif de l'objet sous le champ (p. 233). Ce que j'ai observé sur l'œuf du *Leuciscus* me permet d'avancer :

1° Que, chez cette espèce, la bandelette claire (*ligne primitive*) apparaît en même temps ou à peu près en même temps que le sillon dorsal;

2° Qu'elle est antérieure à la carène et entièrement indépendante de cette dernière;

3° Que lorsque plus tard la carène existe, on peut s'assurer facilement sur les coupes transversales optiques de l'écusson, que cette ligne claire a son siège dans le blastoderme. J'ajouterai, à ce propos, ce que disait déjà von Baer, en parlant de la corde dorsale : « Um die Wirbelsaite von den beiden » Schatten zu unterscheiden, welche die Wände der Rückenfurche geben, » muss man das Ei drehen, wobei es sich ergibt, dass jene in der Tiefe » liegt » (n° 2, p. 12). Donc pour l'œuf de la Perche (espèce observée par von Baer) comme pour celui du Gardon, la bandelette claire est indépendante du sillon et de la carène.

A l'endroit, dit Götte, où le bord du blastoderme s'infléchit en dedans, commence l'ébauche embryonnaire. Alors que les trois feuilletts sont distincts, apparaît, dans l'axe embryonnaire, un faible sillon reposant sur un épaississement des feuilletts supérieur et moyen, de sorte que la face inférieure fait saillie en forme de carène (n° 50, p. 405). Ici donc, encore une fois, l'apparition du sillon et celle de la carène sont signalées comme marchant de pair.

La ligne de cellules plus foncées observée chez le *Scardinius* et la bandelette pâle qui, dans l'œuf du Gardon, précède la corde dorsale, sont-elles comparables au cordon axial ou axile (*Axenstrang*) décrit par Oellacher chez la Truite? Quoique mes coupes d'œufs durcis ne m'aient donné aucun renseignement à cet égard, je crois pouvoir répondre affirmativement et voici pourquoi :

1° La trainée axiale plus foncée est visible même avant le sillon, et la bandelette claire se montre en même temps que ce dernier; or Oellacher trouve déjà son cordon axile sur les coupes transversales de la première ébauche embryonnaire, c'est-à-dire avant la formation de l'écusson;

2° La ligne primitive occupe, autant que l'examen d'œufs vivants permet de l'affirmer, toute l'épaisseur du blastoderme (dont il faut excepter probablement la membrane enveloppante); le cordon axile d'Oellacher correspond à l'endroit où les feuillet sensoriel et inférieur (ce dernier correspondant aux futurs feuillet moyen et inférieur) sont confondus; il occupe par conséquent aussi toute l'épaisseur du blastoderme;

3° Plus tard on voit la bandelette claire devenir la corde dorsale; c'est aussi ce qui arrive, d'après Oellacher, du cordon axile de plus en plus refoulé à la face inférieure du blastoderme. Oellacher dit que, chez la Truite, il n'a pu constater manifestement la présence d'une carène avant la formation du sillon dorsal, et il considère ce sillon comme la conséquence de la formation de la carène (n° 44, pp. 23 et 26).

L'examen de quelques coupes microscopiques d'œufs durcis m'a donné les résultats suivants : sur des œufs correspondant à peu près à ceux des stades représentés planche II, figures 13-15, une tranche mince, parallèle à l'axe de l'embryon donne une image représentée partiellement planche III, figure 7. Au niveau de la région dorsale, les cellules formant la rangée la plus externe du blastoderme (lamelle enveloppante), parfaitement différenciées des cellules sous-jacentes, sont devenues franchement fusiformes; leur noyau est plus volumineux que celui des cellules blastodermiques proprement dites; souvent on les voit détachées par places de la masse cellulaire qu'elles revêtent. Les éléments de cette masse ont conservé leurs caractères

essentiels, seulement leur contenu est devenu plus transparent, moins riche en granulations. Rien encore n'indique, dans cette masse, une division en feuillets distincts. Je n'ai pu découvrir nulle trace, sur les coupes longitudinales ou transversales, du cordon axile visible, à cette époque, sur l'œuf vivant. Le feuillet primaire interne ou entoderme (couche intermédiaire) est indiqué par une trainée de noyaux assez régulièrement espacés; en se rapprochant de la partie embryonnaire ventrale, amincie, on trouve, sur le trajet de cette couche, une dilatation fusiforme granuleuse; cette dilatation indique-t-elle que la coupe a passé à côté de la ligne axiale en traversant le bourrelet périphérique?

Dans la région ventrale du même embryon (pl. III, fig. 8), on distingue manifestement sous la lamelle enveloppante (*m. e.*), trois feuillets embryonnaires: le sensoriel ou feuillet neuro-dermal (*f. s.*), formé de cellules transparentes, peu ou pas granuleuses; le moyen (*f. m.*) d'aspect granuleux; l'inférieur (*c. i.*) représenté par des cellules fusiformes à noyau volumineux, ovalaire.

Je n'ai pu constater, par l'examen de coupes transparentes d'œufs durcis plus âgés que les précédents, la formation, dans la région dorsale embryonnaire, des feuillets sensoriel et moyen aux dépens du feuillet primaire externe sous-jacent à la lamelle enveloppante; ces coupes ne m'ont pas permis de distinguer clairement ces deux feuillets, alors même qu'elles étaient pratiquées sur des œufs où, pendant la vie, le mésoblaste était nettement séparé du feuillet sensoriel ou neuro-dermal sur les coupes transversales optiques (pl. II, fig. 16).

La présence de la couche intermédiaire (feuillet muqueux) à la paroi abdominale de l'embryon prouve que cette couche accompagne le blastoderme proprement dit dans son voyage vers le pôle inférieur de l'œuf. Toutefois je dois faire remarquer que ce déplacement n'a pas lieu pour le bourrelet périphérique qui ne dépasse pas les limites latérales de la région dorsale de l'embryon. On peut s'en assurer en jetant un coup d'œil sur les figures 15 et 16 de la planche I, représentant, la première une coupe transversale de la région dorsale chez un embryon de l'âge de celui représenté planche II, figure 18, le second une coupe transversale de la même région d'un embryon

intermédiaire entre ceux représentés figures 18 et 19, planche II. Sur ces deux coupes, on distingue, sous la membrane enveloppante enlevée par places, le cordon médullaire qui, soit dit en passant, est d'abord plein, comme cela s'observe chez les poissons osseux en général, fait suffisamment prouvé par les recherches de Kupffer, Weil, Klein, Oellacher et d'autres. De chaque côté du cordon, est une masse cellulaire dans laquelle rien n'indique une séparation en vertèbres primitives et lames latérales. Sur la figure 15, le cordon médullaire atteint inférieurement le feuillet muqueux (couche intermédiaire), excepté à la partie moyenne où se voit un rudiment de corde dorsale en contact immédiat avec ce feuillet. Sur la figure 16, le cordon médullaire aboutit à une notocorde plus développée, plus large, séparée elle-même du feuillet inférieur (couche intermédiaire) par une rangée de cellules provenant des masses latérales qui entourent la moelle primordiale. De chaque côté, ces masses latérales sont soulevées par le bourrelet périphérique, convexe en dessus, concave par sa face en contact avec le globe vitellin; comme je l'ai déjà dit, on ne distingue plus, dans ce bourrelet, des noyaux ou des cellules, mais une rangée de cellules fusiformes (fig. 16) se continuant avec le feuillet muqueux (partie amincie de la couche intermédiaire) en délimite le fond ou la face vitelline. Ces cellules et leurs noyaux deviennent de plus en plus petits ou, pour mieux dire, s'aplatissent de plus en plus, en allant de l'extrémité externe du bourrelet vers l'axe embryonnaire. Le bourrelet lui-même diminue de l'extrémité céphalique vers l'extrémité caudale de l'embryon.

Les auteurs qui se sont occupés de l'embryologie des poissons osseux sont loin d'être d'accord sur l'origine des feuillets blastodermiques. Götte (n° 50, p. 700) partage en trois groupes les divers résultats obtenus. J'accepte sa division, en intervertissant toutefois l'ordre adopté par l'auteur et en ajoutant, à ses trois groupes, un quatrième groupe où se range la manière de voir de Götte lui-même.

D'après l'opinion la plus ancienne, celle de Rathke (n° 1) et de von Baer (n° 2), le blastoderme se partage en deux feuillets, un supérieur, le feuillet séreux, un inférieur, le feuillet muqueux; de ce dernier se détache, plus

tard, le feuillet moyen ou vasculaire. Je trouve aussi, à l'origine, deux feuillets : un supérieur dont se détache de bonne heure la membrane enveloppante, un inférieur (ma couche intermédiaire) destiné à devenir le feuillet muqueux ; mais ce feuillet muqueux ne dérive pas, comme pour Rathke et von Baer, de la division du blastoderme segmenté d'abord indivis ; en outre je vois le feuillet moyen résulter de la division du feuillet supérieur (feuillet animal ou séreux) et non du feuillet muqueux dont Rathke et von Baer le font descendre. Il est vrai que je n'écarte pas la possibilité d'une intervention de mon feuillet inférieur (couche intermédiaire) dans la formation des éléments morphologiques du sang ; ce qui autorise, jusqu'à un certain point, un rapprochement entre ce feuillet et le feuillet vasculaire de von Baer.

Dans le deuxième groupe (le troisième de Götte), se rangent les résultats obtenus par Stricker (n° 26), Rieneck (n° 36), Klein (n° 42), Oellacher (n° 44), Weil (n° 46). Ce fut un élève de Stricker, Rieneck, qui le premier décrivit des coupes microscopiques d'œufs durcis de poissons, et les auteurs que je viens de nommer, qui l'ont suivi dans cette voie, sont arrivés à des résultats à peu près identiques. Mais il est à remarquer que tous ces embryologistes ont étudié la même espèce, à savoir la Truite. Pour tous, les feuillets embryonnaires proviennent d'une séparation horizontale du blastoderme (mon feuillet supérieur). Ainsi Stricker, Rieneck, Klein, Oellacher, Weil, distinguent à une époque qui correspond à peu près à la formation de la cavité blastodermique, une couche délimitante externe, formée de cellules aplaties, fusiformes, l'homologue de la couche limitante que je trouve sur l'œuf des cyprinoïdes. Ils sont aussi d'accord pour admettre qu'il existe, sur le plancher de la cavité blastodermique, quelques cellules issues également de la segmentation du disque et présentant certains caractères spéciaux. Rieneck, Stricker et Weil les considèrent comme des cellules détachées de la voûte qui surplombe la cavité blastodermique et émigrant, plus tard, dans le rebord épaissi de la calotte du blastoderme. Dans ce rebord épaissi, on distingue d'abord deux couches, l'une supérieure, le vrai feuillet sensoriel, l'autre destinée à donner bientôt naissance aux feuillets moyen et intestino-glandulaire. Ainsi, ce qui distingue la manière de voir de ces différents

auteurs de la mienne, c'est que, pour eux, la masse cellulaire sous-jacente à la lamelle enveloppante devient l'origine des trois feuillets, le sensoriel, le moyen et l'inférieur, tandis que je considère cette même masse comme ne produisant que deux feuillets, le sensoriel et le moyen.

Oellacher aussi partage l'opinion de Stricker et de ceux de son école, mais il arrive à des résultats un peu différents en ce qui concerne les cellules soi-disant détachées de la voûte recouvrant la cavité blastodermique. Or, eu égard à leur siège et à d'autres caractères, je crois trouver une certaine ressemblance entre les cellules décrites par Oellacher et celles de mon feuillet muqueux. D'après Oellacher, un processus, qui débute au moment de la formation de la cavité blastodermique et qui marche de pair avec l'amincissement de la voûte surplombant cette cavité, consiste en ce que des cellules en assez grand nombre se détachent de la face inférieure du blastoderme et tombent sur le plancher de la cavité. Toutefois ces cellules ne restent point sur ce plancher, mais pénètrent (*graben sich*) dans les couches les plus superficielles du vitellus. Ces cellules sont surtout apparentes dans les préparations traitées par le carmin et prennent alors une coloration plus intense que le vitellus. Oellacher ne peut affirmer si toutes les cellules détachées de la voûte blastodermique plongent dans le vitellus; toutefois il est porté à croire que telle est la destinée du plus grand nombre de ces éléments. Il ne peut non plus avancer avec certitude si toutes les cellules trouvées dans le vitellus sont originaires de la face inférieure de la voûte blastodermique: en effet celui-ci renferme des cellules en dehors des limites de la cavité blastodermique, même en dehors du blastoderme (n° 44, fig. 1, 4, z''). La présence de ces cellules peut s'expliquer par une migration de celles situées dans le vitellus sous-jacent à la cavité, mais aussi par une séparation de certaines cellules du blastoderme, là où il recouvre immédiatement le globe vitellin. Toutefois la surface toujours lisse du bourrelet blastodermique et la délimitation nette entre l'ébauche embryonnaire et le vitellus infirment quelque peu cette dernière hypothèse. L'auteur a vu ces cellules persister longtemps dans le vitellus: il les trouve encore en grand nombre, surtout dans la partie postérieure de l'embryon, à une époque où le cœur est déjà formé et où la vascularisation du sac embryonnaire a commencé. Elles s'accroissent nota-

blement dans le vitellus, pendant le développement embryonnaire, et présentent, sur les coupes de préparations durcies, les formes les plus variées ; sur les coupes sagittales notamment, elles se montrent souvent comme des stries très-allongées situées sous le disque. Disons enfin qu'Oellacher croit que ces cellules se multiplient par division.

Ces détails sur la manière dont Oellacher comprend les cellules en question étaient nécessaires pour saisir le rapprochement que je crois pouvoir établir entre ces cellules et ma couche intermédiaire (feuillet muqueux). On a vu, par ce qui précède, que les cellules dont parle l'embryologiste allemand se trouvent, dans la partie périphérique du globe vitellin, en contact avec le germe, c'est-à-dire *dans cette couche d'une substance ayant l'aspect de celle du germe, mais plus grossièrement granuleuse* et que déjà j'ai signalée comme étant probablement l'homologue de ma couche intermédiaire. D'autre part, je crois que les cellules d'Oellacher, eu égard à leur siège et leurs caractères morphologiques correspondent aux noyaux de cette couche ; les formes les plus variées que l'auteur assigne à ces cellules distinguent aussi, surtout à une certaine époque, les noyaux de mon feuillet muqueux. Oellacher, il est vrai, attribue aux cellules enfouies dans le vitellus une origine toute différente de celle que j'admets pour la couche intermédiaire ; mais il importe de remarquer que le savant embryologiste, comme on l'a vu plus haut, n'est pas entièrement édifié sur la vraie source des cellules en question. D'un autre côté, tout rapprochement entre les cellules enfouies dans le vitellus (Oellacher) et ma couche intermédiaire devient impossible, si l'on considère leur destination : en effet, tandis que la couche intermédiaire devient le feuillet muqueux, les cellules d'Oellacher ne participent en rien à la formation des feuillets blastodermiques.

Dans le troisième groupe, se range la manière de voir de Götte. D'abord dans une communication préalable (n° 40), puis dans un travail plus étendu (n° 50), Götte décrit, à son tour, le développement et les premières modifications du blastoderme de l'œuf de la Truite. Dans le blastoderme qui commence à envahir le globe vitellin, l'auteur distingue d'abord une rangée cellulaire interne ou couche de revêtement (*Deckschicht*), des autres cellules formant la plus grande masse du blastoderme et auxquelles il

donne le nom de couche fondamentale (*Grundschrift*) et aussi de couche blastodermique primitive (*primitive Keimschicht*). Bientôt après la formation de la cavité germinative (*Keimhöhle*), la couche blastodermique se recourbe en dessous, d'abord au niveau de la partie embryonnaire du bourrelet marginal (*vom Embryonaltheile des Randwulstes*), puis sur le reste de la périphérie ; d'où la formation d'une deuxième couche, la couche blastodermique secondaire (*secundäre Keimschicht*), réunie à la couche blastodermique primaire à l'endroit du bord marginal plus épais. Quand la couche secondaire est complète, on y distingue, comme dans la primaire, une zone externe plus forte et une zone centrale plus mince.

Si on laisse de côté la lame de revêtement (*Deckschicht*) qui correspond à ma lamelle enveloppante, on voit que Götte admet comme moi l'existence de deux couches blastodermiques principales, précédant la formation des feuillets embryonnaires proprement dits. Les couches primaire et secondaire de Götte correspondent-elles, la première à ma couche principale ou feuillet externe, la seconde à la couche intermédiaire ? L'auteur répond lui-même : « Eben so wenig vermag ich in der Vermuthung von Bambeke's dass die » Mitte seiner couche intermediaire aus dem Randwulste hervorwachse, » eine Bestätigung der bezüglichen Angabe meiner vorläufigen Mittheilung » anzuerkennen, da er jene Keimschicht aus dem Dotter ableitet » (n° 50, p. 701). Il est un autre motif qui m'empêche de retrouver mes deux couches blastodermiques principales dans celles décrites par le savant embryologiste allemand : en effet, pour Götte, la couche blastodermique primaire devient le feuillet sensoriel, la couche secondaire donne naissance aux feuillets moyen et muqueux.

Un mot maintenant de la couche délimitante de Götte. D'après lui (n° 50, pp. 685-686), la rangée cellulaire externe ne constitue pas un feuillet blastodermique dans le sens généralement attribué à ce mot, mais une couche différenciée du reste du germe, probablement sous l'influence du milieu ambiant, et destinée à se confondre intimement, après l'apparition et les premières transformations des feuillets embryonnaires, avec le plus externe de ces feuillets. Il ne peut donc admettre l'assimilation de la rangée cellulaire en question et propre aux œufs se développant dans l'eau, avec le

feuillet corné de Remak; cette rangée mérite, d'après lui, le nom de couche de recouvrement ou de délimitation (*Deckschicht*) du feuillet externe, par opposition à la couche fondamentale (*Grundschrift*) qu'elle recouvre. Je crois devoir rappeler, à ce propos, ce que je disais dans mes *Recherches sur le développement du Pélobate brun* : « Je lui (au feuillet externe) conserverai » le nom de membrane enveloppante que lui a donné Reichert; » en effet, quoiqu'il ne serve pas uniquement, pour la larve, d'organe de protection, *il n'est pas cependant l'équivalent du feuillet corné (Hornblatt) de Remak*, nom donné, comme on sait, par cet auteur, à la partie périphérique de son feuillet sensoriel chez les vertébrés supérieurs; mais nous verrons *qu'il partage ce rôle avec la portion périphérique du feuillet sous-juvent* ¹. Et plus loin : « J'ai dit plus haut que le feuillet externe et la partie périphérique du » feuillet sensoriel se partagent, chez le Pélobate, le rôle dévolu au feuillet » corné des vertébrés supérieurs et que, pour ce motif, je conservais à l'ex- » terne le nom de membrane enveloppante ². » Enfin, revenant encore une fois sur ce sujet, j'écrivais ce qui suit : « La membrane enveloppante et le » feuillet sensoriel sont, par conséquent, deux lames distinctes, conservant » toujours leur autonomie; et si, *jusqu'à un certain point*, il est permis » de dire qu'ils remplacent le feuillet sensoriel indivis des vertébrés supé- » rieurs, *il n'en est pas moins vrai que les assimiler à ce dernier est impos-* » *sible* ³. »

Enfin dans un quatrième groupe (le deuxième de Götte) se range l'opinion des auteurs qui, comme Vogt, Lerchoulet, Kupffer, Owsjannikow, Balfour (?) admettent que le blastoderme issu de la segmentation vitelline se partage en deux feuillets seulement, tandis qu'un troisième feuillet, l'inférieur, apparaît indépendamment de ce blastoderme. Examinons en quoi les résultats obtenus par les partisans de cette manière de voir concordent avec les nôtres, en quoi ils en diffèrent. Nous retrouvons d'abord notre couche limitante, dans la couche simple de cellules pavimenteuses que Vogt distingue des cellules embryonnaires proprement dites et qu'il désigne sous

¹ *Loc. cit.*, p. 29.

² Page 44.

³ *Loc. cit.*, p. 45.

le nom de couche épidermoïdale (n° 7, p. 48). Plus tard, quand déjà existe la corde dorsale, Vogt décrit un feuillet inférieur de grosses cellules, duquel naissent, d'après lui, l'intestin et les reins primitifs (p. 152). Correspond-il à notre feuillet muqueux, ou faut-il chercher l'homologue de ce feuillet dans une couche cellulaire spéciale immédiatement en contact avec le vitellus et recouverte par la membrane du sac vitellin, la couche hématogène ? Il serait difficile de le dire, d'autant plus, comme Oellacher le remarque avec justesse, que Vogt semble attacher peu d'importance au rôle dévolu aux feuilletts embryonnaires, dans la formation des divers organes.

Lereboullet, dans le résumé des observations de son article 1^{er}, du chapitre II, sur le développement du Brochet (n° 45, p. 498), s'exprime comme suit : « Quand le blastoderme a envahi les trois quarts du vitellus, il se » compose de *cellules épidermoïdales* cohérentes, qui forment à sa surface » une membrane continue, et de cellules embryonnaires qui constituent ses » deux feuilletts. — Il existe sous le blastoderme une membrane particu- » lière qui s'en détache facilement, et qui se compose de cellules distinctes » des cellules blastodermiques ¹. » Cette membrane interne, qui pour Lereboullet représente le feuillet muqueux des auteurs, est mince, de couleur jaunâtre, et composée de cellules rondes ou ovales que la coagulation rend irrégulières. Ces cellules sont assez éloignées les unes des autres, et réunies par une matière amorphe qui se coagule dans l'eau acidulée. Ici encore, les cellules épidermoïdales correspondent à notre lamelle enveloppante, les cellules blastodermiques à notre couche supérieure; enfin, comme nous l'avons déjà fait remarquer antérieurement, nous croyons retrouver, dans la membrane sous-blastodermique de Lereboullet, notre couche intermédiaire; avec Lereboullet, nous considérons cette couche comme correspondant au feuillet muqueux des auteurs.

Lereboullet arrive aux mêmes résultats pour l'aëuf de la Perche, où il voit les cellules du blastoderme se différencier de très-bonne heure; les plus superficielles, qui sont aussi les plus grandes, constituent les *cellules épider-*

¹ C'est par erreur qu'Oellacher dit, en reproduisant l'opinion de Lereboullet : « Unter dem » Blastoderm befindet sich eine eigene Membran, die sich von ihm leicht ablöst und aus deut- » lichen Blastodermzellen besteht » (n° 45, p. 8).

moïdales ; tandis que les autres, beaucoup plus nombreuses, sont les *cellules embryonnaires*. Et parlant de son feuillet inférieur, il dit : « Cette nouvelle » membrane, que je regarde comme le *véritable feuillet muqueux ou feuillet » végétatif*, n'a, dans l'origine, aucune espèce de connexion avec le blasto- » derme » (n° 15, p. 511, § 8). Enfin, dans les recherches sur le développement de la Truite, nous retrouvons encore une fois les cellules épidermoïdales, les cellules embryonnaires et le disque muqueux (n° 16, p. 139).

Kupffer aussi (n° 35, pp. 243 et suivantes) distingue trois feuillets : un supérieur, un moyen et un inférieur. Son feuillet supérieur n'a pas la signification des cellules épidermoïdales de Vogt et de Lereboullet ni, par conséquent, de notre lamelle enveloppante. En effet, Kupffer fait naître le système nerveux central de la partie moyenne épaissie de ce feuillet, et il réserve le nom de lame cornée aux parties latérales du même feuillet. Le feuillet moyen, dans les espèces observées par Kupffer (*Gasterosteus, Gobiinus*), naîtrait d'un dédoublement de la lame cornée ; le feuillet supérieur de Kupffer correspondrait, par conséquent, eu égard à sa destination, à notre couche supérieure ou feuillet primaire externe qui, lui aussi, donne naissance aux feuillets sensoriel et moyen. On a vu antérieurement que le professeur de Kiel croit pouvoir rapprocher la zone nucléaire observée par lui chez l'Épinoche, du feuillet inférieur ou muqueux de Lereboullet ; cependant l'auteur dit plus loin qu'il ne saurait se prononcer sur la véritable origine, ni sur l'époque d'apparition de son feuillet inférieur : « So bestimmt ich » nun von dem mittleren Blatte aussagen kan, dass es bei diesen Fischen » in der oben geschilderten Weise durch Spaltung von dem Hornblatte » entsteht, so zurückhaltend muss ich mich hinsichtlich der Entstehung des » dritten Blattes äussern » (p. 245).

Nous savons déjà que, pour Owsjannikow, des cellules distinctes de celles de l'archiblaste prennent part à la formation embryonnaire. D'abord ces cellules ne constituent pas une couche spéciale, comparable à notre couche intermédiaire : « Sie kommen einzeln wie sporadisch, besonders um » Oeltropfen, oder gruppenweise vor » (n° 49, p. 234, fig. 1). Dans un stade plus avancé, beaucoup de ces cellules sorties du parablaste se rencontrent alors entre le globe vitellin et le feuillet sensoriel, en rangée régu-

lière et paraissant former un feuillet spécial (fig. 2). Mais l'auteur ne se prononce pas sur la signification de cette rangée cellulaire; il s'occupera, dans un autre travail, de la part dévolue aux cellules archiblastiques et aux cellules parablastiques, dans la formation embryonnaire.

Balfour croit ses observations trop incomplètes pour lui permettre d'affirmer quelle est la destination finale des cellules sous-jacentes au blastoderme; toutefois ce qu'il dit de la destination probable de ces cellules se rapproche assez de notre manière de voir. L'auteur s'exprime comme suit à ce sujet : « Probably a large number of them are concerned in the formation of the » vascular system, but I will give reasons later on for believing that some » of them are concerned in the formation of the walls of the digestive canal » and of other parts » (n° 53, p. 330). Balfour revient sur ce point, p. 344 (voir aussi pl. XIII, fig. 6a, 6b, et pl. XIV, 7b, n. a.) et cherche à démontrer que les cellules servant au développement du fond ou de la paroi ventrale du canal alimentaire dérivent de la couche nucléaire sous-jacente au blastoderme. Ajoutons, à ce propos, que Balfour a également constaté, dans le germe du Poulet, la continuité de l'hypoblaste avec les globes périphériques du vitellus blanc, et qu'il admet une transformation directe de ces globes en cellules du feuillet inférieur ¹.

Déjà nous avons fait remarquer que Götte distingue, à une certaine époque, dans le disque germinatif de l'œuf du Poulet, deux couches : une supérieure, le germe (*Keim*) et une inférieure constituée par les cellules vitellines (*Dotterzellen*). Nous avons comparé la couche supérieure à notre feuillet primaire ou fondamental supérieur, et les cellules vitellines ou la couche inférieure de Götte à notre couche intermédiaire. Seulement Götte attribue à ses deux couches une destinée différente de celle que nous observons chez les Cyprinoïdes : en effet, le germe de Götte devient l'origine des trois feuillets embryonnaires et les cellules vitellines forment les premiers éléments morphologiques du sang; tandis que nous voyons, chez les Cyprinoïdes, la couche intermédiaire donner naissance au feuillet inférieur ou muqueux, peut-être

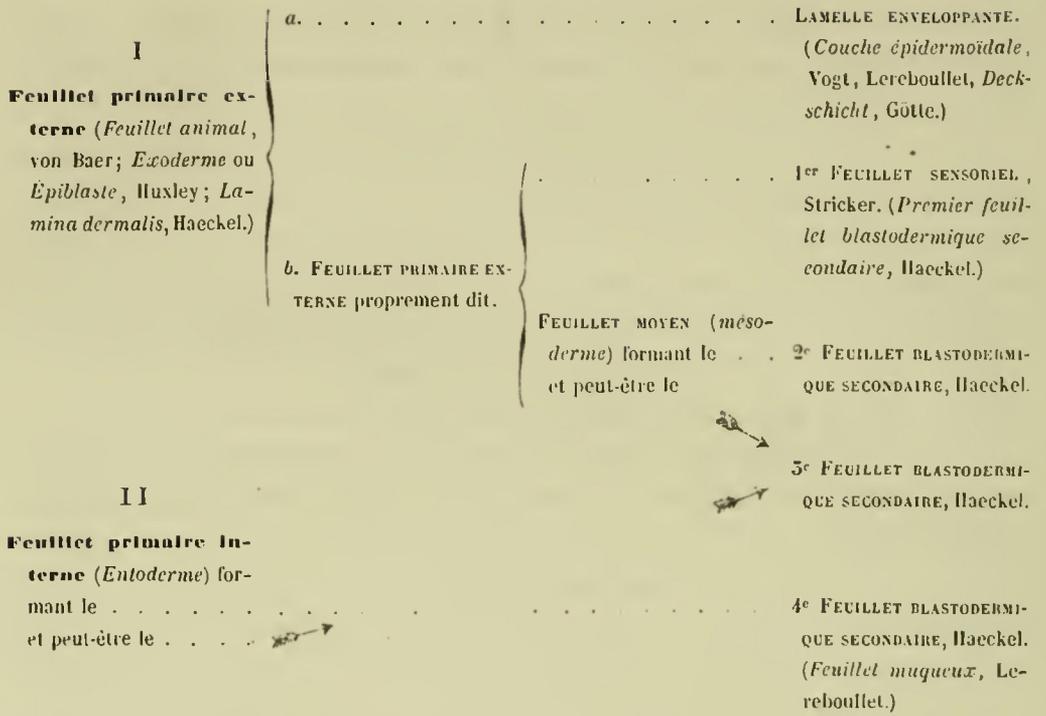
¹ *The Development and Growth of the layers of the Blastoderm* QUARTERLY JOURNAL OF MICROSCOPICAL SCIENCE, July, 1875, p. 275, pl. XI, fig. 4 et 5.)

aux éléments anatomiques du sang, et le germe proprement dit ne produire que les feuillets supérieur et moyen. Observons toutefois que, d'après le savant allemand, *le feuillet inférieur se soude à la circonvallation blastodermique* (Keimwall) ¹; or ce feuillet rappelle alors, avec la dilatation périphérique que lui forme la circonvallation, notre feuillet inférieur ou couche intermédiaire avec sa partie centrale (feuillet muqueux) et son bourrelet périphérique; nous venons de voir d'ailleurs que Balfour admet la continuité du feuillet inférieur avec le vitellus blanc et le concours des sphères de ce vitellus à la formation des cellules hypoblastiques.

Nous croyons pouvoir résumer, comme suit, la formation des feuillets et des lamelles embryonnaires chez les Cyprinoïdes. D'abord apparaissent deux feuillets blastodermiques primaires ou fondamentaux, les homologues des deux feuillets de la *gastrula*, et présentant, dès l'origine, ce contraste morphologique qu'on observe, entre ces deux feuillets, chez la plupart des espèces animales. Ces feuillets sont : I, le feuillet primaire externe (feuillet animal de von Baer — Exoderme ou Épiblaste, Huxley — *Lamina dermalis*, Haeckel); II, le feuillet primaire interne (feuillet végétatif, von Baer — entoderme ou hypoblaste, Huxley — *Lamina gastralis*, Haeckel). De bonne heure, on voit se différencier du feuillet primaire externe une couche cellulaire simple, la lamelle enveloppante (couche épidermoïdale de Vogt et Lereboullet — *Deckschicht* de Götte), l'homologue de celle des Amphibiens. Le reste du feuillet primaire externe se partage, à son tour, en deux feuillets : 1° le feuillet sensoriel (Stricker) (*Lamina neurodermalis*, premier feuillet blastodermique secondaire, Haeckel) et 2° le mésoblaste ou mésoderme. Ce dernier donne naissance au deuxième et (?) au troisième feuillet blastodermique secondaire.

Le feuillet primaire interne correspond au quatrième feuillet blastodermique secondaire (feuillet muqueux de Lereboullet, *Lamina mycogastralis*, Haeckel) et peut-être forme-t-il ou concourt-il à former la lamelle vasculaire de von Baer, c'est-à-dire le troisième feuillet blastodermique secondaire. (Voir le tableau ci-après.)

¹ *Loc. cit.*, pp. 171 et 181.



BIBLIOGRAPHIE.

NOTA. J'ai joint à cette liste bibliographique les travaux embryologiques sur l'*Amphioxus* et les *Cyclostomes*.

Nos.	TITRES DES OUVRAGES.	ESPÈCES OBSERVÉES.	Remarques.
1	II. RATHKE, <i>Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Blennius viviparus oder des Schleimfisches</i> . (Abhandl. zur Entwicklungsgeschichte, Bd 2, erste Abhandl., S. 1-68, Tab. I, II, III, IV und V. Leipzig, 1855.)	<i>Blennius viviparus</i> .	
2	KARL ERNST VON BAER, <i>Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische nebst einem Anhang über die Schwimmblase</i> , 4 ^o mit einer Kupfertafel und mehreren Holzschnitten im Texte. Leipzig, 1855.	La Perche et plusieurs espèces de cyprinoides, mais plus particulièrement le <i>Blicca Björkna</i> , Lin.	
3	MAURO RUSCONI, <i>Erwiderung auf einige kritische Bemerkungen des Herrn von Baer über Rusconi's Entwicklungsgeschichte des Froscheies</i> . In Briefen an Herrn Prof. E. H. Weber. (Müller's Archiv, 1856, S. 205, Tab. VII und VIII.) A aussi paru en italien : <i>Lettera del Dottore Mauro Rusconi al Signor Enrico Weber</i> , etc. (Estratto degli Annali universali di medicina, etc., Febbrajo et Marzo 1855, con una Tavola, Milano.)	<i>Perca fluviatilis</i>	A la fin de la première lettre (pp. 208-210), l'auteur s'occupe du développement de la Perche. Les figures 1-7 de la planche VII se rapportent à cet objet.
4	MAURO RUSCONI, <i>Ueber die Metamorphosen des Eies der Fische vor der Bildung des Embryo</i> . (Müller's Archiv f. Anat. u. Physiol., 1856, S. 278-288, Taf. XIII.) — Lettre sur les changements que les œufs des poissons éprouvent avant qu'ils aient pris la forme d'embryon, adressée à M. Weber. (Ann. des sc. natur., 2 ^e série, vol. V, 1856.)	<i>Cyprinus tinca</i> , L.; <i>Cyprinus alburnus</i> , L.; <i>Cyprinus gobio</i> , L.; <i>Perca fluviatilis</i> .	En ce qui concerne le <i>Cyprinus gobio</i> , l'auteur ne parle que de la manière dont s'effectue la ponte. Dans une note à la page 287, il complète en partie ce qu'il a dit ailleurs du développement de la Perche.
5	MAURO RUSCONI, <i>Sur la fécondation artificielle opérée chez les poissons et sur les métamorphoses qui arrivent dans l'œuf de ces animaux avant qu'ils aient pris la forme de l'embryon</i> ; lettre adressée à Gasp. Brugnatelli. (Ann. des sc. nat., 2 ^e série, vol. IV, 1855, p. 185.) — <i>Ueber künstliche Befruchtung von Fischen, und über einige neue Versuche</i> , etc. Vierter Brief an Herrn Prof. E. H. Weber. (Müller's Archiv, 1840, S. 185-195, Taf. V.)	<i>Esox Lucius</i> .	

Nos.	TITRES DES OUVRAGES.	ESPÈCES OBSERVÉES.	Remarques.
6	FILIPPO DE FILIPPI, <i>Memoria sullo Sviluppo del Ghiozzo d'Acqua dolce (Gobius fluviatilis), con tav.</i> Milano, 1841. (Estrat. dagli Annali Universali di Medicina, etc., Agosto, 1841.) — <i>Ueber die Embryogenie der Fische</i> (Isis, 1843, S. 404.) — <i>Sunto de alcune osservazioni sull' embryogenia dei pesci, con tavole.</i> Milano, 1845. (Giornali dell' Istituto Lombardo di sc., lett. e arti, e Bibl. ital., vol. XII.)	<i>Gobius fluviatilis</i> , Bonelli.	
7	C. VOGT, <i>Embryologie des Salmones</i> , in-8° avec atlas in-fol. obl. Neuchâtel, 1842. Forme le 1 ^{er} vol. de l'ouvrage de L. Agassiz: <i>Histoire naturelle des poissons d'eau douce de l'Europe centrale.</i>	<i>Coregonus palaca</i> , Cuv.	
8	DOYÈRE, <i>Note sur l'œuf du Loligo media et sur celui du Syngnathe.</i> (Institut, vol. XVIII, p. 12; 1850. — Présenté à la Société philomathique de Paris, décembre 1849.)	<i>Syngnathus ophidium</i> .	Doyère, le premier, a bien décrit le micropyle de l'œuf des poissons. (Voir Ranson, n° 50, p. 504.)
9	JOH. MÜLLER, <i>Ueber Zahlreiche Porencanäle in der Eikapsel der Fische.</i> Gelesen in der Königl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin, am 16 März, 1854. (Müller's Archiv, 1854, pp. 186-190, Taf. XIII, fig. 4-7.)	<i>Perca fluviatilis</i> ; <i>Acerina vulgaris</i> ; <i>Coregonus palaca</i> ; <i>Cyprinus erythrophthalmus</i> .	
10	REICHERT, <i>Ueber die Mikropyle der Fischeier und über einen bisher unbekanntem, eigenthümlichen Bau des Nahrungsdotters reifer und befruchteter Fischeier.</i> Hecht. (Müller's Archiv, 1856, S. 85-124, Taf. II, III u. IV, fig. 1-4.)	<i>Esox lucius</i> .	
11	REICHERT, <i>Ueber die Müller-Wolff'schen Körper bei Fischeembryonen und über die sogenannten Rotationen des Dotters im befruchteten Hechteie.</i> (Müller's Archiv, 1856, S. 125-159, Taf. IV, fig. 5-9.)	<i>Esox lucius</i> .	
12	AUGUST MÜLLER, <i>Ueber die Entwicklung der Neunaugen.</i> Ein vorläufiger Bericht. (Müller's Archiv, 1856, S. 525-559.)	<i>Petromyzon Planeri</i> .	
13	MAX SIGMUND SCHULTZE, <i>Die Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri.</i> Eine von der holländischen Societat der Wissenschaften zu Harlem, 1, J. 1856, gekrönte Preisschrift, 4 mit 8 Taf.	<i>Petromyzon Planeri</i> .	
14	REICHERT, <i>Der Nahrungsdotter des Hechteies; eine kontraktile Substanz.</i> Sendschreiben an Herrn Geheimrath, Prof. J. Müller. (Müller's Archiv, 1857, S. 46-51.)	<i>Esox lucius</i> .	
15	A. LEREBOLLET, <i>Recherches d'embryologie comparée sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'Écrevisse.</i> Mémoire couronné par l'Acad. des sc. de Paris. (Mémoires présentés par divers savants de l'Ac. des sc. de l'Institut impérial de France; sc. mathém. et physiques, t. XVII, 1862, pp. 447-805, pl. 1-VI. — Le résumé de ce travail se trouve dans les Annales des sc. nat., 4 ^e série, t. 1, 1854, pp. 257-289.)	<i>Esox lucius</i> ; <i>Perca fluviatilis</i> .	L'avant-propos de l'auteur porte la date du 27 mars 1853.
16	A. LEREBOLLET, <i>Recherches d'embryologie comparée sur le développement de la Truite, du Lézard et du</i>	<i>Trutta fario</i> .	

Nos.	TITRES DES OUVRAGES.	ESPÈCES OBSERVÉES.	Remarques.
	<i>Limnée</i> . Mémoire qui a obtenu le grand prix des sciences physiques décerné par l'Académie des sc., dans la séance publique du 2 février 1857. (Annales des sc. nat., 4 ^e série, t. XVI, 1861, pp. 115-196, pl. II-III.)		
17	COSTE, <i>Histoire générale et particulière du développement des corps organisés</i> . Paris, 1847-1859.	<i>Gasterosteus?</i>	Deux planches sont consacrées au développement de l'Épinoche.
18	AUBERT, <i>Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Fische</i> . (Zeitschr. f. Wissensch. Zool., Bd V u. VII, 1854 u. 1856.)		
19	C. BRUCH, <i>Ueber die Mikropyle der Fische</i> . Aus einem Sendschreiben des Prof. C. Bruch in Basel an C. Th. von Siebold. (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd VII, 1 u. 2 Heft, 1855, S. 172-175, T. IX B)	<i>Salmo fario</i> ; <i>Salmo solar</i> .	
20	P. VAN BENEDEN, <i>Sur le développement de la queue des poissons plagiostomes</i> , avec une planche. (Extrait des Bulletins de l'Acad. roy. des sc. de Belgique, 2 ^e série, t. XI, n ^o 3)	<i>Spinax acanthias</i> .	
21	CARL J. SUNDEVALL, <i>Om Fiskyngels Utveckling</i> . (Till. k. Vet. Akad. Inlemnad., 8 Juni, 1855-med Taflorna, 4-V.)	Plusieurs espèces tant marines que d'eau douce.	
22	A. MÜLLER, <i>Ueber die Befruchtungs-Erscheinungen im Eie der Neunaugen</i> . (Schriften der Physik. Akad. Gesell. z. Königsberg, i)Pr. Jahrg., 1864, S. 109-119, Taf. IV.)	<i>Petromyzon fluviatilis</i> ; <i>Petromyzon Planeri</i> .	
23	A. LEREBoullet, <i>Nouvelles recherches sur la formation des premières cellules embryonnaires</i> . (Comptes rendus, t. LVIII, 1864, pp. 561-562.)		
24	A. LEREBoullet, <i>Nouvelles recherches sur la formation des premières cellules embryonnaires</i> . (Ann. des sc. natur. (5), zool., II, 1864, pp. 5-41, pl. I.)	Brochet, Perche, Truite, Saumon, Meunier. (<i>Leuciscus dobula</i> .)	
25	JEFFRIES WYMAN, <i>Observations on the Development of Raja Batis</i> . (Memoirs of the American Academy, vol. IX, pp. 51-44.) — Analysé dans Henle's Zeitschr. — Entwick.-Theil. v. W. Keferstein, 1864, S. 229.	<i>Raja batis</i> .	
26	S. STRICKER, <i>Untersuchungen über die Entwicklung der Bachforelle</i> . (Wiener. Sitzgber., Bd LI, II. Abth., S. 546-554, mit 2 Tafeln.) Vorgelegt in den Sitzung am 11 Mai, 1863.	<i>Trutta fario</i> .	
27	STEENSTRUP, <i>Developpement du Blennius viviparus</i> . (Archiv. des sc. Bibl. univers., 24-1865, p. 160.)	<i>Blennius viviparus</i> .	
28	W. H. RANSOM, <i>On the Conditions of the protoplasmic Movements in the Eggs of osseous Fishes</i> . — A Paper read at the Physiological section of the British Association, Nottingham Meeting, 1866 (The Journal of Anatomy and Physiology, may, 1867, n ^o 11, pp. 257-245, plate. XI)	<i>Gasterosteus?</i> <i>Esox lucius</i> .	

Nos.	TITRES DES OUVRAGES.	ESPÈCES OBSERVÉES.	Remarques.
29	W. H. RANSOM, <i>On the Structure and Growth of the Ovarian ovum in Gasterosteus leiurus</i> (Quart. Journ. of Microsc. Sc. (n° 1), VII, Jan. 1867, pp. 1-4, pl. I.)	<i>Gasterosteus leiurus.</i>	
30	W. H. RANSOM, <i>Observations on the Ovum of osseous Fishes.</i> (Philosophical Transactions, vol. 157, part. II, 1867, pp. 451-501, pl. XV-XVIII.) — Communicated by Dr Sharpey; received Juni 21, read Juni 21, 1866.	<i>Gasterosteus leiurus</i> et <i>G. pungitius</i> ; <i>Esox lucius</i> ; <i>Trutta fario</i> ; <i>Salmo solar</i> ; <i>Thymallus vulgaris</i> ; <i>Perca fluviatilis</i> ; <i>Cottus gobio</i> ; <i>Cyprinus gobio</i> ; <i>Leuciscus phoxinus</i> ; <i>Leuciscus cephalus.</i>	L'auteur, dans une courte relation, avait communiqué les principaux résultats de ses recherches, à la <i>Royal Society</i> , en novembre 1854.
31	ALEXANDER ROSENBERG, <i>Untersuchungen über die Entwicklung der Teleostier-Niere.</i> Dorpat, 1867. — Inaugural-Dissertation.		
32	S. L. SCHENK, <i>Zur Entwicklungsgeschichte des Auges der Fische.</i> (Aus dem IV Bd. d. Sitzb. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien, III Abth., April-Heft, Jahrg. 1867, 8°, 12 S., 2 Taf.) — Vorgelegt in der Sitzung von 21 März 1867.		
33	LIONEL BEALE, <i>On the Germinal Matter of the ovarian Ova of the Stickleback.</i> (Transactions of the Royal Microscopical Society, pp. 85-86, pl. VII, dans le Quarterly Journal of Microscopical Science, N. S., n° XXVII, July, 1867.)	<i>Gasterosteus</i> (?).	
34	A. KOWALEVSKY, <i>Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus.</i> (Mémoires de l'Acad. impér. des sc. de St-Petersbourg, VII série, t. XI, n° 4, 1867, avec trois planches.) Lu le 20 déc. 1866.	<i>Amphioxus lanceolatus.</i>	
35	C. KUPFER, <i>Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische.</i> (M. Schultze's Archiv f. Mikr. Anatomie, Bd IV, S. 209, Taf. XVI, XVII u. XVIII; 1868.)	<i>Gasterosteus aculeatus</i> ; <i>Spinachia vulgaris</i> ; <i>Gobius minutus</i> ; <i>G. niger</i> ; <i>Perca fluviatilis</i> ; œufs de <i>Platessa vulgaris</i> fécondés avec sperme de <i>Platessa flesus.</i>	
36	RIENECK, <i>Ueber die Schichtung des Forellenkeims.</i> Aus dem Institute für experimentelle Pathologie der Wiener Univ. (Max Schultze's Archiv, Bd V, S. 356-366, Taf. XXI, Fig. 1-2; 1869.)	<i>Trutta fario.</i>	
37	A. KOWALEVSKY, PH. OWSJANNIKOW u. N. WAGNER, <i>Die Entwicklungsgeschichte der Störe.</i> — Communication préalable insérée dans le Bulet. de l'Acad. Imp. de St-Petersbourg, t. XIV, pp. 517-525 et dans les Mélanges biologiques tirés du Bulletin, etc., t. VII, liv. 2, pp. 171-185, 17/29 juin 1869.	Toujours les œufs de l' <i>Acipenser ruthenus</i> fécondés avec le sperme d' <i>Acipenser schypa</i> , <i>A. stellatus</i> et <i>A. sturio</i> , se développent parfaitement.	
38	PH. OWSJANNIKOW, <i>Die Entwicklungsgeschichte der Flussneunaugen (Petromyzon fluviatilis).</i> — Communication préalable insérée dans le Bulet. de l'Ac. Imp. de St-Petersbourg, t. XIV, pp. 525-529, et dans les Mélanges biologiques, t. VII, liv. 2, pp. 184-189, 17/29, 1869.	<i>Petromyzon fluviatilis.</i>	

N ^o .	TITRES DES OUVRAGES.	ESPÈCES OBSERVÉES.	Remarques.
59	E. B. TRUMAN, <i>Observations on the Development of the Ovum of the Pike.</i> (The Monthly Microscopical Journal, Oct. 1, 1869, n ^o 10, Plates XXVIII, XXIX and upper half of XXX.)	<i>Esox lucius.</i>	
40	ALEXANDER GÖTTE, <i>Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere.</i> — Vorläufige Mittheilung in Ctblt f. medic. Wissensch., 1869, n ^o 56, S. 405.	<i>Trutta fario.</i>	
41	JOSEPH OELLACHER, <i>Beiträge zur Geschichte des Keimbläschens im Wirbelthiere.</i> (Schulze's Archiv, Bd VIII, S. 1-27, Taf. 1, Nov. 1871.)	<i>Trutta fario.</i>	
42	E. KLEIN, <i>Researches on the First Stages of the Development of common Trout (Salmo fario).</i> (The Monthly Micr. Journal, May 1, 1872, pp. 192-196, Plates XVI and XVII. — Read before the Roy. micr. Soc., March 6, 1872.)	<i>Trutta fario.</i>	
43	JOSEF OELLACHER, <i>Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforelleneie.</i> (Separat Abdruck aus Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd XXII, Heft 4, I u. II Capit., mit 2 Taf. (XXXII u. XXXIII), 1872.)	<i>Trutta fario.</i>	
44	JOSEF OELLACHER, <i>Beiträge, etc., Cap. III u. IV, mit 4 Tafeln.</i> (Ebenda, Bd XXIII, Heft 1; 1872.)	<i>Trutta fario.</i>	Une communication préalable sur les sujets traités dans ces chapitres a été lue par l'auteur à la réunion des naturalistes et des médecins à Insbruck, le 26 juin 1872.
45	CH. VAN BAMBEKE, <i>Premiers effets de la fécondation sur les œufs des poissons; sur l'origine et la signification du feuillet muqueux ou glandulaire chez les poissons osseux.</i> — Note présentée par M. de Quatrefoies, à la séance du lundi 15 avril 1872 de l'Ac. des sc. de Paris. (Comptes rendus, t. LXXIV, n ^o 16)	Principalement le <i>Leuciscus rutilus.</i>	
46	CARL WEIL, <i>Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Knochenfische.</i> (Aus dem LXV Bd der Sitzb. der K. Akad. der Wissensch., III Abth., April-Heft, Jahrg. 1872. — Separat-Abdr., 2 Taf.) Vorgelegt in der Sitzung am 25 april 1872.	<i>Trutta fario.</i>	
47	Z. GERBE, <i>Recherches sur la segmentation de la cicatricule et la formation des produits adventifs de l'œuf des Plagiostomes et particulièrement des Raies.</i> (Journal de l'Anat. et de la Physiol., 1872, pp. 609-616, pl. XX-XXII.)		
48	WILHELM HIS, <i>Untersuchungen über das Ei und die Eientwicklung bei Knochenfischen :</i> I. Ueber das reife Ei von Knochenfischen, besonders über dasjenige einiger Salmoniden. II. Beobachtungen an den Eierstöcken einiger Knochenfische, in-4 ^o , mit 4 Taf. Leipzig. 1875.	<i>Trutta Salar ; T. fario ; Thymallus vulgaris.</i>	<i>Esox lucius</i> et plusieurs espèces de Cyprinoides.

N ^{os} .	TITRES DES OUVRAGES.	ESPÈCES OBSERVÉES.	Remarques.
49	PR. OWSJANNIKOW, <i>Ueber die ersten Vorgänge der Entwicklung in den Eiern des Coregonus lavaretus.</i> (Bullet. de l'Ac. Imp. des sc. de St-Petersbourg, t. XIX, n ^o 2, pp. 225-235, avec une planche; Melanges biologiques, t. IX, pp. 198-212, 7/19 nov. 1872.)	<i>Coregonus lavaretus.</i>	
50	ALEXANDER GÖTTE, <i>Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. — I. Der Keim des Forelencies.</i> (Archiv f. mikr. Anat., Bd IX, Heft 4, S. 679-708, Taf. XXVII, July, 1875.)	<i>Trutta fario.</i>	
51	CH. VAN BAMBEKE, <i>De la présence du noyau de Balbiani dans l'œuf des poissons osseux.</i> — Communication préalable. (Bulletin de la Soc. de méd. de Gand, 1872, vol. XL, p. 552; 2 septembre.)		
52	BALBIANI, <i>Sur la cellule embryogène de l'œuf des poissons osseux.</i> (Comptes rendus des séances de l'Acad. des sc., 1875, t. LXXVII, n ^o 25, 8 déc., pp. 1572-1577.)		
55	F. M. BALFOUR, <i>A preliminary Account of the Development of the Elasmobranch Fishes.</i> (Quarterly Journ. of Micr. Sc. (N. S.), n ^o LVI, October, 1874, pp. 525-564, with Plates XIII-XV.) Read in section D, at the Meeting of the British Association at Belfort.	<i>Mustelus</i> (espèce? ovipare); <i>Scyllium</i> (2 à 5 espèces)? <i>Scyllium stellare</i> ; <i>Torpedo</i> .	

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I.

FIG. 1-11. — Modifications de l'œuf de la Tanche (*Tinca vulgaris*) après ponte et non fécondé. — Les figures 1 à 6 représentent ces modifications d'un œuf observé en juin; les figures 7-11 sont faites d'après des œufs observés en juillet. — Dans les figures 5 et 7, l'œuf est vu par le pôle supérieur; dans les autres figures, les œufs sont vus de profil.

c, capsule ovulaire.
d, disque germinatif.
v, globe vitellin.

FIG. 12-14. — OEufs de Lote (*Lota vulgaris*) après ponte et non fécondés.

c, capsule ovulaire.
d, disque germinatif.
v, globe vitellin.
g, h, gouttelette réfringente centrale.

FIG. 15. — Coupe transverse du milieu de la région dorsale d'un embryon de l'âge de celui représenté planche II, figure 18.

m, e, membrane enveloppante.
c, m, cordon médullaire.
c, d, corde dorsale.
b, p, bourrelet périphérique.
e, i, noyaux et cellules de la couche intermédiaire.
gl, v, globe vitellin avec ses vacuoles ayant contenu des gouttelettes adipeuses.

FIG. 16. — Coupe transverse du milieu de la région dorsale d'un embryon intermédiaire entre ceux représentés figures 18 et 19, planche II. — *Hrtn.*, s. 7, ac. 1-2. Les lettres représentent les mêmes objets que dans la figure qui précède.

PLANCHE II.

FIG. 1-19. — Représentent diverses phases de développement du Gardon commun (*Leuciscus rutilus*), d'après l'œuf vivant.

Fig. 1-5. — Segmentation du disque prolifère.

Fig. 6. — Fin de la segmentation.

Fig. 7. — Première indication du bourrelet blastodermique.

Fig. 8. — Blastoderme commençant à envahir le globe vitellin.

Fig. 9. — Aire et bordure embryonnaires; étranglement plus considérable du globe vitellin par le bourrelet; premier indice de l'écusson embryonnaire.

Fig. 10. — Coupe méridionale optique du même œuf.

Fig. 11. — Le blastoderme entoure complètement le globe vitellin; on distingue en bas le trou vitellaire, à gauche la saillie céphalique.

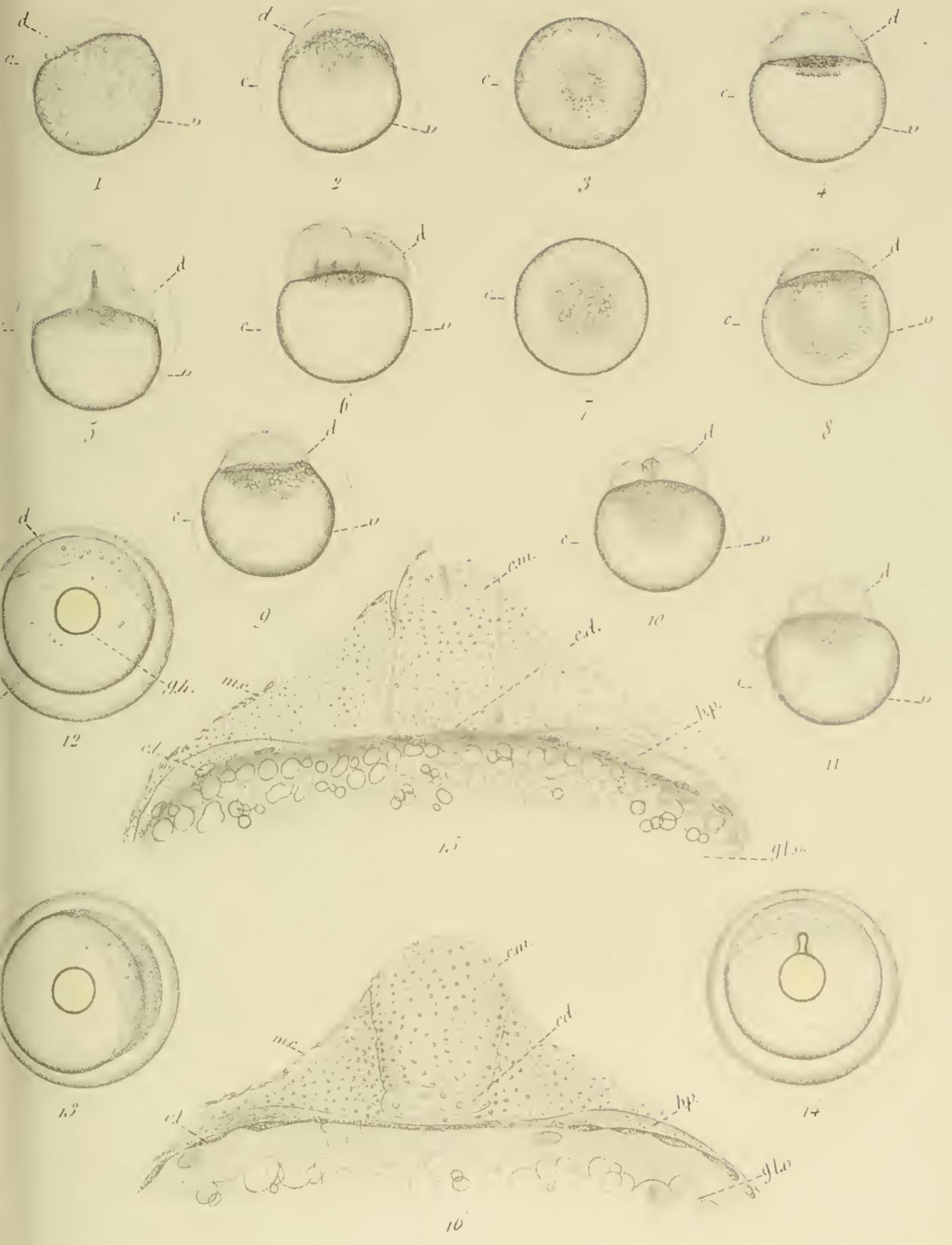
Fig. 12. — Sillon dorsal; section transversale optique.

Fig. 13. — OEuf vu par la face dorsale; cordon axile paraissant occuper toute l'épaisseur du blastoderme.

- Fig. 14. — Même œuf vu de profil; bourrelets dorsaux.
 Fig. 15. — Même œuf un peu plus tard (surface dorsale, extrémité postérieure regardant en haut).
 Fig. 16. -- Section transversale optique du même œuf; on distingue, dans le blastoderme, une couche supérieure (membrane enveloppante et feuillet sensoriel) et une couche inférieure (feuillet moyen) présentant, à sa partie moyenne, la corde dorsale.
 Fig. 17. — Cordon médullaire (extrémité céphalique); carène dorsale.
 Fig. 18. — Embryon plus âgé vu latéralement. Vésicule oculaire — carène — vertèbres primitives — péricarde (?).
 Fig. 19. — Embryon plus âgé. — Inférieurement vésicule allantoïde (?) Kupffer.
 FIG. 20. — OEuf de *Scardinius Erythrophthalmus* (?). Le blastoderme entoure complètement la vessie vitellaire; l'aire embryonnaire existe, et, sur cette aire, vue par sa surface dorsale, on distingue le cordon axile sous forme d'une trainée granuleuse.

PLANCHE III.

- FIG. 1. — Coupe méridionale d'un œuf de *Leuciscus rutilus*, environ de l'âge de celui représenté figure 6, planche II. — Hrtn., ch. cl. s. 4, t. r.
bl, cellules provenant de la segmentation du disque.
c, s, cavité de la segmentation.
b, p, bourrelet périphérique de la couche intermédiaire. A droite, le germe segmenté s'est un peu détaché de ce bourrelet.
gl, v, globe vitellin avec ses vacuoles ayant contenu des gouttelettes grasses (?) et ses corps granules.
 FIG. 2. — Autre coupe faite dans les mêmes conditions. Les lettres indiquent les mêmes objets que dans la précédente figure.
 FIG. 3. — Fragment d'une semblable coupe plus fortement grossi. — Hrtn. ch. cl. s. 7, t. r.
 FIG. 4. — Coupe méridionale d'un œuf de *L. rutilus*, environ de l'âge de celui représenté figure 9, planche II. — Ch. cl. s. 4, t. r.
bl, blastoderme. — Les autres lettres comme dans les figures qui précèdent.
 FIG. 5. — Fragment d'un œuf un peu plus âgé du même animal. — Hrtn. ch. cl. s. 7, t. r.
c, l, couche intermédiaire.
 FIG. 6. — Fragment d'un œuf un peu plus âgé. Mêmes conditions.
 FIG. 7. -- Fragment d'œuf (*L. rutilus*), environ de l'âge de celui représenté figure 14, planche II. Coupe mérid. — Hrtn. ch. cl. s. 7, t. r.
m, e, membrane enveloppante.
 FIG. 8. — Fragment de la région abdominale du même œuf.
m, e, membrane enveloppante.
f, s, feuillet sensoriel.
f, m, — moyen.
c, l, -- muqueux.







1



2



3



4



5



6



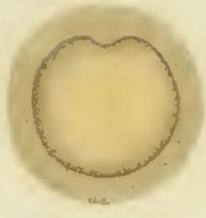
7



8



9



10



11



12



13



14



15



16



17



18



19



20

at 20th 11 17

