

RECHERCHES SUR LA STRUCTURE
ET LE
DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL REPRODUCTEUR
FEMELLE DES TÉLÉOSTÉENS;

PAR

Jules MAC LEOD,

Docteur en sciences naturelles, préparateur à l'Université de Gand.

Travail commencé à la station zoologique de Naples et achevé au laboratoire d'histologie
de l'Université de Gand.

INTRODUCTION.

L'appareil reproducteur femelle des Téléostéens a déjà été l'objet d'un grand nombre de travaux. Nous possédons, au sujet de la forme extérieure et de la position des ovaires, de leur structure interne si variable, de la disposition des conduits évacuateurs des œufs, etc., des données nombreuses. Dans ces derniers temps, plusieurs auteurs ont éclairci la plupart des points relatifs à la structure histologique de ces organes ; mais le côté embryologique de la question a été presque complètement négligé ; on ne possède que quelques observations très restreintes et incomplètes à ce sujet.

En entreprenant les recherches que nous publions aujourd'hui, nous avons eu surtout pour but de combler cette lacune. Nous avons été conduit à nous occuper également de la structure des organes adultes, et nous avons trouvé ça et là quelques détails non encore signalés jusqu'à présent.

Nous n'avons pas la prétention de donner ici une bibliographie de la question. Il ne sera cependant pas inutile de faire précéder l'exposé de nos propres recherches de l'indication des principaux travaux publiés précédemment.

Dès la fin du siècle dernier, nous trouvons dans les recherches de *Cavolini* (1) (*) quelques données sur la forme, les rapports et la vascularisation des organes qui nous occupent. A ces travaux, remarquables pour leur époque, succèdent les incomparables recherches de *Rathke* (2), qu'aujourd'hui encore l'on consulte avec fruit. Cet auteur nous donne des descriptions devenues classiques de l'appareil génital d'une foule de poissons ; nous lui devons encore la description du canal déférent du testicule et la découverte du canal ovarique.

Les publications de *Rathke* sont suivies de quelques travaux moins importants, mais renfermant encore des données intéressantes. *Treviranus* (3), *Cuvier* et *Valenciennes* (4), *Johan Müller* (5), *Prévost* (6) viennent enrichir nos connaissances en apportant chacun quelque fait nouveau.

C. Vogt (7) nous fournit une description de l'appareil reproductive du Saumon qui renferme plusieurs points intéressants et inconnus avant lui.

Nous ne citerons ici que pour mémoire les publications de *Owen* (8) et de *Cuvier* (9) qui ne font guère progresser la question.

Hyrtl (10) a étendu ses observations à un grand nombre d'espèces ; c'est l'auteur qui, avec *Rathke*, a contribué le plus à augmenter la somme de nos connaissances sur l'appareil génital des poissons.

Pour suivre l'ordre chronologique il nous faut citer à présent *Costa* (11), qui eut l'occasion d'examiner un certain nombre de formes rares ; *Lereboullet* (12) ; *Siebold* et *Stannius* (13), dont le *Traité d'anatomie comparée* renferme une révision des travaux antérieurs, et enfin *Martin S^e-Ange* (14).

(*) Les numéros placés entre parenthèses à côté des noms d'auteur renvoient à une liste placée à la fin de ce travail.

Les travaux de *Leydig* (16), *Vogt* et *Pappenheim* (17), *Waldeyer* (18) et *His* (19), renferment de nombreuses données qui sont surtout du domaine de l'histologie. Nous aurons à revenir plus loin sur les recherches de ces auteurs.

Dufossé (15) décrivit pour la première fois d'une manière exacte et détaillée l'appareil reproducteur hermaphrodite des *Serrans*.

Les derniers travaux publiés sur la question sont ceux de *Brock* (21a et 21b).

Dans un premier travail, l'auteur nous communique les résultats qui lui ont été fournis par l'étude d'un très grand nombre de formes différentes (cinquante-sept espèces, se répartissant entre quarante-quatre genres différents). Il propose une classification des diverses formes d'ovaire connues jusqu'ici (voir plus loin). Il s'occupe également des enveloppes de l'œuf, de la composition de la paroi du follicule, de l'épithélium germinatif, de l'ovogenèse, de la structure du pondoïr chez le *Rhodeus amarus* et le *Serranus hepatus*, enfin de l'hermaphrodisme et des glandes hermaphrodites chez les *Serranus*, le *Chrysophrys aurata*, etc.

Le second travail de *Brock* est plus particulièrement consacré à l'étude de l'appareil reproducteur des Murénoïdes. Il examine les organes femelles chez *Muraena helena*, *Ophichthys serpens*, *Myrus vulgaris*, *Anguilla vulgaris*, etc. Cet ouvrage contient une partie générale des plus intéressantes, sur laquelle nous aurons à revenir plus loin.

Dans le présent travail nous nous occuperons d'abord de la structure de l'appareil femelle des Téléostéens à l'état adulte. Nous passerons en revue les diverses formes d'ovaire qui ont été décrites jusqu'ici, et nous examinerons les rapports entre la glande et ses voies d'évacuation. Dans le premier chapitre, nous n'aurons que peu de données nouvelles à enregistrer ; ce n'est que dans quelques cas relativement rares que nous pourrons ajouter quelque chose aux travaux si nombreux des auteurs qui nous ont précédé.

Dans un second chapitre, nous ferons l'exposé de nos

recherches embryogéniques : nous avons pu suivre le développement des glandes génitales depuis leur origine jusqu'au moment où leur forme définitive se trouve ébauchée.

Nous terminerons enfin par quelques considérations générales. Nous passerons en revue les diverses manières de voir qui ont été exprimées jusqu'ici au sujet de l'interprétation des organes qui nous occupent, et nous examinerons comment nos propres observations peuvent servir à confirmer ou à infirmer les idées précédemment émises.

CHAPITRE PREMIER.

DE LA STRUCTURE DE L'APPAREIL REPRODUCTEUR DES TÉLÉOSTÉENS CHEZ L'ADULTE.

L'appareil reproducteur femelle des poissons osseux offre une très grande variété de forme et de structure, mais tous les états sous lesquels il se présente, quoique différents par les détails, peuvent se rattacher aisément à deux formes fondamentales.

I. — La première forme, celle que nous considérons avec Brock, Gegenbaur et Bridge (22), et contrairement à l'opinion de Balfour (*) et de Waldeyer (18) comme représentant l'état le plus inférieur, se rencontre chez les Salmonides et les Murénoïdes. Chez l'Anguille, par exemple, chaque ovaire est formé d'une bandelette suspendue dans la cavité péritonéale, à côté de la colonne vertébrale. La face interne de cette bandelette, celle qui est tournée du côté de la ligne médiane est lisse, recouverte d'un endothélium, et ne présente pas de trace d'épithélium germinatif. Cette face a reçu le nom de *face vasculaire* (*Blutgefäßseite*). La face externe est couverte de lamelles qui portent à leur

(*) BALFOUR, *loc. cit.*, p. 580 (22).

surface un épithélium sexuel, et renferment les ovules dans leur épaisseur. C'est la *face germinative* (*Keimseite*) (*).

Il n'existe pas d'oviducte proprement dit. Les œufs mûrs tombent dans la cavité abdominale et sont conduits au dehors par un *pore* spécial, situé entre l'anus en avant et l'orifice urinaire en arrière.

L'appareil femelle des autres Murénoïdes et des Salmonidés diffère de celui des Anguilles par quelques caractères secondaires, tels que le développement variable et même l'absence totale de lamelles sur la face germinative, etc.

Mais chez tous, « les ovaires sont deux lames suspendues à la face dorsale de la cavité du corps, possédant une face médiale vasculaire et une face externe germinative, et dépourvues de canaux excréteurs. Les œufs sont évacués par un pore péritonéal situé comme il a été dit. »

II. — La seconde forme se rencontre chez tous les autres poissons osseux. Les ovaires occupent ici la même position que dans le premier type. Ils sont en effet situés dans la cavité abdominale, et suspendus de chaque côté du mésentère ; mais au lieu d'avoir la forme de lames ou de bandelettes, ils ont, au contraire, celle de tubes creux. La face externe de la paroi de ces tubes est recouverte d'un endothélium ; nous pouvons la comparer avec Brock (sous certaines réserves cependant) à la face vasculaire de l'ovaire de l'Anguille. La face interne porte, au contraire, l'épithélium germinatif, mais celui-ci ainsi que les ovules qui en dérivent présentent la distribution la plus variée (voir plus loin). Cette face peut être comparée à la face externe ou germinative de l'ovaire de l'Anguille.

Le tube qui constitue l'ovaire se rétrécit considérablement en arrière, il finit par constituer un canal évacuateur, un oviducte.

(*) Nous ne pouvons mieux faire comprendre l'aspect de cet organe qu'en rappelant l'expression de Rathke (*Archiv für Naturgesch.* 1838, p. 299) qui compare l'ovaire de l'anguille à une fraise. Pour plus de détails destinés à compléter la description purement schématique que nous donnons ici, voir Rathke et Brock (21b).

L'oviducte droit et l'oviducte gauche se réunissent d'ordinaire sur la ligne médiane après un certain trajet, et le canal commun ainsi formé va aboutir à un pore situé entre l'anus et l'orifice urinaire. Les œufs qui se détachent de la face interne du tube ovarique tombent dans la cavité de celui-ci, et sont évacués au dehors par l'oviducte.

Cette forme se distingue donc de la première par les caractères suivants : 1^o L'ovaire a la forme d'un tube (et non celle d'une lame ou bandelette), 2^o les œufs tombent dans la cavité de l'ovaire (et non dans la cavité générale du corps) ; 3^o les œufs sont conduits directement à l'extérieur par un prolongement tubuliforme de l'ovaire.

L'ovaire que nous venons de décrire schématiquement présente un très grand nombre de variétés, qui résultent principalement du mode d'arrangement de l'épithélium germinatif et des ovules sur la face interne du tube ovarique.

Cette surface est presque toujours (à une exception près) considérablement accrue par la présence de replis ou *lamelles* (fig. 6) semblables à celles que nous avons trouvées sur la face externe de l'ovaire de l'Anguille. La surface de ces lamelles est, en tout ou en partie, occupée par l'épithélium germinatif; les follicules ovariens sont situés dans leur épaisseur.

Il se peut que toute la surface interne du tube ovarique soit recouverte de lamelles de ce genre. En ce cas la cavité de l'ovaire ou *canal ovarique* est *central* (Brock 21a); il est environné de toutes parts par des œufs. D'autres fois il arrive qu'une partie seulement de la face interne de l'ovaire est munie de lamelles. Une autre partie plus ou moins étendue est dépourvue de productions de ce genre, ne produit pas d'œufs, mais est, au contraire, recouverte par un épithélium cilié dont la découverte est due à Leydig (16). En ce cas le *canal ovarique* est *lateral*. La disposition des lamelles ovariennes est d'ailleurs on ne peut plus variable : elles peuvent être transversales, longitudinales, enroulées, etc.

Nous empruntons le tableau suivant à Brock (21a) : on y trouvera décrites en résumé et classées les diverses variétés d'ovaire

qu'on a trouvées jusqu'ici. On remarquera que nous avons fait subir au tableau de Brock quelques modifications, qui ne portent d'ailleurs que sur des détails secondaires.

1. — La surface productrice des œufs est restreinte à une petite partie de la surface interne de l'ovaire, ou constitue une duplicature de celle-ci qui n'y est réunie que par une strie étroite.

SCORPOENA SCROPHIA, *Lepadogaster biciliatus*.

OPHIDIUM BARBATUM.

I.

2. — La plus grande partie de la surface de l'ovaire produit des œufs.

- a. — Les œufs naissent dans des protubérances irrégulières de la paroi.

Blennius viviparus.

II.

- b. — Les œufs apparaissent dans des duplicatures de la paroi ayant la forme de lamelles distinctes.

1. — Les lamelles sont parallèles au grand axe de l'organe.

- α. Canal ovarique central.

SARGUS ANNULARIS, *Pagellus erythrinus*, *Chrysophys aurata*, *SERRANUS*, *Scomber scomber*, *Zeus faber*, *Mullus sp.*? *Sciaena remosa*, *Caranx trachurus*, *Gadus barbatus*, *Belone acus*, *Blennius sanguinolentus*.

III.

- β. Canal ovarique latéral.

BOX SALPA.

IV.

2. — Lamelles parallèles à l'axe transversal de l'ovaire.

- α. Canal ovarique central.

Perca fluviatilis, *Lucioperca sandra*, *Cepola rubescens*, *Uranoscopus scaber*, *GOBIUS NIGER*, *Alosa finta*, *Clupea harengus*.

V.

- β. Canal ovarique latéral.

CYPRINOÏDES, *ESOCES*, *TRIGLA*, *Atherina*.

VI.

3. — Surface productrice des œufs localisée sur la crête d'une ou deux lamelles seulement; l'une de celle-ci enroulée.

VII.

LOPHOBRANCHES (*).

VIII.

OBSERVATIONS. I. — Parmi les espèces appartenant à la

(*) Les noms en petites majuscules dans le tableau ci-dessus sont ceux des espèces que nous avons examinées nous-même.

première forme, nous avons examiné l'*Ophidium barbatum* et le *Scorpæna scropha*. L'ovaire de ces deux formes nous a paru construit presque identiquement. Nous donnerons donc une description commune pour les deux.

La figure 1^{re} représente une coupe transversale de l'ovaire d'un JEUNE *Scorpæna scropha* (de 4-5 cent. de long). Comme on le voit, la surface externe de l'organe présente une échancreure, une espèce de hile; mais, chose remarquable, le mesovarium n'est pas inséré au niveau de ce point, mais à une certaine distance de celui-ci. Les œufs sont portés par quelques lamelles parallèles au grand axe de l'organe, et insérées sur une saillie conjonctive, une espèce d'épaississement de la paroi de celui-ci. Cet épaississement est formé de tissu connectif; il renferme de larges lacunes et envoie des prolongements dans l'axe de la plupart des lamelles. A côté de faisceaux de fibres qui se comportent de cette manière, et que l'on pourrait appeler *fibres rayonnantes*, il y a des faisceaux longitudinaux, dont on aperçoit la coupe transversale sur notre figure.

Chez les jeunes exemplaires, ces lamelles sont entièrement distinctes, mais plus tard elles se soudent par leurs extrémités, et ne restent indépendantes qu'à leur base. Notre figure 1^{re} représente un ovaire arrivé à ce stade de son développement. Chez l'adulte, les lamelles sont toutes confondues en une masse unique. Elles se sont soudées entièrement les unes aux autres, et il n'est plus possible de démêler la structure primitive (*).

Comme on le voit aisément, cet organe n'est autre chose qu'un ovaire à canal latéral énormément développé.

La surface des lamelles est recouverte d'un épithélium germinal : tout le reste du canal ovarique est tapissé par une couche de cellules ciliées. Ces derniers éléments sont surtout développés

(*) Rathke a comparé cet ovaire à celui de la *Sepia*. On pourrait aussi le comparer à la glande génitale de certains mammifères. L'ovaire de l'Hermine, par exemple (*Arch. de Biol.*, I, pl. IX, fig. 18), ressemble singulièrement à celui que nous venons de décrire. (En se contentant d'une comparaison superficielle, bien entendu.)

sur les parties latérales du noyau conjonctif qui sert de base aux lamelles ovigères. De là on voit cet épithélium se mettre en continuité avec les éléments qui recouvrent ces lamelles, et d'autre part on remarque que les cellules vont en s'abaissant graduellement et s'approchent de plus en plus de la forme pavimenteuse à mesure qu'on s'écarte du hile de l'organe (fig. 5).

Chez l'*Ophidium barbatum*, on trouve un épithélium du même genre dans le fond des sillons qui séparent les lamelles ovariennes les unes des autres (correspondant au point *l'* de notre figure 4^{re}). Cet épithélium est formé de cellules cylindriques qui atteignent leur maximum de hauteur dans le fond du sillon, et vont en décroissant, à mesure qu'on s'éloigne de ce point, pour passer à l'état d'épithélium ovarique recouvrant la plus grande partie de la surface des lamelles.

IV. — Chez le *Box Salpa*, du moins chez les deux exemplaires que nous avons examinés (fig. 6), le canal ovarique est latéral. Cette espèce est placée par Brock dans le groupe III, comme ayant un canal central.

VII. — L'ovaire des Lophobranches est rangé par Brock dans le groupe II, à côté du *Blennius viviparus*. L'étude que nous avons faite de cet ovaire, nous force à lui donner une autre place dans la classification, et même à l'éloigner de tous les ovaires de Téléostéens connus jusqu'ici (*).

L'ovaire de l'*Hippocampus brevirostris* se compose d'une plaque enroulée sur elle-même autour de son grand axe, absolument comme une feuille de papier dont on aurait fait un rouleau (fig. 9). Sur une coupe transversale, un tel ovaire se présente comme une spirale ou volute. L'épithélium germinatif est localisé sur les bords de cette lame, et dans son voisinage immédiat se rencontrent les jeunes ovules. A mesure que l'on s'éloigne de ces bords, les dimensions des ovules vont en s'accroissant

(*) Voir notre communication sur ce sujet dans les *Bull. de l'Acad. royale de Belg.*, 1881, t. I, n° 4.

avec une assez grande régularité, de telle sorte que le milieu de la lame est occupé par les ovules les plus grands et les plus rapprochés de leur maturité.

Une comparaison rendra mieux compte de l'aspect d'une coupe transversale de cet organe : on croit avoir sous les yeux deux tubes ovigères d'un articulé, contenant des œufs placés à la file d'après leur état de développement, et soudés bout à bout par leurs extrémités les plus larges, contenant les ovules les plus grands, tout le système étant enroulé sur lui-même comme une Trichine enkystée. Cette comparaison est d'autant plus juste que la lame ovarique est mince, et ne contient d'ordinaire qu'une seule rangée d'ovules.

L'ovaire tout entier est contenu dans une capsule relativement épaisse, et il y est orienté de telle sorte qu'un de ses bords libres correspond à peu près à l'insertion du mesovarium, tandis que l'autre occupe sensiblement l'axe de l'organe.

Une partie de la surface interne de la capsule est libre : il existe ainsi un *canal ovarique latéral*. D'autre part, les divers tours de spire sont indépendants les uns des autres, sauf en un point. La lame ovarique en effet, après avoir décrit un peu plus d'une circonvolution, se soude à elle-même sur un espace très court (s dans la fig. 9). De cette manière le canal primitif est secondairement divisé en deux parties : une partie *latérale* à peu près triangulaire, et une partie *centrale* au sein de laquelle la lame ovarique continue à s'enrouler librement.

Comme on le voit, l'ovaire de l'Hippocampe s'écarte assez profondément de celui des autres poissons osseux. On peut cependant le rattacher à la forme ordinaire en le considérant comme un ovaire à *canal latéral*, muni seulement de deux *lamelles parallèles à l'axe de l'organe*, l'épithélium germinatif étant localisé à l'extrémité de ces lamelles (*).

Chacune de ces couches germinatives est le point de départ de la formation d'ovules, mais cette fonction semble surtout

(*) On remarquera que cette interprétation diffère notablement de celle que nous avons donnée dans notre communication préliminaire citée plus haut.

dévolue à la lamelle enroulée. Les jeunes follicules prennent naissance à la partie interne des portions germinatives, et chaque nouveau follicule pousse devant lui ceux qui sont déjà formés, de sorte qu'ils constituent une chaîne de follicules, dont les plus développés sont les plus éloignés de la couche germinative.

Comme tout cela se passe à l'intérieur de la capsule enveloppante qui s'oppose dans une large mesure à la dilatation de l'organe, l'ovaire est forcé de prendre la forme enroulée pour pouvoir se développer.

L'ovaire du *Syngnathus acus* aussi bien que celui du *Siphonostomum Rondelettii*, présente une disposition qui est au fond la même que celle de l'ovaire de l'Hippocampe. Ils sont formés par une plaque enroulée à l'intérieur d'une capsule, mais l'épithélium germinatif est localisé à l'une des extrémités de la lame, tandis que l'autre extrémité est fortement renflée et contient les œufs mûrs (*).

Cet organe (fig. 10), peut être comparé à un ovaire à canal ovarique latéral, et à une seule lamelle longitudinale. L'enroulement ou mieux le plissement de celle-ci est due à la cause que nous avons déjà indiquée chez l'Hippocampe. Cette lamelle unique est très probablement homologue de la lamelle la plus développée et enroulée que nous avons vue chez l'Hippocampe, tandis que la plus petite lamelle de l'ovaire de cet animal se serait perdue chez le Syngnathe.

Nous croyons pouvoir généraliser ces observations faites chez trois genres, et dire que « chez les Lophobranches l'ovaire est caractérisé par ce fait que la couche germinative est localisée, sur la crête d'une ou de deux lamelles ovariques longitudinales, d'où résulte un enroulement de ces lamelles. »

Comme on le voit par cette description, la localisation de l'épithélium germinatif s'est faite au plus haut degré chez les Lophobranches.

On trouve chez les Téléostéens des degrés divers d'une localisation de ce genre :

(*) Il y a presque toujours deux rangées longitudinales d'œufs mûrs dans chaque ovaire.

Chez ceux qui ont un ovaire à *canal ovarique central*, toute la surface interne du tube ovarique produit des ovules (figure schématique 11). Une première différenciation consiste en ce qu'*une partie* de cette surface produit seule des œufs, la partie restante étant recouverte d'un épithélium ciliaire; on observe alors un *canal ovarique latéral* (fig. 12-13).

Chez l'*Ophidium barbatum*, nous avons vu que l'extrémité libre des lamelles porte seule l'épithélium germinatif, leur base et les sillons qui les séparent portant un épithélium cilié (fig. 14).

Une portion encore bien plus petite des lamelles est le siège de la formation des ovules chez les Lophobranches. La crête des lamelles constitue seule la couche germinative (fig. 15 et 16).

D'autres vertébrés offrent souvent des exemples d'une localisation semblable des cellules génitales sur une partie de la surface de l'ovaire seulement. Les Reptiles, entre autres, présentent de nombreux exemples de faits de ce genre. Chez les Sauriens, par exemple, l'ovaire ou, pour parler plus exactement, l'ébauche de la glaude sexuelle commence par être recouverte toute entière par l'épithélium germinatif. Avec les progrès du développement, cet épithélium se concentre sur les parties latérales de l'organe, et reprend sur le milieu le caractère sérieux, comme sur le reste du péritoine.

Leydig (24) a déjà signalé ce fait chez les Lézards. Braun (25) a observé embryologiquement cette particularité chez l'Orvet. Une disposition du même genre s'observe chez les Geckos et chez la Couleuvre.

HERMAPHRODISME CHEZ QUELQUES TÉLÉOSTÉENS.

On connaît déjà depuis longtemps des cas d'hermaphrodisme chez les poissons osseux. Dans ces derniers temps, Syrski (20) est venu augmenter considérablement le nombre des espèces chez lesquelles cette particularité se présente.

Brock s'est également occupé de la question. Il a complété la description donnée par Dufossé (15) des organes hermaphrodites des Serrans, et a fait la description de ces organes chez le *Chrysophrys aurata*.

Cet auteur distingue deux types de glandes hermaphrodites chez les Téléostéens.

1. Chez les *Serranus* (fig. 5), le canal ovarique (central) est entouré en partie par des lamelles ovariques, en partie par une

portion testiculaire. En d'autres termes, le testicule se comporte comme s'il était formé d'un certain nombre de lamelles ovariennes modifiées.

2. Chez les *Sparides* (fig. 6), une cloison conjonctive s'est glissée dans le canal ovarique, entre la partie mâle et la partie femelle.

Chez les individus hermaphrodites (tous ne le sont pas) du *Sargus annularis* (fig. 4), le développement relatif des deux parties de la glande est fort variable. Dans l'exemplaire que nous figurons la partie femelle est très petite. Dans d'autres, elle l'emportait de beaucoup sur la partie mâle.

Les glandes hermaphrodites du *Sargus* sont surtout remarquables par ce fait que la limite entre la région mâle et la région femelle est très vague : des canaux séminifères se trouvent mêlés aux follicules de Graaf, et réciproquement on trouve ça et là, et souvent à une assez grande distance du noyau de l'ovaire, des follicules situés au milieu des canalicules séminifères. Mais, ce qui est beaucoup plus remarquable, c'est que l'on rencontre — assez rarement, il est vrai — des ovules placés à l'intérieur de ces canaux (fig. 8).

Au milieu des cellules mères des spermatozoïdes, on trouve parfois une cellule de très grande dimension (*) dont le contenu吸吮 fortement le carmin, et qui est pourvue d'un grand noyau plurinucléolé. Une telle cellule est identique à tous égards à un des ovules relativement déjà avancés contenus dans la partie femelle de la glande. Ces éléments diffèrent nettement des cellules mâles qui lesavoisinent de toutes parts. Leurs dimensions, leur affinité pour les matières colorantes suffisent nettement à les caractériser. On n'observe aucune transition entre ces cellules et les autres éléments contenus dans le canal séminifère.

On a déjà maintes fois appelé l'attention sur la présence d'ovules primordiaux dans ces canalicules. Balbiani (26), von

(*) Une telle cellule mesure d'ordinaire $23-30\mu$, tandis que les plus grands éléments mâles dépassent rarement $8-10\mu$ en diamètre.

Lavalette St-George (27), Max Braun (28) ont décrit dans ces canaux, chez divers vertébrés, de grandes cellules arrondies, qui furent considérées tantôt comme des ovules arrêtés dans leur développement, tantôt comme des œufs mâles destinés à produire des spermatozoïdes.

Chez le *Sargus annularis* aucun doute n'est possible, il s'agit bien ici de véritables *ovules* mélangés aux cellules mâles qui forment le contenu du canalicule séminifère.

Il existe une ressemblance frappante entre cette disposition et celle qui se rencontre chez un certain nombre d'invertébrés hermaphrodites.

Mathias Duval (28) a figuré chez quelques Mollusques gastéropodes des utricules de la glande génitale renfermant des œufs mêlés aux spermatozoïdes : Quelques-unes de ses figures pourraient s'appliquer presque littéralement à nos préparations du *Sargus annularis*.

CHAPITRE SECOND.

LE DÉVELOPPEMENT DES GLANDES GÉNITALES DES TÉLÉOSTÉENS.

L'étude du développement de l'appareil génital des Téléostéens ne manque pas de présenter de grandes difficultés.

L'excessive petitesse des organes et de leurs éléments constitutants, jointe à la singulière marche du développement, rend cette étude très laborieuse.

Ce n'est qu'en disposant de matériaux nombreux que l'on peut entreprendre la solution de la question avec quelque chance de succès.

En effet, les organes génitaux des Téléostéens apparaissent généralement très tard, et ils se développent avec une lenteur extrême. Nous avons vu, par exemple, chez certains poissons appartenant probablement au genre *Gobius*, les glandes génitales apparaître seulement quinze jours après la naissance. On observe alors quelques cellules plus grandes que les autres

situées dans l'endothélium péritonéal : ce sont les *ovules primordiaux*. Un mois plus tard, ce groupe de cellules n'a pas subi de modifications appréciables.

L'élevage des œufs de poissons osseux peut se faire aisément pendant longtemps. Mais à part quelques exceptions (Lophobranches) les embryons encore contenus dans l'œuf ne fournissent aucune indication relative aux organes génitaux. Il faut chercher le développement de ces parties chez de jeunes poissons, et il faut pouvoir observer ceux-ci pendant très longtemps. Or il est difficile de tenir ces jeunes animaux en vie pendant plus de quelques jours. Trop souvent, en arrivant un beau matin au laboratoire et en visitant ses aquariums, on trouve morte en une fois toute une couvée de jeune fraîchement parvenu à élever jusque-là sans encombre, et dont on ne peut attribuer la mort à aucune cause connue.

Il ne faut donc pas s'étonner en voyant que nous ne sommes pas parvenu à étudier le développement des organes génitaux chez une seule espèce d'une manière complète. Les données que nous avons pu réunir à ce sujet ont été fournies par plusieurs formes. Chez l'une, nous avons trouvé les premiers stades; chez une autre les stades intermédiaires; chez une troisième, les états les plus avancés, etc.

S'il est difficile de se procurer les matériaux nécessaires, l'examen de ces matériaux n'est pas moins laborieux. Ce n'est qu'en pratiquant des coupes d'une finesse extrême que l'on peut arriver à déterminer exactement la structure de l'ébauche des glandes génitales.

Nous dirons ici quelques mots de la méthode que nous avons suivie pour faire nos coupes. Cette méthode a déjà été publiée plusieurs fois (*), et elle est d'un emploi général à la station zoologique de Naples, où nous avons appris à la connaître. Nous ne croyons pas inutile de la décrire ici dans tous ses détails, car malgré ses nombreux avantages, elle n'est pas encore entrée dans la pratique courante des laboratoires.

(*) P. MAYER, *Ueber die in der Zool. Stat. z. Neapel gebräuchlichen Methoden.*
MITTHEIL. ZOOL. STAT., II Bd., 1 Hft., etc.

1^o L'objet à étudier (l'embryon débarrassé de ses enveloppes ou le jeune poisson après séparation de la tête et de la queue) séjourne d'abord pendant 24 heures dans l'acide picrique de Kleinenberg ou dans l'acide chromique à 2-3 %/. On lave ensuite avec de l'alcool à 70 %/, en renouvelant plusieurs fois le liquide jusqu'à ce qu'il reste incolore.

La pièce est colorée *in toto* au carmin (de préférence le carmin boracique) et la matière colorante en excès est enlevée au moyen de l'alcool à 70 %/ acidulé d'une goutte d'acide chlorhydrique.

Enfin l'objet est déshydraté et encastré.

2^o La pièce est traitée par une solution saturée de sublimé corrosif pendant un certain temps (2-24 heures) — pendant quelques minutes par l'eau distillée — colorée au carmin boracique etc. comme plus haut.

Après avoir été soumise à une de ces deux méthodes, la pièce est *encastrée* de la manière suivante :

Après déshydratation soignée, l'objet séjourne pendant quelque temps — 24 heures ordinairement — dans la créosote. Quand elle est suffisamment éclaircie, on prépare un bain de paraffine fondu au bain-marie, en ayant soin de placer la capsule ou le godet qui contient la pièce sur le même bain, de manière à porter celle-ci à la même température que la paraffine dans laquelle on va l'introduire. Quand celle-ci est fondu, on y dépose la pièce et on l'y laisse séjourner pendant quelque temps, en ayant *le plus grand soin* de ne pas dépasser le point de fusion (57° — 60° ordinairement.) Quand on juge que l'imbibition est suffisante, on verse un peu de paraffine dans un petit moule en papier, on y transporte l'objet qu'on oriente au moyen d'une aiguille légèrement chauffée, et on laisse refroidir lentement (*)

(*) Comme on le voit, cette méthode d'encastration se rapproche beaucoup de celle que Plateau (voir *Recherches sur la structure de l'appareil digestif des Aranéides*, BULL. DE L'ACAD. ROY. DE BELGIQUE, t. XLIV, 1877. p. 55 du tiré à part), décrivit en 1877.

Les coupes se font à sec, au microtome de Leiser ou de Yung. Elles sont placées en ordre sur une lame; quand un certain nombre de coupes sont déposées les unes à côté des autres, on chauffe légèrement le porte-objet; la fusion de la paraffine détermine l'adhérence provisoire des coupes au verre. On peut alors, au moyen d'un petit pinceau imbibé de térebenthine, enlever la paraffine sans déranger les objets. On dépose enfin un verre couvrant, et on laisse une solution de baume couler lentement sous celui-ci.

Telle est la méthode que nous avons suivie.

Elle nous a permis de faire en un temps relativement court de nombreuses séries de coupes.

Nous avons, par exemple, débité un embryon de deux centimètres environ de longueur en 592 coupes numérotées, rangées sur quinze porte-objets. Des personnes plus exercées peuvent atteindre des résultats encore bien supérieurs.

Giesbrecht (29) a introduit tout récemment un perfectionnement notable dans cette méthode.

Si on considère l'évolution de la glande génitale prise en elle-même, sans tenir compte de ses changements de position, on peut la diviser en trois périodes :

1^o Apparition de l'épithélium germinatif ;

2^o Formation du pli génital ;

3^o Transformation de ce pli en tube génital.

Nous aurons aussi à nous occuper des changements de position de l'organe pendant son développement.

Première apparition des organes génitaux. — Formation de l'épithélium germinatif.

Nous avons pu étudier ces premiers stades chez l'*Hippocampus brevirostris* et le *Syngnathus acus*, et chez des poissons osseux indéterminés, probablement des *Gobius*.

Si on examine une série de coupes transversales faites au travers du tronc d'un embryon, on trouve en allant d'avant en arrière : d'abord le tube digestif entouré en partie par une volu-

mineuse masse glandulaire. A mesure qu'on recule en arrière, on voit cette masse diminuer en importance, et finalement on arrive à un endroit où le tube digestif constitue le seul viscère contenu dans la cavité péritonéale. C'est dans cette région postérieure, au niveau de l'intestin par conséquent, que l'ébauche des organes génitaux apparaît.

Quand on examine une coupe transversale d'un embryon d'Hippocampe chez lequel le vitellus nutritif a encore gardé environ les trois quarts de son volume primitif, les divers organes situés en dessous de la corde dorsale sont disposés de la manière suivante (fig. 17) :

En dessous de la notocorde, à droite et à gauche de la ligne médiane, et à des distances inégales de celle-ci, se trouvent placés deux canaux longitudinaux que nous considérons comme les canaux urinifères primitifs. Entre ceux-ci sont situés trois larges vaisseaux sanguins, comme le montre la figure 17 (*).

Dans la cavité abdominale nous trouvons l'intestin, suspendu sur le ligne médiane par son mésentère. (Celui-ci se résorbe de très bonne heure.)

Toute la surface de la cavité du corps est tapissée par un endothélium à cellules plates, dont les noyaux ont un aspect fusiforme sur les coupes. De chaque côté de l'insertion du mésentère on trouve dans cet endothélium quelques cellules plus grosses que les autres. Ce sont les *ovules primordiaux* ou, pour employer l'expression plus juste de Nussbaum, les *cellules sexuelles (Geschlechtszellen)*.

Le noyau de ces éléments est relativement volumineux, son contenu est granuleux; quelques granulations plus grosses que les autres peuvent être envisagées comme des nucléoles. Le protoplasme peu abondant est clair. Ces cellules mesurent de 5-8 μ en diamètre.

(*) On voit que ces cinq tubes situés en dessous de la corde dorsale sont asymétriquement placés. Cela est un fait constant chez les Lophobranches. Nous l'avons constaté sans exception chez une masse d'embryons de Syngnathus et d'Hippocampe.

Chez des embryons de *Gobius*, une quinzaine de jours après la sortie de l'œuf, on trouve également quelques grosses cellules du même genre de chaque côté du mésentère (fig. 18).

Primitivement, chez des embryons plus jeunes, il n'y a aucune trace de ces cellules. Elles apparaissent relativement fort tard. Pour ce motif nous croyons avec Brock (21b, p. 534) que ces éléments sont le résultat d'une différenciation des cellules endothéliales, et nous ne pouvons admettre avec Nussbaum (50), qui les a décrits chez la Truite, qu'il s'agit ici de cellules n'ayant aucun lien de parenté avec l'endothélium péritonéal.

Formation du pli génital.

Les organes reproducteurs restent longtemps dans cet état, parfois pendant plus d'un mois (*Gobius*). A un moment donné, un groupe de deux ou trois cellules sexuelles forme une petite saillie, une petite crête à la surface de l'endothélium péritonéal. Nous avons observé ce stade chez l'*Hippocampus* et le *Belone acus* (fig. 19).

A mesure que l'embryon avance en âge, cette saillie génitale s'accroît; le nombre de ses cellules constitutantes augmente et au bout de peu de temps on remarque qu'elles se disposent en une couche périphérique entourant un noyau central conjonctif peu abondant (fig. 20). En même temps, la partie basilaire du repli s'étrangle (fig. 20, 21, 22), tandis que son extrémité libre s'épaissit. L'ensemble prend ainsi, sur une coupe, l'aspect claviforme. La partie épaisse constituera plus tard le corps de la glande, tandis que le pédicule retréci deviendra son ligament suspenseur.

L'ébauche de la glande génitale perd rapidement sa constitution primitive. Quelques-unes des cellules périphériques s'accroissent et s'enfoncent dans le noyau conjonctif de l'organe. Comme ce noyau est très petit, il suffit de l'immigration de deux ou trois cellules sexuelles pour le masquer entièrement. La partie centrale se présente alors comme étant formée de quelques grosses cellules sexuelles mêlées à quelques rares

éléments conjonctifs beaucoup plus petits. Cette partie est toujours entourée d'éléments sexuels restés moindres (fig. 21, 22).

C'est cet aspect qui a été très probablement la cause pour laquelle plusieurs auteurs ont cru que l'ébauche génitale des Téléostéens ne renferme pas de tissu conjonctif. Nous avons, au début de notre travail, partagé également cette erreur. Brock (21b) a déjà démontré la présence de tissu conjonctif dans l'ébauche génitale des Murénoïdes.

L'organe s'accroît sans cesse, le nombre de ses éléments augmente; le noyau central acquiert de plus en plus d'importance, tandis que quelques cellules sexuelles continuent à immigrer dans son intérieur.

En même temps, une partie des éléments de la couche épithéliale périphérique semble reprendre l'état primitif de cellules plates. Ce changement s'opère sur toute la surface *interne* ou *médiale* (*) du repli, et sur la plus grande partie de la face externe. Les cellules ne gardent leur noyau arrondi et leurs autres caractères de cellules sexuelles que sur la partie proximale (**) de la face externe. Sur le reste de celle-ci on observe cependant là et là quelques cellules ayant conservé ces caractères (fig. 24).

Une telle localisation de l'épithélium sexuel sur la face externe du repli génital est connue chez les Élasmobranches (Balfour, 23 bis) et a été signalée par Brock chez les Murénoïdes (21b). Ici cette localisation est plus parfaite en ce sens qu'elle s'est opérée sur une *portion* de la face externe seulement. Des faits du même genre se rencontrent chez quelques reptiles. (Voir plus haut.)

D'après Nussbaum, l'ébauche de la glande génitale se formerait par la réunion d'un certain nombre de cellules sexuelles entourées de cellules endothéliales ordinaires. Tous les éléments sexuels qui se forment plus tard dériveraient de ces quelques cellules sexuelles primitives.

Nous croyons, au contraire, que les cellules sexuelles sont des cellules

(*) Nous appelons ainsi la face tournée du côté du mésentère, et face *externe* la face opposée.

(**) La plus rapprochée du point d'insertion de l'organe.

endothéliales différenciées, et que des éléments de ce genre peuvent se différencier ultérieurement, alors que le repli génital est déjà formé, et aux dépens de la couche de revêtement qui entoure ce repli.

L'ébauche génitale, telle que nous venons de la décrire, est assez semblable à celle qui se trouve chez les Élasmodranches et les Batraciens, abstraction faite du peu de développement du tissu conjonctif. Chez la *Rana esculenta*, d'après Kolessnikow (*loc. cit.*, pl. XXV, fig. 1), l'ébauche de la glande génitale se compose, à un certain moment, d'un repli claviforme formé d'un noyau conjonctif vasculaire, et d'une enveloppe cellulaire formée de grosses cellules génitales encastrées dans plusieurs couches d'éléments plus petits. En supposant le noyau conjonctif fortement réduit, on arrive à une disposition qui se rapproche de bien près de celle que nous avons trouvée chez les Téléostéens. Un raisonnement semblable s'applique à ce qui existe chez les Plagiostomes.

Transformation du pli génital en canal.

Quand le pli génital a atteint l'état de développement que nous venons de décrire, il subit un changement d'une grande importance. Le *pli*, de *solide* qu'il était, devient *tubulaire*.

Les divers états examinés jusqu'ici correspondent à peu près aux premiers stades qui s'observent chez les autres vertébrés. A partir de ce moment, la glande suit une route toute spéciale, propre aux poissons osseux.

Chez un embryon de *Belone acus* de 54 millimètres de long environ, on observe sur la face externe de l'ébauche génitale et près de l'extémité adhérente, à l'endroit même où nous avons vu l'épithélium conserver ses caractères primitifs, un sillon étroit et profond, qui s'enfonce obliquement dans la masse de l'organe. Le développement de ce sillon ne se fait pas également sur toute la longueur de la glande. Les parties postérieures semblent être en avance sur les parties antérieures.

Le sillon, d'abord plus large au niveau de son entrée, devient

de plus en plus profond à mesure que ses lèvres se rapprochent. Il finit enfin par se fermer entièrement, et l'on observe alors dans la glande génitale un canal à lumière assez large, entouré de toutes parts d'un revêtement de cellules sexuelles, et partout séparé de la surface de l'organe (fig. 24, 25, 26, 27).

L'organe a acquis dès maintenant sa structure tubuleuse définitive, et cela d'une manière extrêmement simple, sans qu'il faille faire intervenir des processus assez peu vraisemblables comme ceux que l'on a admis pour expliquer le phénomène. Cette transformation rappelle le développement de beaucoup de canaux qui commencent par être de simples sillons et se ferment plus tard.

Malheureusement, il nous a été impossible de suivre le développement de la glande au delà de ce point : les matériaux nous ont fait défaut. Une maladie grave est venue nous arracher à notre travail, et nous a tenu éloigné de nos occupations jusqu'à une époque où il n'était plus possible de se les procurer.

Il est cependant plus que probable que l'épithélium sexuel qui s'est invaginé pour former le sillon, et ensuite le tube qui résulte de la fermeture de celui-ci, constituera plus tard l'épithélium interne du tube ovarique.

Toutes les cellules qui le constituent pourront conserver leur caractère sexuel, ce qui amènera la production d'un ovaire à *canal central*; dans d'autres cas, une partie plus ou moins considérable de ces cellules pourra passer à l'état de cellules épithéliales ordinaires, ce qui produira un ovaire à canal ovarique latéral avec les différenciations variées sur lesquelles nous avons déjà appelé l'attention (*voir page 14*).

La partie conjonctive du repli génital constituera la charpente conjonctive de l'organe adulte. Les ovules qui y ont immigré précédemment sont très probablement destinés à disparaître, tandis que les cellules plates qui recouvrent à ce stade tout le repli génital formeront plus tard le revêtement séreux de l'organe définitif.

On voit par l'inspection des figures que l'on peut considérer les deux lèvres qui bordent ce sillon comme deux lamelles ovariques longitudinales

entre lesquelles il se trouve situé (fig. 25, pp.). L'extrémité libre de ces lamelles se soude, et le sillon est ainsi transformé en tube. A ce point de vue, on peut comparer ces phénomènes à ceux qui se passent dans l'ovaire du *Scorpæna scropha* et de l'*Ophidium barbatum*. La figure 1 montre que l'on trouve dans ces ovaires un certain nombre de *lamelles longitudinales séparées par des sillons*; ces lamelles se soudent entre elles par leurs extrémités libres, ce qui amène la *transformation des sillons en canaux* (marqués *c* sur la figure citée). On assiste ici à une répétition du phénomène qui a présidé à la formation de l'ovaire entier. Si on compare entre elles les figures schématiques 13 et 14, on voit que chez le *Scorpæna* ces canaux secondaires sont entièrement tapissés par l'épithélium sexuel, tandis qu'ils ne sont que partiellement limités par cet épithélium chez l'*Ophidium*.

Si le sillon original observé sur le pli génital se comporte comme les sillons situés entre les lamelles chez le *Scorpæna*, nous arriverons à un ovaire à canal central. S'il ressemble, au contraire, aux sillons secondaires de l'*Ophidium*, nous aurons un ovaire à canal latéral.

Changements de position de la glande génitale dans le cours de son évolution.

Les divers changements que nous avons décrits jusqu'ici s'accomplissent à l'intérieur de la glande en voie de formation. Pendant le cours de son évolution, l'organe quitte partiellement sa position primitive. Les rapports entre les portions postérieures de la glande et les parties voisines changent complètement.

Nous avons vu que la glande apparaît d'abord sur la face dorsale de la cavité du corps, de chaque côté du mésentère. Toute la partie antérieure de la glande garde cette position, mais la partie postérieure se déplace et devient beaucoup plus ventrale. L'apparition et le développement de la *vessie urinaire* provoquent ce changement de position.

La vessie urinaire se montre relativement tard : elle se forme au niveau de l'insertion du mésentère, entre le revêtement séreux de la cavité abdominale et les tissus sous-jacents. Par sa formation et son accroissement, elle refoule vers le bas le feuillet péritonéal qui tapisse le rein, et sépare l'un de l'autre

les deux feuillets du mésentère. Comme il est aisé de le comprendre, en comparant entre elles les figures 28 et 30, le point d'insertion des glandes génitales se trouve ainsi reporté en bas et en dehors. En même temps, la vessie urinaire empiète sur la cavité abdominale, la remplit de plus en plus dans sa partie supérieure. Il résulte de là qu'à ce niveau les glandes génitales perdent de très bonne heure, alors qu'elles sont encore loin de leur état définitif, leur position originale à la surface des reins.

Pour mieux faire comprendre le résultat de ce déplacement, nous décrirons la disposition relative des divers organes chez le *Belone acus*, telle qu'elle se présente chez des embryons de 5 centimètres de longueur environ.

Les figures 28 à 33 représentent une série de coupes transversales d'un embryon de ce genre, faites depuis la partie antérieure de la vessie urinaire jusqu'à son orifice extérieur.

La figure 28 correspond à une coupe faite immédiatement au-devant de la vessie. On y voit les organes génitaux dans leur position originale, de chaque côté du mésentère.

La figure 29 représente une coupe un peu postérieure. La vessie urinaire est encore petite à ce niveau : elle est partiellement comprise dans l'épaisseur du mésentère.

Sur la figure suivante (fig. 30), encore plus postérieure, la vessie urinaire est beaucoup plus grande : elle occupe à peu près la moitié supérieure de la cavité du corps : l'ébauche des glandes génitales est ainsi reportée vers le bas, tandis que la vessie urinaire est soudée largement, par toute sa face inférieure, à la face supérieure du tube intestinal.

Un peu plus en arrière (fig. 31), la vessie urinaire est devenue encore plus volumineuse. Le tube digestif s'est soudé à la face ventrale de la paroi du corps, de telle sorte que la cavité péritonéale est divisée en deux moitiés, une à droite et une à gauche. Chacune de ces moitiés constitue un canal triangulaire, horizontal, communiquant au-devant avec le reste de la cavité générale, limité en haut par le revêtement des parties inférieure et latérales de la vessie urinaire, en dehors par la paroi externe du corps, en dedans par le canal intestinal.

L'angle supérieur et interne de ce canal, formé à l'endroit de réunion de la vessie et du rectum, est le point d'insertion des glandes génitales.

A mesure que l'on recule en arrière, ce canal devient de plus en plus étroit, s'étend au delà de l'anus, et se termine en cul-de-sac dans le voisinage immédiat de l'orifice urinaire externe (fig. 53).

La glande génitale ne s'étend que jusque dans la partie antérieure de ce canal. Plus en arrière on n'en trouve plus aucune trace.

Telle était la disposition chez l'embryon le plus âgé que nous avons pu observer. A cette époque, il n'existe encore aucun indice de pore péritonéal.

En résumé, à un moment donné du développement, la partie postérieure des glandes génitales vient se placer à la face ventrale de la vessie urinaire, au point de réunion de celle-ci et du rectum. En arrière, la cavité péritonéale se prolonge sous forme de deux canaux, situés au niveau de la face dorsale de l'intestin et latéralement, et s'étendant jusqu'au niveau de l'orifice urinaire. Les glandes génitales se prolongent jusque dans la partie antérieure de ces canaux.

Nous n'avons malheureusement pu suivre le développement au delà ; mais la disposition que nous venons de décrire permet de prévoir en quelque sorte les changements ultérieurs.

En effet, nous avons vu que le repli génital se transforme en tube pendant que ces changements de position surviennent. L'extrémité postérieure du tube génital débouche donc dans les prolongements de la cavité du corps que nous avons décrits. Pour passer de là à l'état adulte, il suffit de supposer une simple soudure entre l'extrémité postérieure du tube génital et la paroi des canaux péritonéaux en question, la réunion de ces deux canaux sur la ligne médiane par leurs extrémités postérieures, et l'établissement d'une communication entre cette extrémité et l'extérieur, c'est-à-dire la formation d'un pore péritonéal (*).

(*) Ce pore apparaît très tard chez les Téléostéens. Brock (21b) l'a cherché vainement chez des exemplaires d'anguille déjà relativement grands.

Ces phénomènes sont aisément admissibles; ils sont des plus simples et s'imposent pour ainsi dire à l'esprit. Il ne serait guère possible de concevoir un autre mode de communication des glandes génitales avec l'extérieur. En effet, nous croyons pouvoir rejeter l'existence d'un canal de Müller chez les Téléostéens. Depuis la première ébauche des glandes rénales jusqu'à un moment où l'appareil urinaire est déjà complètement formé, nous n'avons jamais rien vu qui rappelât en quelque façon que ce soit un canal de ce genre. Il est d'ailleurs inadmissible qu'un canal de Müller se développe plus tard, *après* le dernier stade que nous avons observé, alors que *la vessie urinaire est déjà formée*. On ne peut donc faire intervenir un canal de ce genre dans la formation de l'oviducte.

Nous croyons pouvoir conclure de nos observations que chacune des glandes génitales des Téléostéens apparaît sous forme d'un repli situé à côté du mésentère. A l'origine ce repli renferme une masse conjonctive peu abondante, autour de laquelle se trouvent disposées les cellules sexuelles, et dans laquelle quelques-unes de ces cellules immigreront successivement, de manière à en masquer complètement le caractère.

Ces cellules perdent bientôt leur aspect d'éléments sexuels, sauf sur la partie proximale de la face externe de l'organe. A ce niveau se forme un sillon qui devient de plus en plus profond, se ferme, et se transforme ainsi en un canal tapissé par des cellules sexuelles.

L'organe acquiert de cette façon sa forme tubuleuse définitive.

Il n'existe, à aucun moment du développement, aucune trace du canal de Müller. Il est impossible de concevoir la formation des voies d'évacuation des œufs chez l'adulte autrement qu'en admettant que la partie postérieure de la glande génitale tubuleuse s'unit avec le pore péritonéal.

CHAPITRE TROISIÈME.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS.

Il nous reste à examiner maintenant comment les faits que nous venons de relater peuvent servir à l'interprétation de la structure de l'appareil reproducteur des Téléostéens, et comment on peut les utiliser pour se faire une idée de l'origine de cet appareil.

Deux hypothèses principales ont été mises en avant pour expliquer la forme des ovaires des poissons osseux, et pour rattacher la disposition *avec canal excréteur* qui existe chez la plupart d'entre eux à la forme sans canal et *avec pore abdominal* qui se rencontre chez les Salmonides et les Murénoïdes.

D'après Waldeyer (18) la forme la plus ordinaire, avec canal excréteur, serait la forme primitive. L'ovaire se serait replié sur lui-même, de manière à prendre la forme tubuleuse, et aurait été subséquemment enveloppé par l'extrémité abdominale du canal de Müller, qui formerait ainsi autour de l'organe une capsule ovarique analogue à celle qui existe chez quelques mammifères (*Marsupiaux, etc.*). Le canal excréteur, l'oviducte ne serait autre chose que l'extrémité postérieure du canal de Müller. Balfour (23) est également d'avis que cette forme est la plus ancienne.

La forme des *Murénoïdes* et des *Salmonides* dériverait de la première par réduction et disparition du canal de Müller.

Une autre idée a été surtout développée par Brock (21b). D'après ce naturaliste, la forme sans canal excréteur serait la plus ancienne, et chez les autres Téléostéens l'ovaire aurait formé son propre canal excréteur.

D'après Brock, en effet, l'ovaire de tous les Téléostéens peut être comparé à la plaque ovarique de l'Anguille qui se serait repliée sur elle-même vers l'extérieur et aurait formé un tube, de telle sorte que la face externe ou génitale se serait tournée en dedans, et que la face médiale ou vasculaire du repli génital de l'Anguille constituerait la couche externe de la paroi du tube

ovarique. La face génitale se serait alors subséquemment plissée de manière à former des lamelles.

L'auteur donne ensuite une explication des plus rationnelles des diverses formes d'ovaire que l'on rencontre chez les Téléostéens : si toute la face génitale du repli primitif est couverte d'épithélium germinatif, toute la face interne du tube génital sera dans le même cas, et nous aurons un ovaire à canal central. Si une partie seulement de cette face est couverte d'épithélium germinatif, nous aurons un ovaire à canal latéral. Si l'épithélium germinatif est en partie mâle et en partie femelle, nous aurons un tube ovarique hermaphrodite.

L'ovaire de tous les poissons osseux se trouverait donc, à l'origine, dans le même état que celui que l'on rencontre chez les Murénoïdes ; plus tard seulement il prendrait la forme tubuleuse.

Le développement nous semble plaider puissamment en faveur de l'idée de Brock. Nous l'adoptons donc en principe ; nous n'avons qu'à y faire une légère modification.

En effet, d'après l'hypothèse de Brock, l'ovaire lamelliforme serait devenu tubuliforme en se repliant sur lui-même. L'organogénie nous apprend que les choses se passent autrement, que c'est par la formation et la fermeture d'un sillon sur la face externe du repli génital que celui-ci se transforme en tube. Mais on le voit, au fond l'idée de Brock est bien rapprochée de la vérité, et son hypothèse peut être considérée comme très heureuse.

Nous devons faire remarquer ici que la partie de la surface du repli génital qui devient la surface vasculaire (ou externe) de l'organe adulte comprend toute la face médiale du repli et une partie distale de la face externe.

Chez les Murénoïdes (Brock) la face externe du repli génital (celui-ci devient d'ailleurs l'ovaire adulte sans autre modification, par simple accroissement) est tout entière germinative ; la région vasculaire, recouverte d'un endothélium, occupe seulement la face médiale.

L'appareil génital des Téléostéens commence par présenter

dans le cours de son évolution un état semblable à celui qui existe chez les Murénoïdes. Chaque glande est en effet constituée par une lamelle située sur les côtés du mésentère, et dépourvue de canal excréteur.

Ce n'est qu'ultérieurement que l'organe se complique pour devenir tubuleux et se munir d'un canal excréteur.

D'autre part, Brock (21⁶) a pu suivre le développement, excessivement lent d'ailleurs, des organes génitaux des Murénoïdes, et il n'a pu observer aucune trace de rétrogradation dans ces organes, ni aucun signe d'un canal excréteur qui aurait existé primitivement et se serait perdu par la suite.

Nous considérons donc comme un point démontré que la forme tubuleuse propre à la majorité des Téléostéens dérive d'une forme plus ancienne non tubuleuse (*).

Voici d'ailleurs comment nous pouvons reconstituer hypothétiquement l'histoire de l'appareil reproducteur des Téléostéens :

Chez les ancêtres de ces animaux, les ovaires étaient représentés par deux lamelles suspendues dans la cavité abdominale, de chaque côté du mésentère. Les œufs se produisaient sur toute la surface de ces lamelles, et tombaient librement dans la cavité du corps. Ils s'évacuaient au dehors par deux pores peritonéaux (indépendants ou confluents) et ils pouvaient, dans certains cas, être conduits vers ces pores par des cils vibratiles.

Parmi les poissons vivant actuellement, les *Cyclostomes* sont ceux qui se rapprochent le plus de cette forme ancestrale. Ils la réalisent à peu près littéralement.

Une première différenciation s'observe dans le mode de distribution de l'épithélium germinatif à la surface du pli génital. Cet épithélium s'est localisé sur la face externe de l'organe, la surface interne étant recouverte d'endothélium, constituant la face dite vasculaire. Cet état se retrouve encore aujourd'hui,

(*) Comme le fait remarquer Bridge (22), les Téléostéens chez qui cette forme primitive est conservée semblent inférieurs par l'ensemble de leur organisation, ce qui plaide encore en faveur de notre opinion.

modifié par quelques variations secondaires, chez les *Salmonides* et les *Murénoïdes*.

Chez les autres Téléostéens, on trouve une disposition encore beaucoup plus écartée du type primordial. Cette disposition a été probablement atteinte de la manière suivante :

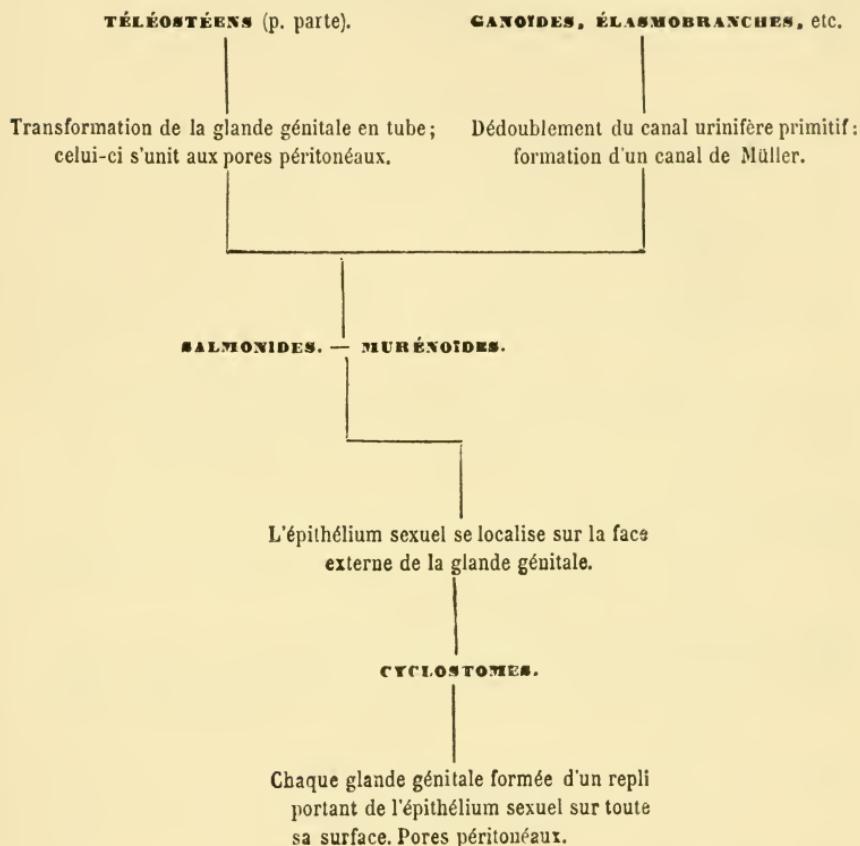
A l'origine, les œufs tombaient librement dans la cavité abdominale. A un moment donné, il s'est formé un sillon longitudinal sur la face externe de l'organe. Ce sillon a constitué une voie d'évacuation partielle pour les œufs. Ceux de ces éléments qui étaient engagés dans ce sillon auront été conduits sûrement et rapidement aux pores péritonéaux. Il sera donc allé en s'accroissant continuellement, en devenant de plus en plus profond. Les œufs qui se formaient dans le voisinage de ce sillon auront eu un avantage sur les autres au point de vue de l'évacuation, ce qui aura entraîné une localisation de l'épithélium sexuel à cet endroit, c'est-à-dire sur la partie proximale de la face externe du pli génital.

De même, un perfectionnement ultérieur aura consisté dans la localisation de l'épithélium sexuel sur les parois mêmes de ce sillon, c'est-à-dire à l'endroit le plus favorable possible au point de vue de l'évacuation. Plus tard encore, le sillon se sera transformé en tube en se fermant. La face interne de la paroi de ce tube aura continué seule à produire des œufs. Enfin, nous assistons à une dernière modification : la partie postérieure du tube s'est prolongée en arrière jusqu'aux pores péritonéaux et s'est réunie à ceux-ci. Nous sommes ainsi conduits à l'état qui se rencontre chez la plupart des Téléostéens.

D'autre part, la forme primitive, analogue à celle qui s'observe encore chez les *Murénoïdes*, etc., se sera modifiée dans un autre sens par la formation d'un canal de Müller, et sera passée ainsi à l'état qui s'observe chez les *Ganoïdes* et les *Élasmo-branches*. Le pore péritonéal se sera encore conservé pendant longtemps, quoiqu'il n'ait plus aucun rôle à jouer (du moins au point de vue de l'évacuation des produits sexuels).

Nous avons représenté l'idée que nous nous faisons des rap-

ports de l'appareil reproducteur des Téléostéens par l'arbre généalogique suivant :



EXPLICATION DES PLANCHES.

—
PLANCHE XXIX.

- Fig. 1. Coupe transversale de l'ovaire d'un jeune *Scorpæna scropha* : *c.* enveloppe conjonctive de l'organe — *c'*, noyau conjonctif, formé de faisceaux de fibrilles rayonnantes s'engageant dans les lamelles ovariennes, et de faisceaux longitudinaux dont on voit les coupes. Ce noyau conjonctif est pourvu de larges espaces lymphatiques, — *v.* vaisseaux sanguins, — *m.* mesovarium, — *l.* limites des lamelles ovariennes. Les lamelles adjacentes sont soudées dans leurs parties périphériques, mais encore séparées à leur base par des canaux *l'*.
- Fig. 2. Portion de la surface d'une lamelle ovarique du même animal, vue en coupe : *o.* *o'.* *o''.* ovules arrivés à divers degrés de développement; *e.* cellule épithéliale.
- Fig. 3. Portion de la figure 1^{re} plus fortement grossie. Le mesovarium (*m*) et les vaisseaux sanguins (*v*) situés au niveau du hile suffisent à s'orienter. On voit comment l'épithélium cylindrique se modifie pour passer à la surface de la partie germinative de l'organe.
- Fig. 4. Coupe transversale à travers la glande hermaphrodite du *Sargus annularis* (jeune) : *d.* canal déférent lacuneux; *o.* partie femelle; *t.* partie mâle de la glande; *o'.* ovules engagés dans la partie mâle; *od.* canal ovarique.
- Fig. 5. Id. du *Serranus cabrilla*, faite au niveau de la partie postérieure, où la glande droite et la glande gauche sont réunies : *m.* insertion du mesovarium; *od.* canal ovarique; *t.* partie mâle de l'organe.
- Fig. 6. Id. du *Box Salpa* : *t.* partie mâle; *df.* canal déférent; *o.* ovaire; *od.* canal ovarique. La région *cc'* est couverte d'épithélium cylindrique.
- Fig. 7. Portion de la figure précédente grossie, montrant le passage de la région à épithélium cylindrique à la région germinative.
- Fig. 8. Portion de la partie mâle de la glande hermaphrodite du *Sargus annularis* : *e.* canalicules séminifères; *m.* cellules mâles; *o.* ovule déjà relativement avancé placé au milieu des cellules mâles.
- Fig. 9. Coupe transversale de l'ovaire de l'*Hippocampe*; *c.* tunique conjonctive; *t.* points où se trouve localisé l'épithélium sexuel, à l'extrémité des lamelles. Une de celles-ci est enroulée en volute au centre de l'organe; *s.* point de soudure entre les deux lamelles; *m.* mesovarium.
- Fig. 10. Coupe transversale de l'ovaire du *Syngnathus acus*. Les lettres ont la même valeur que dans la figure précédente. Il n'y a ici qu'une seule lamelle.

Fig. 11-16. Figures schématiques destinées à faire voir l'extension plus ou moins considérable de l'épithélium sexuel sur la surface interne de l'ovaire. Les lignes foncées représentent l'épithélium sexuel; les lignes fines correspondent aux parties qui ne sont pas le siège de la production d'ovules. Dans toutes les figures *c* représente la surface externe de la paroi de l'ovaire.

Fig. 11. Toute la surface interne est couverte d'épithélium sexuel : canal ovarique central. (Ex. : *Belone acus*.)

Fig. 12. Une partie de la surface interne est dépourvue d'épithélium sexuel : *canal ovarique périphérique*. (Ex : *Cyprinus*.)

Fig. 13. Une partie très considérable de la surface interne est dépourvue d'épithélium sexuel. Les lamelles ovariennes sont entièrement couvertes de cet épithélium. (Ex : *Scorpaena*.)

Fig. 14. Même disposition que dans la figure précédente, mais la partie basilaire des lamelles ne porte plus d'épithélium sexuel. (Ex : *Ophidium barbatum*.)

Fig. 15. Ici l'épithélium sexuel n'occupe plus qu'une portion extrêmement réduite : l'extrémité de deux lamelles en est seule recouverte. (Cette disposition n'est connue jusqu'ici que chez l'*Hippocampe*.)

Fig. 16. Ici l'épithélium sexuel en est réduit à son minimum de développement. Il se trouve relégué sur la crête d'une seule lamelle. (Ex : *Syngnathus*.)

PLANCHE XXX.

Fig. 17. Coupe transversale d'un embryon d'*Hippocampe*, au niveau des organes génitaux.

- c.* corde dorsale.
- v.* vaisseau sanguin.
- u.* canal urinaire primitif.
- s.* cellule plate endothéliale.
- cs.* cellule sexuelle.
- d.* tube digestif.

Fig. 18. Coupe transversale d'un embryon de *Gobius*? au même niveau. Pour les lettres, voir figure 17.

Fig. 19. Première ébauche du repli génital, formé par la réunion de quelques cellules sexuelles. (Embryon d'*Hippocampe*); *g.* repli génital.

Fig. 20. Coupe transversale à travers un embryon de *Belone acus*; *g.* repli génital un peu plus avancé formé de cellules sexuelles, placées autour d'un noyau conjonctif; *cs.* cellules sexuelles qui n'ont pas pris part à la formation du repli sexuel.

Fig. 21. Repli sexuel plus avancé (*Belone*) : quelques cellules sexuelles ont immigré dans le noyau conjonctif; *m.* mésentère; *cc.* cellules conjonctives; *cs'.* cellules sexuelles ayant repris le caractère séreux. Pour les autres lettres, voir figure 17.

Fig. 22. Repli sexuel du *Syngnathus* à un stade correspondant à celui qui est représenté figure 21.

Mêmes lettres que pour les figures 17 et 21.

Fig. 23. Coupe transversale à travers un embryon d'*Hippocampe*, montrant la position asymétrique (constante) des organes sexuels.

Mêmes lettres que pour figure 17; *g.* repli génital.

Fig. 24. Repli génital du *Belone acus*. La face médiale (qui regarde le mésentère) est tournée vers le bas; la face externe est tournée vers le haut; l'extrémité adhérente est à droite; la même observation s'applique aux trois figures suivantes. *cs.* cellules sexuelles, disposées en épithélium sur la partie proximale de la face externe; *cs'.* cellules sexuelles immigrées dans le noyau conjonctif; *cc.* éléments conjonctifs; *s.* cellules plates.

Fig. 25. Id. un peu plus avancé.

Mêmes lettres que dans la figure 24; *oc.* sillon se creusant dans la région sexuelle.

Fig. 26. Id. plus avancé. Le sillon est devenu plus profond et s'étrangle au niveau de son entrée. (Dans cette figure et la suivante, les parties centrales du repli génital ne sont pas dessinées.)

Fig. 27. Id. plus avancé. Le sillon s'est fermé, et le repli génital s'est transformé en un tube, dont la lumière est tapissée par des cellules sexuelles. (La paroi de ce tube est formée par le noyau conjonctif de l'organe qui l'enveloppe de toutes parts, et la surface externe de cette paroi est recouverte de cellules plates.

Fig. 28-33. Ces figures représentent une série de coupes transversales à travers un embryon de *Belone acus*, de 50 millimètres de long. Pour l'explication détaillée de ces figures, voir pages 520-521.

Les lettres suivantes ont la même valeur dans toutes les figures :

- a.* anus.
- d.* tube digestif.
- c.* notocorde.
- cp.* cavité péritonéale.
- g.* repli génital.
- n.* centre nerveux.
- r.* rein.
- u.* canal urinaire primitif.
- vu.* vessie urinaire.

Fig. 34. Coupe du même genre, à peu près intermédiaire entre les figures 31 et 32, grossie.

On voit la soudure du tube digestif à la vessie en haut et à l'épiderme en bas; *d.* tube digestif; *vu.* vessie urinaire; *cl.* tissu conjonctif lâche.

LISTE

DES OUVRAGES CITÉS DANS LE COURS DE CE TRAVAIL.

-
1. CAVOLINI, *Ueber die Erzeugung von Fische und Krebse.* (Traduction allemande de Zimmerman, Berlin, 1792.)
 2. RATHKE, *Ueber die Geschlechtstheile der Fische. Neueste Schriften der Naturf. Gesellsch. zu Danzig.* Bd. I, Heft 5. Halle, 1854.
— *Zur Anatomie der Fische.* Müller's Archiv, 1856.
— *Beitr. z. Geschichte der Thierwelt, II.* Halle, 1824.
 3. TREVIRANUS, *Zeitschr. f. Physiologie*, Bd. II, Heft 1. Darmstadt, 1826.
 4. CUVIER ET VALENCIENNES, *Histoire naturelle des poissons*, t. I, p. 551. Paris, 1828.
 5. J. MÜLLER, *De glandularum secerentium structura penitiori.* Lipsiae, 1830.
 6. PRÉVOST, *De la génération chez le Séchot. (Mulus Gobio).* Ann. Sc. Natur. XIX, 1850.
 7. AGASSIZ UND VOGT, *Anatomie des Salmones*; Neufchâtel, 1845.
 8. OWEN, *Lectures on comparative anatomy and physiology of vertebrate animals.* London, 1846.
 9. CUVIER ET DUVERNOY, *Leçons d'anatomie comparée*, 2^e édition. Paris, 1846.
 10. HYRTL, *Beiträge zur Kenntniss der Urogenitalorgane der Fische.* Denkschr. der Wien Akad. der Wissenschaften, 1850.
 11. COSTA, *Fauna del regno di Napoli*, 1850.
 12. LEREBOUTET, *Recherches sur l'anatomie des organes génitaux des animaux Vertébrés.* Nov. act. Acad. Leop. Carol. 1851.
 13. SIEBOLD ET STANNIUS, *Traité d'anatomie comparée*, trad. franç. — Encyclop. Roret.
 14. MARTIN-SAINT-ANGE, *Étude de l'appareil reproducteur dans les cinq classes d'animaux Vertébrés.* Paris, 1854.
 15. DUFOSSE, *De l'hermaphrodisme chez le Serran.* Ann. Sc. Natur, 1856.

16. LEYDIG, *Histologie comparée*. (trad. francé.).
 17. VOGT UND PAPPENHEIM, *Des organes de la génération des poissons*.
Ann. Sc. Natur. IV^e série, t. 2, 1859.
 18. WALDEYER, *Eierstock und Ei*, 1870.
 19. HIS, *Untersuch. über das Ei und die Eientwickel. bei Knochenfischen*. Leipzig, 1875.
 20. SYRSKI, *De piscium osseorum organis genitalibus*. Kosmos, I. Lemberg, 1876.
 - 21a. BROCK, *Beitr. z. Anat. u. Histologie d. Geschlechtstheile der Knochenfische*. Morph. Jahrb. Bd. IV, Heft 4, 1878.
 - 21b. BROCK, *Untersuchungen über die Geschlechtsorg. einiger Murænoïden*. — Mittheil. Zool. Stat. Neapel. Bd. II. Hft. 4.
 22. T. W. BRIDGE, *Pori abdominales of Vertebrata*. Journ. of anat. and phys., t. XIV, 1879.
 23. BALFOUR, *Comparative embryology*., t. II, p. 580.
 - 23^{bis}. BALFOUR, *A monogr. of the development of Elasmobranch fishes*. London, 1879.
 24. LEYDIG, *Die einheimischen Saurier*, 1872.
 25. MAX BRAUN, *Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien*. Arbeiten aus dem zool. zoot. Institut. Würzburg, 1877.
 26. BALBIANI, *Leçons sur la génération des Vertébrés*, 1879.
 27. MATHIAS DUVAL, *Recherches sur la spermatogenèse étudiée chez quelques Gastéropodes pulmonés*. — Revue des sciences naturelles, t. VIII, (pl. X. fig. 1, 3, 5, etc.).
 28. GIESBRECHT, *Zur Schneide-Technik*; zool. Anzeiger, n° 92. (Sept. 1881.)
 29. NUSSBAUM, *Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich*. Bonn, 1880.
 30. KOLESSNIKOW, *Ueber die Eientwickelung bei Batrachiern und Knochenfischen*. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XV, p. 382.
-