Eigendom van het
Westvlaams Economisch Studiebureau
Brugge Reeks / Boek

UNIVERSITÉ DE LIÉGE

TRAVAUX DE L'INSTITUT Ed. VAN BENEDEN

publiés sous la direction de

D. DAMAS

Professeur à la Faculté des Sciences

FASCICULE 14

WETENSCHAPPELIJK INSTITUUT OOSTENDE P23

Contribution à l'étude de la Lamproie fluviatile Lampetra (Petromyzon) fluviatilis

1. — La transformation de l'endostyle en glande thyroïde
2. — La formation de l'œsophage de la Lamproie

PAR

Fernande KRAENTZEL D. Sc.

LIÉGE
H. VAILLANT-CARMANNE, S. A., IMP. DE L'ACADÉMIE
4, PLACE SAINT-MICHEL, 4
1933

6723

UNIVERSITÉ DE LIÉGE

TRAVAUX DE L'INSTITUT Ed. VAN BENEDEN

publiés sous la direction de

D. DAMAS

Professeur à la Faculté des Sciences

FASCICULE 14

ZEEWETENSCHAPPELIJK INSTITUUT OOSTENDE P23

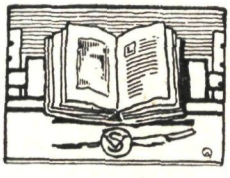
Contribution à l'étude de la Lamproie fluviatile Lampetra (Petromyzon) fluviatilis

1. — La transformation de l'endostyle en glande thyroïde
2. — La formation de l'œsophage de la Lamproie

PAR

Fernande KRAENTZEL D. Sc.

22067



LIÉGE

H. VAILLANT-CARMANNE, S. A., IMP. DE L'ACADÉMIE

4, PLACE SAINT-MICHEL, 4

1933

6723

Extrait des *Archives de Biologie*, Tome XLIV, Fasc. 3, 1933

Contribution à l'étude de la Lamproie fluviatile LAMPETRA (PETROMYZON) fluviatilis, L.

1. — La transformation de l'endostyle en glande thyroïde
2. — La formation de l'œsophage de la Lamproie.

PAR

FERNANDE KRAENTZEL D. Sc.

(*Institut de Zoologie.* — Directeur : Prof. D. DAMAS)

(10 figures dans le texte et Pl. VIII, IX et X)

I. — Introduction

La Lamproie occupe parmi nos poissons d'eau douce une place très spéciale ; c'est un animal migrateur, anadrome, dont la biologie ressemble beaucoup à celle du Saumon.

Elle apparaît dans nos rivières au début du printemps, elle s'y reproduit. La jeune larve : l'Ammocète, y grandit ; c'est alors un animal microphage qui vit terré dans la vase et se nourrit à la façon des Tuniciers et de l'Amphioxus, en retenant sur les parois branchiales les fines particules amenées par le courant d'eau respiratoire. Lorsqu'elle a atteint une taille de douze à quinze centimètres, l'Ammocète subit une métamorphose qui la transforme en un poisson parasite : la Lamproie. Sa bouche devenue un suçoir lui permet de s'attacher à ses victimes dont elle râpe les chairs. Cette transformation de l'animal est accompagnée d'une migration. La Lamproie, au stade prédateur, est, en effet, un animal marin ; sitôt la métamorphose terminée, elle gagne l'embouchure du fleuve, tandis que l'adulte ne revient à la rivière que pour y pondre.

Depuis plus de douze ans, M. le professeur DAMAS s'efforce de recueillir les documents relatifs à la biologie de la Lam-

proie fluviatile : *Petromyzon Fluviatilis*. C'est ainsi qu'il put obtenir en aquarium la métamorphose d'un nombre assez important d'Ammocètes. Celles-ci furent fixées à diffé-

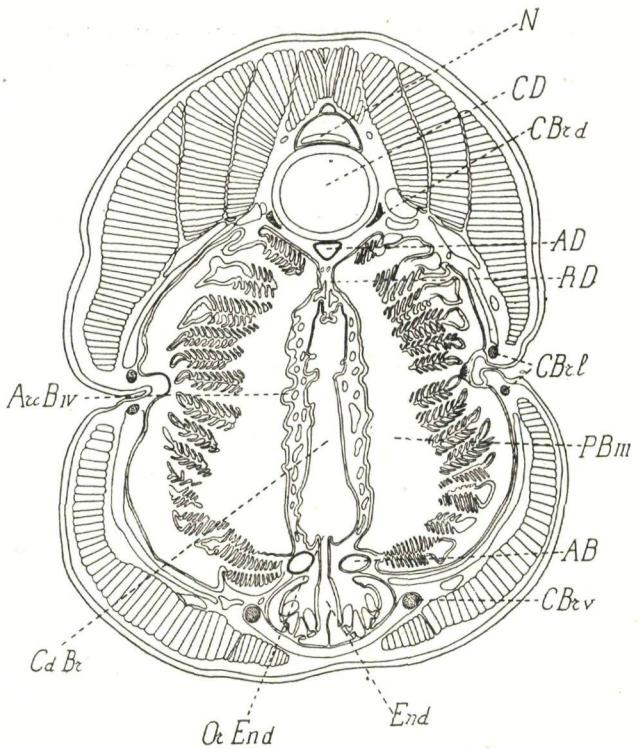


FIGURE 1. — Section transversale d'une grande Ammocète au niveau du quatrième arc branchial.

AB	Artère branchiale.	CdBr	Conduit branchial médian.
AD	Aorte dorsale.	CD	Chorde dorsale.
Arc B	Arc branchial.	End	Endostyle.
CBr	Corbeille branchiale :	N	Système nerveux dorsal.
d	baguettes dorsales,	OrEnd	Orifice endostylaire.
l	baguettes latérales,	PB	Orifice branchial.
v	baguettes ventrales.	RD	Repli dorsal.

rents stades de la transformation. Ce matériel devait nous permettre de suivre les modifications profondes que subit l'animal au cours de la métamorphose. Celle-ci consiste donc

en la transformation d'un animal microphage en un animal carnassier, ou mieux semi-parasite. Cette modification du régime alimentaire comporte un véritable remaniement de certaines parties du corps, notamment de la région bucco-pharyngienne.

Nous aurions voulu suivre toutes ces modifications ; mais, à l'exécution, ce projet s'est montré trop vaste ; aussi nous nous sommes borné à suivre la métamorphose des principaux organes de la cavité pharyngienne. C'est pourquoi nous commencerons par rappeler brièvement la disposition de ces organes chez la larve, d'abord ; chez l'adulte, ensuite.

La figure 1 du texte représente une section transversale de l'Ammocète qui intéresse la région pharyngienne et passe par le quatrième arc branchial interne. Les deux arcs droit et gauche délimitent un conduit médian à section ovalaire relativement étendu dans le sens dorso-ventral. Entre deux arcs successifs, ce conduit : le conduit branchial, se dilate en deux expansions latérales symétriques, légèrement rejetées d'avant en arrière. La paroi de ces formations est soulevée en de nombreux replis horizontaux et chacune d'elles s'ouvre à l'extérieur par un orifice postérieur : l'orifice branchial externe. La cavité branchiale de l'Ammocète comprend sept paires d'expansions analogues : les poches branchiales, qui alternent avec huit rétrécissements correspondant aux arcs branchiaux. La figure 1 montre de chaque côté du conduit médian les poches branchiales III droite et gauche intéressées dans leur portion postérieure.

Dorsalement, les arcs branchiaux se soudent aux faces latérales d'une forte crête médiane, RD, figure 1. Cette crête s'étend d'un bout à l'autre de la cavité pharyngienne ; on lui donne généralement les noms de : crête dorsale, repli dorsal, ou lamelle dorsale. Nous verrons plus tard que c'est aux dépens du repli dorsal de la larve que se forme l'œsophage de l'adulte.

La figure 1 montre, en outre, dans l'épaisseur de la paroi ventrale la section d'un organe, End, l'endostyle ; celui-ci est relativement volumineux, il s'allonge, en effet, du

deuxième au cinquième arc branchial ; en arrière, il est incurvé d'une manière singulière et il s'ouvre dans la cavité branchiale par un orifice étroit et allongé sous la quatrième paire d'arcs branchiaux internes. La figure 1 intéresse cet orifice : O End. Nous reprendrons plus loin la description détaillée de l'endostyle.

Tout autre est la disposition de la cavité branchiale de la Lamproie. La figure 2 en donne une idée. De simples expansions du conduit médian, les poches branchiales sont devenues de véritables sacs ne s'ouvrant plus dans ce conduit médian que par un étroit orifice interne : l'orifice branchial interne. La lamelle dorsale a disparu ; mais, à sa place, on observe dans les coupes transversales (figure 2) immédiatement sous l'aorte dorsale, la section d'un œsophage différencié, Oes, complètement indépendant du conduit branchial médian, Cd Br. Cet œsophage n'existait pas chez la larve, la cavité branchiale de l'Ammocète jouant à la fois les rôles de tube digestif et d'organe respiratoire.

Quant à l'endostyle, il est disparu, on ne le retrouve plus, à première vue du moins. Les baguettes cartilagineuses de la corbeille branchiale, C Br v (figure 1) qui l'encadraient chez l'Ammocète, se sont rapprochées et même soudées. La figure 2 montre, en outre, que la place qu'occupait l'endostyle est prise chez l'adulte par un volumineux massif musculaire ML entourant une longue pièce cartilagineuse qui appartient à l'appareil de succion. Mais l'examen microscopique de sections transversales, faites au niveau de la troisième et de la quatrième poche branchiale, montre sous ce massif musculaire l'existence de nombreux petits follicules clos constituant chez la Lamproie un organe nouveau : la glande thyroïde, GT. figure 2.

La transformation des poches branchiales, la disparition de l'endostyle, l'apparition de l'œsophage et de la glande thyroïde, tels sont les faits principaux marquant la métamorphose de la cavité branchiale de l'Ammocète. Aussi, ces différents points feront-ils l'objet de notre travail. Nous constaterons d'ailleurs que l'endostyle ne disparaît pas

totalement au cours de la transformation, il subit une réduction de volume considérable, mais une partie de l'épithélium qui le constituait persiste ; nous verrons comment les follicules thyroïdiens de la Lamproie prennent naissance

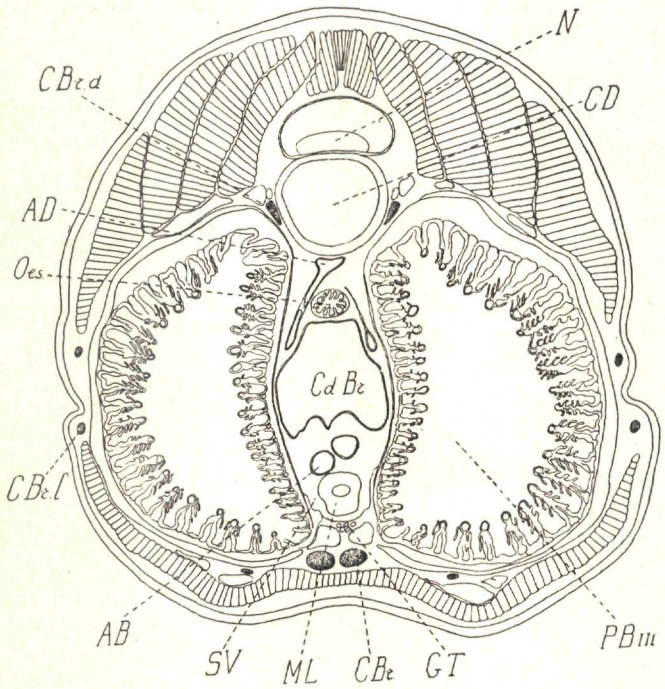


FIGURE 2. — Section transversale d'une jeune Lamproie au niveau du quatrième arc branchial.

AB	Artère branchiale.	CdBr	Conduit branchial médian.
AD	Aorte dorsale.	CD	Chorde dorsale.
Arc B	Arc branchial.	GT	Glande thyroïde.
CBr	Corbeille branchiale :	ML	Muscle lingual.
d	Baguettes dorsales,	PB	Poche branchiale.
l	Baguettes latérales,	Oes	Oesophage.
v	Baguettes ventrales.	SV	Sinus ventral.

aux dépens de cette portion déterminée de l'endostyle de l'Ammocète. Cette étude constituera la première partie de notre travail. Dans une seconde partie, nous chercherons à reconnaître le mode de formation de l'œsophage de la

Lamproie aux dépens du repli dorsal de l'Ammocète. L'étude de la métamorphose des poches branchiales sera reprise ultérieurement.

Au début de ce travail, nous nous faisons un plaisir de remercier M. le professeur DAMAS. Nous le remercions d'avoir mis à notre disposition un matériel précieux. Nous le remercions de n'avoir cessé de nous guider par ses conseils éclairés. C'est grâce à M. le Professeur que cette étude put être menée à bonne fin. Qu'il reçoive ici l'expression de notre profonde gratitude.

PREMIÈRE PARTIE

L'ENDOSTYLE DE L'AMMOCÈTE. SA TRANSFORMATION EN LA GLANDE THYROIDE DE LA LAMPROIE

Historique

L'anatomie de l'endostyle, celle de la glande thyroïde de la Lamproie ont été décrites à maintes reprises. La disparition de l'endostyle a été observée, sa transformation en corps thyroïde a été signalée, mais la façon dont s'opère cette métamorphose n'est guère connue.

C'est RATHKE qui, en 1826, découvrit l'endostyle chez l'Ammocète.

A. MÜLLER qui, en 1856, constata pour la première fois la transformation de l'Ammocète en Lamproie l'avait observé également. Il signale l'existence chez la larve d'un organe situé dans l'épaisseur de la paroi ventrale ; il semble ignorer la nature et la fonction de cet organe, mais il en constate la disparition au cours de la métamorphose.

« L'attention est attirée par un organe situé dans l'épaisseur du corps au devant du cœur dans la région du larynx. Il se montre sous la forme d'un ovale allongé nettement accusé, ressemblant à une vésicule séparée sur la ligne médiane ;

il devient l'appareil de succion qui distingue les Lamproies des Ammocètes. »

C'est W. MÜLLER qui reconnut le premier — en 1873 — que l'endostyle de l'Ammocète était homologue d'une part à la gouttière hypobranchiale de l'Amphioxus et des Tuniciers, d'autre part à la glande thyroïde de la Lamproie et des Vertébrés supérieurs. Il reconnaît, en effet, que durant la métamorphose l'endostyle de l'Ammocète donne naissance à de nombreux petits follicules clos indépendants, constituant sous le massif lingual de la Lamproie un organe nouveau : la glande thyroïde.

« Durch die mächtige Entwicklung, der Zungenmuskulatur, welche bei der Umwandlung der Larven in die geschlechtsreifen Thiere sich einstellt, wird das ganze Organ gleich den beiden vor dem Eingang zur Kiemenhöhle liegenden Schlundsegeln zur Atrophie gebracht. Nur ein geringer Rest seiner Epithelialbekleidung entgeht der Vernichtung ; er entwickelt sich zur Schildrüse, welche bei dem geschlechtsreifen Thiere unterhalb der langen Zungenmuskulatur vom zweiten bis vierten Kiemensackpaar sich erstreckt und von einer mässig grossen Anzahl rings geschlossener von intensiv braungelb gefärbtem cylindrischen Epithel ausgekleideter Follikel gebildet wird. »

SCHNEIDER, la même année, dans son traité d'Anatomie et d'Embryologie des Vertébrés, après avoir décrit l'Ammocète et la Lamproie, explique en quelques lignes la façon dont les follicules thyroïdiens de l'adulte prendraient naissance aux dépens des cellules glandulaires de l'endostyle de la larve.

« Wenn die Metamorphose stattfindet, so verschwindet das Wimperepithel, die dünnen Bindegewebsplatten, welche die einzelnen Stränge der Drüse trennen, verdicken sich und schliessen die Drüsenzellen ein. Die Drüsenzellen behalten zuerst ihre Länge bei, dann werden sie niedriger und bedecken die von dem umgebenden Bindegewebe gebildete Wand wie Epithelzellen. So lange die Drüsenzellen kenntlich sind, bieten die Querschnitte die gewönliche Anordnung der

Stränge dar. Später, wie in unserer Figur, ist dieselbe, wenn auch undeutlicher, doch noch kenntlich, bis zuletzt die Schläuche sprossen und einzelne Stücke sich abschnüren und dadurch das ursprüngliche Bild vollständig verwischen. »

A. DOHRN précise l'origine de l'endostyle. En 1886, il publie une étude dans laquelle il démontre comment cet organe de l'Ammocète apparaît, comme l'endostyle de l'Amphioxus, sous la forme d'une gouttière au plancher du pharynx. Il suit la séparation de cette gouttière par rapport à la cavité branchiale et en décrit les modifications ultérieures.

L'étude de l'endostyle est reprise par REESE en 1902. Cet auteur s'attache surtout à en suivre les complications chez l'Ammocète. Il ne retrouve plus la glande thyroïde chez de grandes Lamproies marines arrivées à maturité sexuelle, mais il en avait constaté l'existence chez de jeunes Lamproies nouvellement métamorphosées ; aussi, admet-il, que cet organe disparaît chez les animaux âgés. Il termine en émettant l'hypothèse que la partie antérieure de l'endostyle pourrait donner naissance aux glandes salivaires de la Lamproie.

« As no trace whatever of this basilar or salivary gland could be found in even the oldest larvae at hand, which must have been very nearly ready to undergo transformation, though several well preserved and stained series examined, it seemed possible that this gland might have been developed from the anterior part of the larval thyroid, or from the pair of deep ciliated grooves which run forward from the opening of the thyroid and which are not present, as such in the adult condition. The similarity in the secretion and function of the larval thyroid to the secretion and function of a salivary gland seems to support this view. »

MARINE reprend la question en confirmant, en partie du m ns, les faits observés antérieurement par MÜLLER et SCHNEIDER. En 1915, il publie un travail intitulé : The Metamorphose of the endostyle (thyroid gland) of *Ammocoetes* branchialis (larval land-locked *Petromyzon* marinus

Jordan or *Petromyzon* dorsatus Wilder). Après avoir rappelé brièvement l'anatomie et l'histologie de la glande de l'Ammocète, il en décrit la disparition et la transformation en corps thyroïde. Son étude est plus poussée que celle de SCHNEIDER. Tandis que ce dernier expliquait la formation des follicules thyroïdiens aux dépens des cellules glandulaires de l'endostyle, MARINE en démontre l'origine aux dépens de l'épithélium cilié voisinant les angles de la cavité endostylaire.

On peut donc dire que l'endostyle est bien connu quant à son anatomie et à son développement. L'histologie est moins débrouillée ; REESE et MARINE se plaignent de la difficulté d'obtenir de bonnes préparations ; de fait, l'interprétation des images microscopiques n'est pas aisée. La transformation de l'endostyle est moins connue ; à notre connaissance, en dehors du travail de MARINE, il n'existe à ce sujet aucune étude suivie.

J'ai contrôlé par l'examen du matériel mis à ma disposition les observations de cet auteur ; je me suis efforcée de les compléter tout en les confirmant.

Je décrirai d'abord l'anatomie et l'histologie de l'endostyle à la période d'état, afin d'avoir un point de comparaison pour l'étude de la métamorphose.

A. — L'ENDOSTYLE DE L'AMMOCÈTE

Position de l'endostyle

L'endostyle de l'Ammocète est un organe relativement volumineux dépendant du pharynx. Il s'étend du deuxième au cinquième arc branchial interne. Dans une coupe transversale, il occupe la saillie ventrale entre la double série de poches branchiales, End, figure 1. Les baguettes cartilagineuses longitudinales, C Br v, qui relient ventralement les arcs branchiaux externes de la corbeille branchiale, s'écartent à son niveau et suivent ses bords droit et gauche. Ces baguettes sont réunies par un forte cloison fibreuse qui l'encadrent ventralement. L'artère branchiale primaire se

bifurque immédiatement en arrière de l'endostyle et ses deux branches AB s'insinuent entre cet organe et le pharynx.

Forme générale de l'endostyle

L'endostyle est entouré par une gaine conjonctive propre ; aussi est-il facilement isolé et disséqué.

Examiné par sa face dorsale, il offre une symétrie bilatérale très marquée ; en vue ventrale, il apparaît comme deux bandes parallèles séparées par une fente étroite. Nous verrons,

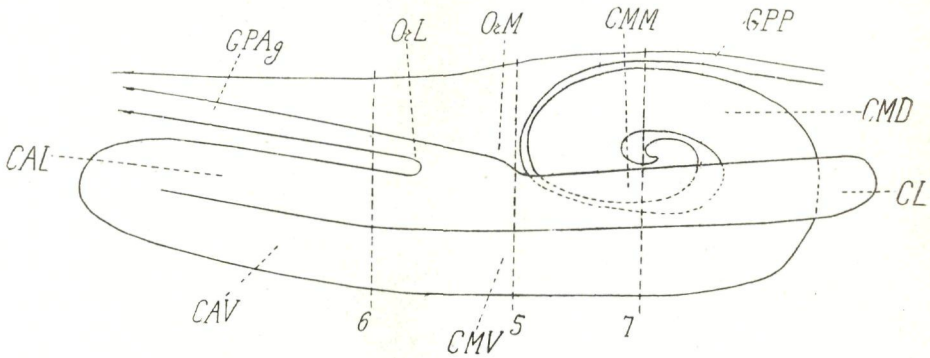


FIGURE 3. — Vue latérale de l'endostyle de l'Ammocète.

CAL Cavité antérieure latérale.
CAV Cavité antérieure ventrale.
CL Cavité latérale.
CMD Cavité médiane dorsale.
CMM Cavité médiane moyenne.
CMV Cavité médiane ventrale.
GPA Gouttière pharyngienne antérieure.
GPP Gouttière pharyngienne postérieure.
OrM Orifice médian de l'endostyle.
OrL Orifice latéral de l'endostyle.

en effet, que toute sa portion antérieure est divisée en deux tubes complètement isolés par une cloison médiane. Cette cloison se prolonge comme un simple repli dans toute la portion postérieure.

En vue latérale, l'endostyle a la forme de la lettre T renversée, figure 3 ; la branche verticale qui répond au tube excréteur est très courte ; la branche horizontale est très longue et ses deux moitiés se comportent différemment.

Chacun des deux tubes antérieurs se porte d'arrière en avant, se replie ensuite d'avant en arrière, passe sur les côtés du tube excréteur et se continue en une portion latérale CL, qui dépasse le rameau postérieur. Celui-ci, se replie du côté dorsal et s'enroule en crosse.

On voit donc que, si l'endostyle n'occupe qu'une partie restreinte du plancher du pharynx, il s'accroît en se repliant sur lui-même. Déroulé, il atteindrait, en effet, la longueur de la cavité branchiale.

Développement de l'endostyle

Ces complications de la forme extérieure de l'endostyle sont secondaires. L'organe de l'Ammocète, comme celui de l'Amphioxus, prend naissance sous la forme d'un sillon creusant la face ventrale du pharynx ; ce sillon persiste chez les Tuniciers et les Céphalochordés ; chez la Lamproie, il s'isole plus complètement du pharynx.

La gouttière hypobranchiale primitive de la jeune Ammocète, au lieu de s'étendre, comme chez l'Amphioxus, sous toute la longueur de la cavité pharyngienne, reste confinée sous les poches branchiales antérieures : II, III et IV. Très tôt, elle s'approfondit ; un repli de nature conjonctive refoule ses bords antérieur et postérieur respectivement d'avant en arrière et d'arrière en avant. La gouttière endostylaire est ainsi transformée en un tube horizontal qui ne communique avec le pharynx que par un tube vertical situé à la moitié de sa longueur. A ce moment, l'endostyle prend donc la forme d'un T renversé ; la branche moyenne courte représente le tube excréteur de la glande et réunit la partie horizontale avec le pharynx.

De même que l'organe s'est séparé du pharynx par la formation d'une cloison conjonctive horizontale ; de même il tend à se diviser en deux moitiés symétriques par l'apparition d'une cloison conjonctive médiane. Celle-ci avance de l'extrémité antérieure de l'organe vers l'orifice. Ce cloisonnement sagittal n'affecte que la portion antérieure de la

glande qui se présente ainsi sous la forme de deux tubes parallèles. Dans la moitié postérieure à l'orifice, le cloisonnement est incomplet, il provoque simplement l'apparition d'une crête médiane ventrale faisant saillie à l'intérieur de la cavité qui reste commune.

Le tube endostylaire s'accroît, avons-nous dit, en se repliant sur lui-même. Cet accroissement affecte de façons différentes les deux extrémités de l'organe, figure 3. Chacun des deux tubes antérieurs, CAV, se replie sur lui-même latéralement, CAL, et, croissant d'avant en arrière, dépasse le niveau du tube excréteur, se place sur les côtés de la partie postérieure médiane au delà de laquelle il se prolonge quelque peu. Cette moitié postérieure médiane, d'autre part, reste indivise, se replie en avant dans le plan médian et, se heurtant au tube excréteur, s'enroule en crosse.

Constitution de l'endostyle

Nous retrouverons dans l'endostyle de l'Ammocète les éléments caractéristiques de la gouttière hypobranchiale de l'Amphioxus. Cette dernière, figure 4, se différencie en son

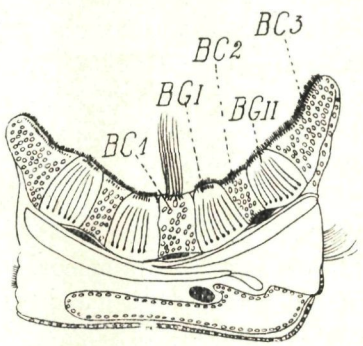


FIGURE 4.
Section transversale de l'endostyle de l'Amphioxus. D'après BENHAM, dans Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs.

milieu et donne naissance à une bande ciliaire médiane, BCl, flanquée à droite et à gauche de deux bandes glandulaires BGI et BGII, qui alternent elles-mêmes avec deux bandes

ciliaires BC2 et BC3, cette dernière se continuant dans l'épithélium pharyngien.

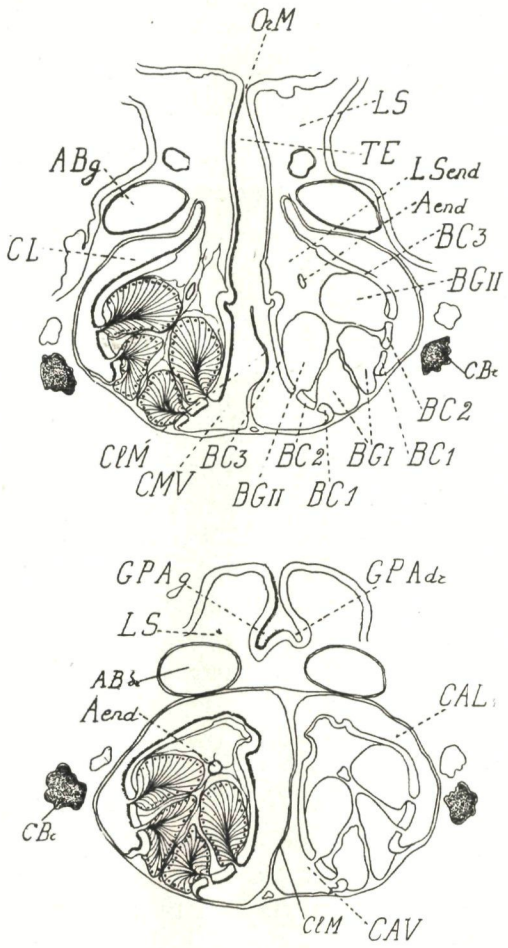
Pour décrire l'endostyle de l'Ammocète, nous nous servirons de la figure 5 ; celle-ci représente une section transversale passant par le milieu de l'organe ; elle en montre la communication avec le pharynx au niveau du quatrième arc branchial interne.

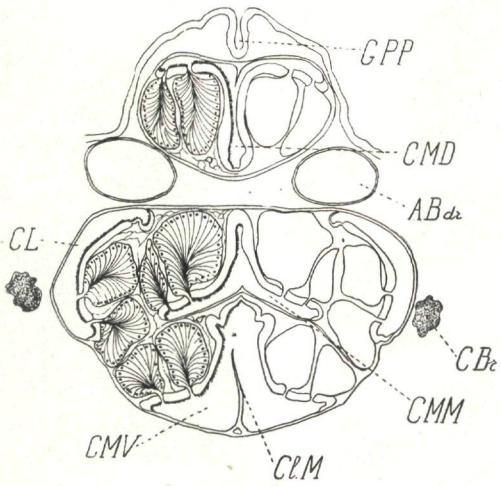
L'orifice OrM est réduit à une fente étroite ; il conduit dans un tube vertical : le tube excréteur TE. Celui-ci s'étale ventralement dans une cavité médiane de forme triangulaire, CMV. L'ensemble offre, en quelque sorte, l'aspect d'une gouttière très profonde qui est entièrement comparable à la gouttière hypobranchiale de l'Amphioxus telle qu'elle est figurée en 4 ; nous y retrouverons, en effet, les mêmes éléments se succédant dans le même ordre, à savoir :

1. La bande ciliaire 3 BC3, qui par le tube excréteur prolonge l'épithélium pharyngien.
2. La bande glandulaire II, BGII.
3. La bande ciliaire 2, BC2.
4. La bande glandulaire I, BGI.
5. Quant au champ médian, il est beaucoup plus développé chez l'Ammocète que chez l'Amphioxus. Il est, en effet, constitué lui-même de plusieurs parties. La cloison sagittale CIM qui divise incomplètement la cavité ventrale en deux chambres, droite et gauche, fait partie de ce champ médian ; elle est revêtue d'un épithélium relativement plat, représenté dans le dessin par l'épaisseur du trait. Cet épithélium qui se prolonge au plancher de la cavité ne devient cilié qu'aux angles de cette cavité. La bande ciliaire 1 de l'endostyle de l'Ammocète, BCl, qui est très étroite, ne correspond, par conséquent, qu'à une petite partie de la bande ciliaire médiane de l'organe correspondant de l'Amphioxus.

Bien que nous y retrouvions les mêmes éléments caractéristiques, l'endostyle de l'Ammocète offre cependant un aspect très différent de la gouttière hypobranchiale de l'Amphioxus. L'étude embryologique de l'endostyle de l'Ammocète donnerait seule l'explication de ces différences.

Tandis que chez l'Amphioxus, les bandes ciliaires et glandulaires ont à peu près le même volume et forment un épithélium continu ayant partout la même épaisseur, chez la larve de Lamproie, elles se différencient et se séparent les unes des autres, les bandes ciliaires prenant un aspect tout différent des bandes glandulaires. Les premières, en effet, se développent en surface ; leur ensemble constitue un véritable épithélium cilié interrompu de chaque côté en deux places





FIGURES 5, 6, 7.
Sections transversales de l'endostyle de l'Ammocète.

AB	Artère branchiale.
dr	artère droite,
g	artère gauche.
Aend	Artère endostylaire.
ArcB	Arc branchial.
BC1, BC2, BC3	Bandes ciliaires 1, 2, 3.
BGI, BGII	Bandes glandulaires I, II.
CBr	Corbeille branchiale.
CAL	Cavité antérieure latérale.
CAV	Cavité antérieure ventrale.
CL	Cavité latérale.
CMD	Cavité médiane dorsale.
CMM	Cavité médiane moyenne.
CMV	Cavité médiane ventrale.
Cl	Cloison médiane.
GPA	Gouttière pharyngienne antérieure :
dr	gouttière droite,
g	gouttière gauche.
GPP	Gouttière pharyngienne postérieure.
LS	Lacunes sanguines.
LSend	Lacunes sanguines de l'endostyle.
OrM	Orifice médian de l'endostyle.
OrL	Orifice latéral de l'endostyle.
TE	Tube excréteur

seulement, c'est-à-dire au niveau des deux lignes longitudinales suivant lesquelles débouchent les bandes glandulaires. Les cellules de ces dernières se sont, au contraire, considérablement allongées ; d'autre part, à mesure que les bandes

ciliaires s'étalaient et se rapprochaient, elles se sont enfoncées sous l'épithélium cilié ; finalement la bande glandulaire n'est restée en relation avec la cavité endostylaire que par une étroite fente resserrée entre deux bandes ciliaires. Nous verrons, plus tard, au chapitre de l'histologie, quels sont les rapports des cellules glandulaires avec la cavité endostylaire.

Nous avons ainsi défini la composition élémentaire de l'endostyle ; la forme générale de cet organe a été décrite plus haut ; il nous reste à suivre de façon plus précise les bandes ciliaires et glandulaires dans tous les replis de la glande.

L'ensemble décrit plus haut se prolonge sans changement notable à la face inférieure de l'organe ; mais les bandes ciliaires 3 droite et gauche se sont soudées entre elles, isolant complètement la cavité médiane ventrale, CMV, figure 7. Nous appellerons : portion médiane ventrale de l'endostyle, l'ensemble des bandes ciliaires et glandulaires décrites plus haut avec la cavité médiane ventrale qu'elles délimitent. A l'extrémité postérieure de l'organe, la cavité, les bandes ciliaires et glandulaires de la portion médiane ventrale se replient dorsalement et se continuent dans une portion médiane dorsale, CMD, figure 7, qui revient en avant vers l'orifice. En arrière de celui-ci, la portion dorsale de l'endostyle se recourbe à nouveau, mais ventralement, cette fois, pour s'intercaler entre les portions médianes dorsale et ventrale, CMM, figure 7. Cette portion médiane moyenne de la glande se retrouve dans la figure 7.

Partant de l'orifice, revenons maintenant vers l'extrémité antérieure de l'endostyle. Immédiatement en avant de l'orifice, la crête médiane se relève, atteint le plafond de la cavité ventrale qu'elle divise en deux moitiés indépendantes, CAV, figure 6. Dans chacune de ces deux cavités, les bandes ciliaires et glandulaires de la portion médiane ventrale se prolongent jusqu'à l'extrémité antérieure de l'organe, où nous les voyons se replier sur elles-mêmes, pour revenir en arrière, constituant une nouvelle portion de l'endostyle :

la portion latérale. En avant de l'orifice, les cavités des portions latérale CAL et antérieure ventrale CAV se confondent, les deux bandes ciliaires 3 restant soudées entre elles ; ce n'est qu'au niveau de l'orifice que la cavité latérale s'isole en une cavité indépendante CL, que nous retrouvons dans toute la portion postérieure de l'organe, à droite et à gauche de la portion médiane.

Les différentes portions de l'endostyle sont séparées par des cloisons fibreuses ; des travées conjonctives prolongent ces cloisons et pénètrent dans l'organe lui-même, entourant les bandes glandulaires et les isolant les unes des autres. Ces travées délimitent de nombreuses lacunes sanguines : les lacunes endostylaires, LS End.

A l'intérieur de ces lacunes, on observe, figures 5, 6, 7, la section d'un petit vaisseau, l'artère endostylaire, A end. Celle-ci se détache du vaisseau situé au-dessus de l'artère branchiale primaire dans la figure 5, elle pénètre dans l'endostyle au niveau du tube excréteur, aux environs de la coupe figurée en 5, elle se bifurque et ses deux branches se prolongent, l'une jusqu'à l'extrémité antérieure, l'autre jusqu'à l'extrémité postérieure du tube endostylaire.

Gouttières pharyngiennes et orifice endostylaire

Les sections transversales de l'endostyle montrent l'existence de gouttières GPP et GPA, creusant le plancher du pharynx. En arrière de l'orifice endostylaire, il n'y a qu'une gouttière, elle est médiane, nous la désignerons : gouttière pharyngienne postérieure, GPP ; en avant de l'orifice, il y a deux gouttières symétriques : les gouttières pharyngiennes antérieures, GPA ; chacune d'elles se prolonge en avant de la première poche branchiale et remonte dorsalement en suivant le premier arc, constituant ainsi la moitié correspondante du cercle péricoronal. C'est par l'ensemble de ces gouttières que les produits de sécrétion de l'endostyle seront évacués et transportés dans les différentes parties de la cavité branchiale.

L'endostyle, avons-nous dit, s'ouvre dans le pharynx sous la quatrième paire d'arcs branchiaux par un orifice étroit et allongé. A ce niveau, les gouttières pharyngiennes antérieures et postérieure s'approfondissent et par la paroi du tube excréteur se continuent dans les deux bandes cilaires 3 droite et gauche de la portion ventrale de la glande, figure 5. La gouttière que constituent ces deux bandes ciliaires soudées dans toute la portion postérieure de l'organe, se continue, par conséquent, par la lèvre postérieure de l'orifice dans la gouttière creusant la face ventrale du pharynx en arrière du quatrième arc branchial. Il est donc à supposer que tout le mucus produit par la portion postérieure de l'endostyle est chassé vers l'orifice par les bandes ciliaires, et dirigé ensuite par la gouttière pharyngienne postérieure vers les dernières poches branchiales.

Les produits de sécrétion de la partie ventrale des deux tubes antérieurs peuvent de la même façon être évacués par les gouttières pharyngiennes antérieures vers les cercles péricoronaux.

Les produits de sécrétion des parties latérales de l'organe suivront le même chemin. Chacun de ces deux tubes possède, en effet, son orifice particulier. Dans la figure 5, on voit que chacune des cavités latérales émet à son angle médian dorsal un prolongement qui passe immédiatement en dedans des artères branchiales primaires AB. Si l'on suit la série de coupes d'arrière en avant, on voit ce prolongement se séparer en un tube qui se continue, immédiatement en avant de la lèvre antérieure de l'orifice principal, avec le fond de l'une des deux gouttières pharyngiennes antérieures.

Dans son travail, REESE décrit ces trois orifices et en explique les rapports avec les différentes cavités de l'endostyle.

Histologie de l'endostyle

Bandes glandulaires. — L'histologie des bandes glandulaires est peu connue. Les auteurs n'en donnent que de très

courtes descriptions ; REESE et MARINE se plaignent de la difficulté d'obtenir de bonnes préparations ; de fait, l'interprétation des images microscopiques ne se fait pas sans difficulté.

La figure 1 de la planche VIII représente la section transversale de l'endostyle d'une grande Ammocète, elle intéresse la portion médiane dorsale de l'organe (voir figure 7 du texte), seule la moitié droite de la coupe est figurée. En parcourant la cavité de droite à gauche, nous rencontrerons donc successivement : la bande ciliaire 1, la bande glandulaire I, la bande ciliaire 2, la bande glandulaire II, la bande ciliaire 3.

La figure représente les bandes glandulaires telles qu'elles apparaissent dans nos préparations. Les deux bandes constituent de volumineuses masses à section polygonale et débouchent dans la cavité endostylaire par un col très étroit resserré entre deux bandes ciliaires. Elles ne diffèrent guère par leur structure. Toutes deux, elles apparaissent abondamment chargées d'éléments très colorés : les mitochondries, parmi lesquelles on ne peut distinguer ni limites, ni contours cellulaires. Ces mitochondries paraissent disposées en éventail par rapport à un axe d'aspect clair et uniforme qui fait suite à l'orifice ; elles sont plus fines à la périphérie de la bande et deviennent plus volumineuses et plus allongées en se rapprochant du centre. Les noyaux ne s'observent qu'à la périphérie de la bande. Bien que les limites cellulaires soient invisibles, il est aisé de comprendre que les cellules, comme les mitochondries qu'elles renferment, sont disposées en éventail par rapport à l'axe plus clair et que les noyaux sont refoulés à la base de la cellule. Cette description des bandes glandulaires est celle qu'en donnent tous les auteurs. Nous verrons tantôt de façon plus précise comment les cellules se comportent au niveau de l'axe et de l'orifice de la bande.

Examinons d'abord les sections longitudinales de l'endostyle.

La figure 2 de la planche VIII représente une section frontale intéressant la moitié droite de l'organe ; elle passe légèrement en arrière de l'orifice de la bande glandulaire II de la portion ventrale. Elle montre de gauche à droite :

a) la bande ciliaire 3 coupée obliquement ;
b) le capillaire qui s'allonge entre cette bande ciliaire et la bande glandulaire II ;
c) la bande glandulaire II de la portion ventrale ;
d) la bande glandulaire I de la portion ventrale ;
e) la cloison conjonctive séparant la portion médiane ventrale de la portion latérale ;
f) la bande glandulaire I de la portion latérale ;
g) la gaine conjonctive de la glande.

Si on reporte cette section frontale de la glande sur une coupe transversale, on remarque qu'elle intéresse de manières très différentes les divers éléments constituant les bandes glandulaires.

En *c*, la bande II est coupée perpendiculairement à son axe, celui-ci est à gauche dans la figure ; il se montre constitué de fines fibrilles parallèles, très rapprochées les unes des autres et fortement colorées ; dans la moitié droite de la même bande, nous retrouvons les noyaux appliqués contre la paroi et les mitochondries sont allongées ; les cellules sont, en effet, coupées longitudinalement.

En *d*, la bande glandulaire I est intéressée dans sa plus grande largeur ; à droite les cellules sont aussi coupées longitudinalement, elles offrent le même aspect que dans la bande précédente ; mais la moitié gauche de cette bande glandulaire I est plus difficile à comprendre ; de distance en distance, nous retrouvons les fibrilles observées dans la bande II, mais elles sont ici séparées par des amas de granulations ; nous chercherons tantôt à en donner l'explication.

Enfin la dernière partie *f* de la figure 2 correspond à la bande glandulaire I de la portion latérale. Elle montre les cellules coupées perpendiculairement à leur axe.

La figure 3, une section frontale également, intéresse la bande glandulaire II de la portion latérale de l'endostyle ; l'axe de la bande est ici coupé parallèlement à sa direction, mais il montre le même aspect que dans la figure 1 *c*. Les cils vibratils qui paraissent surmonter les cellules appartiennent, en réalité, aux cellules voisines de l'orifice.

Dans les coupes transversales, au niveau de l'axe les fibrilles se retrouvent donc dans deux directions perpendiculaires, elles représentent, par conséquent, la section transversale de minces lamelles étroitement superposées. Ce sont ces lamelles coupées tangentiellement qui donnent à l'axe l'aspect clair et uniforme observé dans les sections transversales de la glande. Chacune de ces lamelles, nous semble-t-il, correspond à l'extrémité distale d'une cellule glandulaire. Ces cellules sont très longues, elles se dirigent de la périphérie vers l'axe de la bande ; gardant dans tout leur parcours leur largeur basale, elles atteignent chacune l'orifice de la bande et débouchent toutes dans la cavité endostylaire les unes au-dessus des autres. Dans l'épaisseur d'une même section transversale, les cellules sont, par conséquent, beaucoup plus nombreuses au niveau de l'axe et de l'orifice qu'en un point quelconque de la périphérie de la bande ; aussi lorsqu'elles se rapprochent du centre, les cellules doivent-elles s'aplatir et se laminer pour passer les unes sous les autres.

L'aspect de la moitié gauche de la bande glandulaire I représentée en *d* dans la figure 2 de la planche se comprend aisément maintenant. Dans cette section nous avons donc de ce côté, à la fois la section de l'extrémité antérieure des cellules plus profondes qui apparaissent dans la coupe sous la forme de fibrilles et la section transversale des cellules voisines de l'orifice intéressées plus près de la base ; ce sont elles qui sont représentées dans la figure par les amas de granulations que nous retrouvons de distance en distance entre les groupes de fibrilles. A l'intérieur d'une même cellule nous pouvons, en effet, reconnaître différentes régions. Ce sont en partant de la base :

une région basale renfermant le noyau ;
une portion chargée de mitochondries très allongées et fortement colorées ;
une portion claire et uniforme occupant l'axe de la bande et correspondant à la partie aplatie de la cellule ;
un cadre cellulaire entourant l'orifice de la cellule.

Bandes ciliaires. — Les bandes ciliaires sont mieux connues au point de vue histologique que les bandes glandulaires. Dans son travail sur la métamorphose de l'endostyle, MARINE décrit l'épithélium cilié de la glande de l'Ammocète, et il en désigne les différentes portions : épithéliums II, III, IV ; les chiffres I et V lui servant à désigner, d'une part les bandes glandulaires, d'autre part l'épithélium cubique qui revêt la gaine conjonctive.

En examinant la première figure de la planche VIII, on observe ces différences de structure qu'offrent les bandes ciliaires d'une région à l'autre de la cavité endostylaire. Pour décrire cette figure, nous partirons de la crête médiane ; celle-ci, à ce niveau, est peu élevée ; la coupe passe, en effet, près de l'extrémité postérieure du tube endostylaire. Cette crête est tapissée par un épithélium cubique, celui-ci se prolonge à la face dorsale de la cavité contre la gaine conjonctive ; au niveau de l'angle, il passe insensiblement dans la première bande ciliaire ; les cellules cubiques s'élèvent peu à peu, se rétrécissent, deviennent cylindriques, puis ciliées ; MARINE désigne sous le nom d'épithélium IV cette étroite bande non ciliée qui revêt l'angle de la cavité endostylaire.

Les bandes ciliées 1 et 2, la portion de la bande 3 qui voisine immédiatement l'orifice de la bande glandulaire II offrent toutes les trois la même structure. Les cellules sont étroites, serrées les unes contre les autres ; leurs cils vibratils sont longs, le noyau est allongé au centre, le protoplasme est clair, on y distingue nettement les racines ciliaires. MARINE a donné à cet ensemble le nom d'épithélium II.

Mais à mesure que l'on s'éloigne de l'orifice de la bande

glandulaire II, l'épithélium cilié s'épaissit, les cellules deviennent plus larges, elles sont nettement séparées les unes des autres ; leurs limites sont très visibles ; le noyau arrondi occupe le centre de l'élément ; le protoplasme plus sombre que dans les bandes précédentes paraît finement strié. Fréquemment on observe à l'intérieur de la cellule un ou deux corpuscules en forme de cônes placés immédiatement au-dessus ou en dessous du noyau. On remarque, en outre, çà et là de fines granulations brunâtres que l'on retrouvera dans la suite. MARINE appelle : épithélium III, cette portion épaissie de la bande ciliaire 3.

A l'épithélium III fait brusquement suite un épithélium moins élevé, mais cilié également ; MARINE l'appelle : épithélium IV. Au niveau de l'orifice, l'épithélium IV se continue par la paroi du tube excréteur dans l'épithélium pharyngien.

B. — LA DÉGÉNÉRESCENCE DE L'ENDOSTYLE. LA FORMATION DES FOLLICULES THYROÏDIENS DE LA LAMPROIE

Première phase

L'examen d'un individu au début de la métamorphose montre déjà d'importantes modifications de la région ventrale du pharynx. L'endostyle est fortement rétréci ; son orifice, partiellement refermé. Ces modifications, toutefois, n'altèrent pas la forme générale de l'organe. Celui-ci a conservé toute sa longueur ; comme chez l'Ammocète, en avant il dépasse légèrement le second arc branchial efférent, en arrière il se prolonge quelque peu au delà du cinquième. Il offre toujours les portions directes et réfléchies médianes et latérales observées chez la larve. Mais l'examen attentif des sections microscopiques révèle de profondes altérations histologiques.

Les figures 1 et 2 de la planche IX représentent deux de ces sections ; la première intéresse la portion antérieure de

l'endostyle, le tube gauche est seul représenté ; la deuxième figure se rapporte à un stade un peu plus avancé, elle montre la portion médiane ventrale de la glande flanquée à droite et à gauche des portions latérales ; la section passe immédiatement en arrière de l'ancien orifice. Celui-ci, chez cet individu, est complètement refermé ; non seulement les parois du tube excréteur sont appliquées l'une contre l'autre, mais les épithéliums sont fusionnés ; l'organe est ainsi appendu au pharynx par un cordon cellulaire plein. Comparativement à la longueur du tube excréteur de l'Ammocète, cette union est considérablement diminuée dans le sens antéro-postérieur.

Les deux figures indiquent nettement les modifications de structure que subissent les différentes parties de l'endostyle : bandes ciliaires, bandes glandulaires, gaine fibreuse.

L'endostyle, avons-nous dit, s'est fortement rétréci. Cette diminution de volume tient en bonne partie à la dégénérescence des bandes glandulaires. On se rend compte de cette dégénérescence en comparant les figures 1 et 2 de la planche IX à la première figure de la planche précédente qui représente au même grossissement la section transversale d'une portion de l'endostyle de l'Ammocète. Non seulement les bandes glandulaires sont considérablement réduites en volume, mais elles ont perdu toute relation avec les cavités endostylaires, elles sont détachées de l'épithélium cilié et complètement entourées par le tissu conjonctif. Leur aspect est totalement modifié, les mitochondries ont disparu, les cellules gardent leur disposition en éventail, mais leur nombre paraît diminué et leur protoplasme est creusé de cavités ; les bandes glandulaires sont évidemment en voie de résorption. Dans cette résorption, les deux bandes ne paraissent pas se comporter de la même façon. Tandis que la bande II constitue encore un cordon plein de forme cylindrique, la bande I est déjà découpée en portions irrégulières et par places, elle semble faire totalement défaut.

Les bandes ciliaires constituent maintenant un épithélium continu ; mais celui-ci est chiffonné sur lui-même. Ses

cellules se sont épaissies, elles paraissent d'ailleurs frappées de dégénérescence. Toutefois on distingue encore les différences de structure reconnues chez l'Ammocète, soit les épithéliums désignés par MARINE : épithéliums II, III, IV et V. Mais l'étendue de l'épithélium II est considérablement diminuée et dans la partie épaissie de la bande ciliaire 3 les grains brunâtres, observés chez la larve, sont devenus extrêmement nombreux. Il n'y a guère que la région des angles qui conserve un aspect normal ; ces angles sont, d'ailleurs, marqués d'une façon beaucoup plus nette qu'auparavant.

La figure 2 indique, en outre, les modifications de structure altérant l'épithélium cubique qui revêt la crête médiane. Celle-ci, envahie par le tissu conjonctif et les lacunes sanguines, est considérablement épaissie, elle est chiffonnée tandis que les cellules cubiques qui la tapissaient se sont fortement élevées et creusées de grandes vacuoles.

Chez l'Ammocète l'endostyle était entouré d'une gaine fibreuse très nette, celle-ci dans les figures 1 et 2 de la planche IX a conservé, du côté dorsal, son aspect normal compact ; mais l'arc conjonctif qui la doublait ventralement n'est plus marqué d'une façon aussi nette que chez l'Ammocète. Il est séparé de la glande par les lacunes ventrales qui s'étendent de plus en plus et pénètrent entre les fibres de la gaine. Des fibres conjonctives, d'autre part, ont fait irruption à l'intérieur même de l'organe. Des lames conjonctives entourant les différentes bandes glandulaires existaient déjà chez l'Ammocète ; mais les travées sont ici beaucoup plus nombreuses, elles forment entre les bandes ciliaires et glandulaires un réseau riche en éléments cellulaires. Ceux-ci, très vraisemblablement, sont des leucocytes qui jouent un rôle capital dans la résorption de l'endostyle. En effet, dans l'artère branchiale primaire, comme dans les lacunes qui entourent la glande, on distingue un grand nombre de leucocytes. Au milieu de cette masse qui s'organise en tissu, l'artère endostylaire se maintient.

Deuxième phase

Les figures suivantes : 3, 4 et 5 se rapportent malheureusement à un stade beaucoup plus avancé dans la métamorphose. La dégénérescence de l'endostyle s'est accentuée rapidement, l'organe avait d'ailleurs perdu toute communication avec le pharynx. Une section transversale d'un individu à ce stade a déjà l'allure que représente la figure 2 du texte. Les poches branchiales s'isolent du conduit médian, le sinus ventral se développe progressivement, le muscle lingual apparaît, tandis que l'endostyle devient minuscule. Au faible grossissement du microscope, il est à peine reconnaissable du tissu conjonctif dans lequel il est plongé. Les cavités endostylaires sont, en effet, presque disparues. Les tubes antérieurs de l'organe apparaissent comme deux petites masses en forme de croissant. Les figures 3 et 5 de la planche représentent deux de ces formations, la seconde se rapporte à un stade un peu plus avancé que la première. Les deux sections passent près de l'extrémité antérieure de l'organe ; elles correspondent à la première figure de la planche. La figure 4 intéresse le milieu de l'organe représenté par la figure 3 ; elle est comparable à la figure 2 de la planche et à la figure 5 du texte ; on y retrouve les restes : au centre, de la portion médiane ventrale ; sur les côtés, des portions latérales. Les trois tubes sont fortement écartés par suite de l'envahissement par le tissu conjonctif ; la section passe au voisinage de l'ancien orifice ; le tube excréteur n'est plus représenté à ce stade que par une lame monocellulaire très courte qu'on ne retrouve que dans quelques coupes.

En comparant entre elles ces images, on se rend compte de la diminution progressive de volume que subit l'endostyle ; mais cet organe ne se résorbe pas seulement en épaisseur ; son extension longitudinale est également diminuée. Alors que chez l'Ammocète il dépassait en avant le second arc branchial efférent, il débute maintenant à mi-distance entre le deuxième et le troisième arc ; son extrémité postérieure, par contre, ne se déplace guère.

Les figures 3, 4 et 5 montrent que les modifications histologiques correspondant à ce stade sont très importantes. Dans la figure 3, le tube antérieur montre encore un reste de l'ancienne cavité, celle-ci est représentée par une fente étroite. La paroi cubique qui la délimitait du côté de la gaine fibreuse n'est plus intacte ; elle a cédé en plus d'un endroit ; elle est, en effet, découpée par des infiltrations conjonctives ; elle est, en outre, chargée de gros grains brunâtres. En plusieurs points du dessin, on peut suivre la pénétration des éléments conjonctifs à travers l'épithélium cubique, mais cet envahissement se fait notamment au niveau des angles de la cavité, là où l'épithélium cubique se replie dans l'épithélium cilié. La figure 5 montre un stade plus avancé dans cette désorganisation ; on remarque qu'au voisinage des angles, le tissu conjonctif a perforé l'enveloppe épithéliale et envoie deux sortes de cornes qui pénètrent dans la cavité de l'organe et la remplissent presqu'entièrement, car les fentes représentées dans la figure paraissent plutôt dues à un décollement et à un retrait artificiel. L'épithélium cubique forme une lamelle incomplète et rongée en maints endroits.

Quant à l'épithélium cilié, il est en résorption complète. Ses cellules sont amoncelées en tas irréguliers, on n'y distingue plus ni cils vibratils, ni limites cellulaires nettes. Cette région est, d'ailleurs, bourrée de gros grains brunâtres qui sont le signe indubitable de la dégénérescence des cellules.

Ces aspects sont en rapport avec la destruction de l'endostyle. Il en est un qui, au contraire, prépare sa transformation en corps thyroïde. Dans la figure 3, du côté droit, on remarque qu'au voisinage des angles du croissant, l'ancien épithélium cilié a conservé sa disposition primitive ; il passe insensiblement dans l'épithélium cubique entourant un reste de l'ancienne cavité endostylaire. L'angle correspondant de la figure 5 montre, au contraire, l'épithélium cilié détaché de l'épithélium cubique, se repliant sur lui-même pour délimiter une petite cavité arrondie. D'autres sections montreraient des images analogues, mais les cavités

ne sont pas continues dans toute la longueur de l'organe, elles représentent de petits espaces sphériques indépendants : les follicules thyroïdiens. L'angle gauche de la figure ne montre pas de cavité parce que la coupe passe entre deux vésicules successives.

Ces observations sont de grande importance car elles indiquent nettement l'origine des follicules thyroïdiens. Leur cavité serait un reste de l'ancienne cavité endostylaire de l'Ammocète ; leur paroi, une portion des bandes ciliaires de la larve ; toutes les autres parties de l'endostyle disparaissent. A ce stade déjà, on ne retrouve aucune trace des bandes glandulaires ; par contre le réseau conjonctif qui s'étendait à l'intérieur de la glande est devenu très dense. La figure 3 montre dans ce tissu une masse très noire, constituée vraisemblablement de grains de pigment agglomérés. Durant toute la métamorphose, les lacunes s'étendent progressivement ; elles s'infiltrent même entre les différentes portions de l'endostyle, comme le montre notamment la figure 4. A ce niveau la dégénérescence de l'endostyle est encore plus avancée que dans la portion antérieure de l'organe ; les cavités endostylaires ont presqu'entièrement disparu. Le tube latéral gauche montre encore la continuité de l'épithélium cilié avec l'épithélium cubique, mais à l'intérieur de ce dernier on ne distingue plus aucune structure cellulaire ; tout l'épithélium est bourré de gros grains brunâtres. Le tube droit est tout à fait fragmenté, on y reconnaît déjà deux follicules thyroïdiens en voie de formation au niveau des angles de l'ancienne cavité. La portion médiane de la glande est encore plus dégénérée ; il ne reste que quelques fragments de l'épithélium cubique complètement isolés dans le tissu conjonctif. Le reste de l'organe a perdu sa disposition épithéliale primitive et est envahi de grains brunâtres. Toutefois, en trois points correspondant aux angles de l'ancienne cavité, les cellules demeurent intactes et conservent une disposition régulière enveloppant une cavité qui deviendra un follicule thyroïdien.

Troisième phase

La résorption de l'endostyle est presqu'entièrement terminée dans les figures 6, 7 et 8. Les deux premières appartiennent à un même individu ; la troisième se rapporte à une Ammocète un peu plus avancée dans la métamorphose. Les figures 6 et 8 intéressent la portion antérieure de l'organe ; la figure 7, la portion postérieure. Chez ces deux animaux la glande s'est fortement raccourcie ; en avant elle ne dépasse plus ou guère le troisième arc efférent. Sa limite postérieure, par contre, n'a pas changé.

Ces trois images nous permettront de terminer la description de la formation des follicules thyroïdiens. L'organe que représentent les figures 6 et 7 n'est plus continu déjà ; les infiltrations conjonctives achèvent de le découper en une série de petites masses folliculaires indépendantes dont les cavités sont délimitées par un épithélium cubique. La figure 6 montre deux de ces follicules complètement formés. Mais à ce stade tous les follicules sont encore fort dispersés ; ils restent séparés par des masses importantes de tissu conjonctif. Dans ce tissu persistent toujours des restes de l'épithélium endostylaire de la larve ; ainsi la figure 6 montre sous les deux vésicules quelques débris de l'ancien épithélium cubique.

La figure 8 se rapporte à un stade un peu plus avancé ; les follicules sont encore largement séparés par le tissu conjonctif ; mais ils commencent à se succéder de façon régulière dans toute la longueur de l'organe. La dégénérescence de l'endostyle n'est cependant pas encore complètement terminée ; on aperçoit toujours dans le tissu périphérique, comme dans l'épaisseur des parois, de nombreuses boules brunâtres en voie de transport.

La comparaison de la figure 6 avec les figures 1, 3 et 5 démontre que les cavités folliculaires proviennent des angles de l'ancienne cavité endostylaire, mais il n'est pas possible de retrouver toujours dans la disposition des follicules thyroïdiens des traces authentiques de la forme de l'organe

primitif. Il est indubitable que le découpage de l'endostyle par le tissu conjonctif se fait d'une manière extrêmement irrégulière. Ainsi la figure 5 montre vers le milieu du croissant une tendance des cellules à s'orienter autour d'une cavité centrale ; une section légèrement postérieure montre, en effet, à cet endroit un follicule semblable à celui que l'on observe à l'angle du croissant.

Nous arrivons ainsi au dernier stade de la métamorphose et à la Lamproie transformée. La figure 2 du texte représente la section transversale d'une toute jeune Lamproie. Elle a été décrite plus haut ; elle montre, notamment la situation de la glande thyroïde, GT, au plancher du pharynx. Les follicules sont plongés dans le tissu conjonctif et placés entre, d'une part, le sinus ventral SV et, d'autre part, les baguettes cartilagineuses ventrales de la corbeille branchiale CBr v. Les figures 9 et 10 de la planche IX correspondent à ce stade. La figure 9 intéresse la portion antérieure de la glande, elle est comparable aux figures 1, 3, 5, 6 et 8 de la même planche ; la figure 10 est une section de la portion postérieure de l'organe. Celui-ci, comme il a été dit plus haut, s'étend du troisième au cinquième arc branchial efférent. Il a la forme d'un Y très allongé. Comme aux stades précédents nous retrouvons, en effet, sous la troisième poche branchiale, deux branches latérales symétriques : restes des deux tubes antérieurs de l'endostyle de l'Ammocète ; sous la quatrième poche, un massif médian unique, correspondant à la portion postérieure médiane de l'organe larvaire.

La glande thyroïde de la Lamproie

Pour décrire les follicules thyroïdiens de la Lamproie, nous nous adresserons à un animal adulte. La figure 11 représente la section transversale de la glande d'un grand individu de *Petromyzon Fluviatilis* capturé au moment de la ponte. La coupe passe sous la troisième poche branchiale, la moitié gauche de l'organe est seule figurée. La comparaison de cette image avec les figures précédentes montre que les

follicules thyroïdiens sont ici beaucoup plus nombreux qu'à la fin de la métamorphose et que les uns sont délimités par un épithélium cubique, les autres par un épithélium prismatique. La comparaison de la figure 11 avec une section frontale de la glande, montrerait d'autre part que les follicules sont, en général, des ovoïdes ou même des cordons allongés suivant la longueur de l'organe. Les différents follicules sont séparés les uns des autres par du tissu conjonctif entre les fibres duquel circulent les capillaires sanguins.

La figure 12 représente un follicule de taille moyenne. Sa paroi est constituée d'un épithélium prismatique relativement élevé ; le protoplasme est finement strié, les noyaux occupent la moitié inférieure des cellules, les limites cellulaires sont peu marquées. La substance colloïde est rétractée au centre de la cavité, elle apparaît comme une masse brunâtre, homogène, dans laquelle se distinguent des petites sphères plus claires. Les follicules de cette espèce sont, de loin, les plus nombreux dans la glande de la Lamproie. Il en existe cependant d'autres, plus rares, dont la paroi est constituée d'un épithélium cubique ; ces vésicules renferment la même substance colloïde que les vésicules précédentes ; la figure 11 en montre plusieurs. Ces différences de hauteur de l'épithélium répondent vraisemblablement à des phases différentes du travail glandulaire. Toutefois la présence de nombreux follicules à épithélium élevé semble démontrer une période de grande activité sécrétoire, activité en rapport, sans doute, avec la période de reproduction.

Les follicules ne sont pas toujours totalement entourés par le tissu conjonctif. Ils se succèdent parfois sans interruption, constituant de longues chaînes. Les coupes frontales montrent, entre autres, deux chaînes particulièrement importantes ; elles sont latérales et se prolongent sous toute la longueur de la quatrième poche branchiale. La figure 16 en représente une courte portion ; comme le montre cette image, les cavités folliculaires sont ici tantôt fort allongées, tantôt petites et arrondies. Il est possible que ces formations

soient des restes de l'endostyle de l'Ammocète dont le découpage par le tissu conjonctif ne s'est pas poursuivi de façon complète. Les deux cordons observés au niveau de la quatrième poche branchiale semblent, en effet, correspondre à la portion postérieure des tubes latéraux de l'endostyle.

On observe fréquemment dans l'épaisseur des parois folliculaires une ou même plusieurs petites cavités plus ou moins complètement limitées par un épithélium cubique. Ces cavités, qui n'ont aucun rapport avec la cavité principale contiennent la même substance colloïde que cette dernière. Peut-être représentent-elles de jeunes vésicules en voie de formation ? Il est possible aussi que ce soient des vésicules déjà anciennes, qui se sont formées, la métamorphose terminée, en bourgeonnant aux dépens de follicules plus âgés, le follicule secondaire ne s'étant détaché du follicule primaire que d'une façon plus ou moins complète. Le nombre des follicules a, en effet, considérablement augmenté depuis la fin de la métamorphose. Les figures 13, 14 et 15 montrent la formation de trois de ces follicules paraissant se succéder à trois stades différents. Dans la première de ces images, le nouveau follicule fait encore complètement partie de la paroi du follicule aux dépens duquel il a bourgeonné ; dans la seconde, il est complètement entouré par un épithélium qui lui est propre ; dans la dernière, follicules primaire et secondaire sont détachés l'un de l'autre.

Dans une des deux glandes examinées, quelques follicules d'un aspect tout à fait particulier ont été observés. La figure 17 représente un de ces follicules ; l'épaisseur de sa paroi est très inégale ; d'un côté l'épithélium est simple, très plat, sans structure cellulaire apparente ; de l'autre, il est stratifié, mais on n'y distingue plus ni cellules cubiques, ni cellules cylindriques ; tous les éléments paraissent en dégénérescence, ils sont arrondis, creusés de grandes vacuoles ; la cavité folliculaire ne contient pas de substance colloïde. Dans tout l'organe on compte 6 ou 7 de ces follicules, ils sont tous situés dans la moitié antérieure de la glande. Dans cette région on observe également 2 ou 3 follicules très grands

dont les dimensions atteignent 4 à 5 fois celles du follicule représenté en 12. Il ne nous est pas possible d'expliquer la signification de ces formations. Peut-être représentent-elles des vésicules en dégénérescence ?

Conclusions

L'intérêt de cette étude était de préciser l'origine de la glande thyroïde des Vertébrés, et d'en confirmer les rapports avec l'endostyle des Prochordés. Chez les Vertébrés, en effet, la glande thyroïde apparaît comme telle directement. L'embryologie de cet organe est d'ailleurs bien connue. Nous donnerons ici la description qu'en fait Brachet dans son Traité d'Embryologie des Vertébrés (p. 442) :

« Chez tous les autres Vertébrés (autres que les Cyclostomes), y compris les Amniotes, le développement du corps thyroïde est très uniforme. Il apparaît à des stades très reculés, alors que la membrane pharyngienne existe encore ou vient de se rompre. Dans tous les cas, c'est une évagination, creuse d'emblée, ou pleine d'abord et creuse ensuite, de l'épithélium de la paroi du pharynx. Elle occupe exactement le plan médian, juste derrière l'ébauche de la bouche et au devant du cœur ; elle s'enfonce dans le tissu de la lame péricardique entre les extrémités internes des arcs hyoïdiens (Verdun). Ce cul de sac, ou ce bouton s'étrangle, puis s'isole rapidement de son lieu d'origine ; il prolifère, ses parois bourgeonnent en des diverticules secondaires qui se libèrent plus ou moins complètement. Jamais chez l'adulte, la thyroïde n'est un organe conglomeré. »

L'étude de la formation de la thyroïde chez la Lamproie indique de façon plus précise ses origines et ses relations avec l'endostyle de l'Ammocète et la gouttière hypobranchiale de l'Amphioxus et des Tuniciers auxquels il est homologue. Seule, en effet, la Lamproie présente successivement les deux organes. En tant que larve, elle possède un endostyle comparable à celui des Chordés inférieurs ; à

l'état adulte, elle possède une glande à follicules clos analogue à la thyroïde des Vertébrés. Les Tuniciers et l'Amphioxus n'ont que l'endostyle ; chez les Vertébrés autres que la Lamproie, la glande thyroïde apparaît d'emblée comme un organe vésiculeux. C'est au cours du développement et de la métamorphose de l'Ammocète que nous assistons à la transformation de la gouttière hypobranchiale en endostyle d'abord, et en glande thyroïde ensuite. Aussi la Lamproie qui se place à la base du groupe des Vertébrés, forme-t-elle sous ce rapport, entre autres, le trait d'union entre, d'une part, les Prochordés : Tuniciers et Amphioxus, et d'autre part, les Vertébrés supérieurs.

Il est intéressant de rappeler que la métamorphose de la Lamproie est en relation avec les modes de vie différents de la larve et de l'adulte. L'Ammocète est un petit animal tubicole, microphage, qui se nourrit, à la façon des Tuniciers et de l'Amphioxus, des particules amenées par le courant d'eau respiratoire. L'eau en traversant le pharynx se charge du mucus sécrété par l'endostyle. Ce mucus est, en effet, chassé par les gouttières pharyngiennes et péricoronales dans les différentes régions de la cavité branchiale. Les particules alimentaires sont ainsi agglutinées et récoltées sur les parois de la branchie, d'où elles sont reprises et dirigées ensuite par un mouvement de cils vibratils vers l'œsophage. La Lamproie adulte est, au contraire, un animal carnassier, vivant en semi-parasite, s'attaquant à des proies vivantes. Aussi nous assistons, durant la métamorphose, à l'apparition d'un œsophage différencié, complètement séparé de la cavité pharyngienne. Les poches branchiales ne jouant plus aucun rôle digestif, l'endostyle est dès lors devenu inutile comme tel.

Nous avons, dans la description, précisé quelle était la partie de l'organe de l'Ammocète qui donnait naissance aux follicules thyroïdiens. La majeure partie de l'endostyle disparaît. Les bandes glandulaires, l'épithélium cubique qui tapissait la cavité dégénèrent complètement ; l'épithélium cilié est résorbé en grande partie, il persiste seulement au niveau des angles de la cavité. C'est cette portion de l'épi-

thélium endostylaire qui donne naissance aux follicules thyroïdiens. Mais le découpage de l'organe se faisant de façon tout à fait irrégulière, il n'est guère possible de déterminer exactement quelles sont les cellules qui interviennent dans la formation de ces follicules. S'agit-il simplement de l'épithélium non cilié qui revêt l'angle de la cavité, soit de l'épithélium que MARINE désigne : épithélium IV ? ou bien les bandes ciliaires 1 et 2, épithélium II de MARINE, entrent-elles en jeu également ? Il est difficile de conclure de façon certaine d'autant plus que les deux stades que représentent les figures 1 et 2 d'une part, et 3 d'autre part, sont assez éloignés. Les deux premières images montrent cependant, que les bandes ciliaires 1 et 2 sont fortement réduites en surface tandis que l'épithélium de l'angle semble, au contraire, se développer progressivement, ce qui tendrait à faire jouer à ce dernier le rôle principal dans la formation des follicules thyroïdiens.

D'après ce qui précède, les désignations : endostyle et glande thyroïde ne peuvent-être, nous semble-t-il, indifféremment employées l'une pour l'autre.

La glande thyroïde, en effet, ne représente qu'une petite partie de l'endostyle. Or, le même terme ne peut servir à désigner le tout et la partie. La gouttière hypobranchiale des Tuniciers et de l'Amphioxus ne peut donc être appelée : glande thyroïde, ce terme ne s'appliquant qu'à une portion minime de cet organe. Nous dénommerons dès lors : endostyle, l'organe des Tuniciers et de l'Amphioxus ; glande thyroïde : l'organe de la Lamproie et des Vertébrés.

L'agent principal provoquant la dégénérescence de l'endostyle est, nous l'avons déjà dit, le tissu conjonctif.

Celui-ci envahit entièrement l'organe, il en isole les unes des autres les différentes portions, pénètre entre les bandes glandulaires, les découpe et les englobe. S'infiltrant, d'autre part dans la cavité endostylaire, il sépare l'épithélium cubique de l'épithélium cilié. Ce tissu conjonctif, de plus en plus dense à mesure que la métamorphose s'accomplit, se

montre chargé de nombreux leucocytes qui jouent un rôle important dans la résorption des cellules.

La métamorphose de l'endostyle décrite, il est aisé d'y reconnaître trois phases principales correspondant : les deux premières à la dégénérescence de l'organe, la troisième à la formation des follicules thyroïdiens.

La première phase est marquée par une diminution notable de l'épaisseur de l'endostyle. Celui-ci conserve cependant toute sa longueur ; mais les bandes glandulaires disparaissent et l'épithélium cilié se chiffonne. La glande communique toujours avec le pharynx ou vient de se fermer. Les figures 1 et 2 de la planche VI illustrent ce stade.

La deuxième phase correspond à un état beaucoup plus avancé dans la résorption. On ne distingue plus dans l'endostyle ni bandes glandulaires, ni gaine conjonctive, ni épithélium cubique ou cilié. L'extrémité antérieure de la glande est alors reportée à mi-distance entre le deuxième et le troisième arc branchial efférent. A la fin de cette phase apparaissent les premiers follicules thyroïdiens.

Mais ce n'est qu'au cours de la dernière phase que ces follicules se succèdent de façon quelque peu régulière. La dégénérescence de l'endostyle est alors à peu près terminée. L'organe s'est complètement retiré de la deuxième poche branchiale. Les figures 6, 7, 8 et 9 se rapportent à cette phase.

Il nous reste, enfin, à ajouter que les hypothèses de MÜLLER et de SCHNEIDER ne sont pas justifiées. Nous avons déjà cité ces hypothèses dans l'introduction. Par contre, nous pouvons confirmer les résultats de MARINE. Cet auteur, en effet, explique comment les vésicules thyroïdiennes de la Lamproie prennent naissance aux dépens de l'épithélium voisinant les angles de la cavité endostylaire, soit de l'épithélium qu'il désigne sous le nom d'épithélium IV.

DEUXIÈME PARTIE

LE REPLI DORSAL DE L'AMMOCÈTE. LA FORMATION DE L'ŒSOPHAGE DE LA LAMPROIE

Historique

A notre connaissance le développement de l'œsophage de la Lamproie n'a jamais été étudié de manière précise.

Un résumé des travaux antérieurs a été donné dans : *Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs*, par RAUTHER, de la manière suivante :

« Die Sonderung des Oesophagus vom Bronchus oder Wassergang bei der Metamorphose wurde insbesonders durch NESTLER aufgeklärt. Bei Verwandlungsstadien von P planeri fand er den schon von A. SCHNEIDER erwähnten dorsomedian über den Kiemendarm hinziehenden soliden Zellenstrang, konnte aber weiter feststellen, das derselbe als eine wulstförmige Epithelwucherung längs der unteren Kante der dorsalen Falte im Kiemenraum entsteht ; er schnürt sich dann vom Kiemendarmepithel ab und erhält zunächst unregelmässige vakuolenartige Höhlungen. Die Mündung unmittelbar vor dem Velum ist ventral von dem « Zwisschengaumensegel » begrenzt. Wie die Verbindung dieses neugebildeten Oesophagus mit dem Kiemen- mit dem Mitteldarm verbindenden Darmabschnitt, dem « Magen » Langerhans', vor sich geht, stellte auch NESTLER nicht genau fest ; jedenfalls gehen auch an ihm, während der ursprüngliche Mageneingang am hinteren Ende des verselbständigten Kiemendarms (jetzt Bronchus) sich Schliesst, tiefgreifende Veränderungen vor sich ; sein Epithel wird mehrschichtig und wuchert so stark, dass das Lumen zeitweilig völlig verdrängt wird, bis endlich wieder eine an Weite der früheren nachstehende Höhlung auftritt. Wahrscheinlich ist es der Bezirk des früheren Mageneingangs, von wo die Neubildungen nach vorn und hinten aus-

gehen und wo die Verbindung des vorderen und hinteren definitiven Vorderdarms erfolgt. »

Nous confirmerons que l'œsophage de la Lamproie se forme aux dépens du repli dorsal du pharynx, en précisant autant que possible le processus de cette séparation qui comporte des détails extrêmement remarquables.

Notre exposé se divisera en deux parties :

A) La description du repli dorsal de l'Ammocète.

B) La formation de l'œsophage de la Lamproie.

A. — Le repli dorsal de l'Ammocète

Le repli dorsal de l'Ammocète s'étend d'un bout à l'autre du pharynx en s'appuyant sous la notochorde. Une section sagittale de l'animal donnerait une idée assez exacte de ce repli et en montrerait notamment le bord inférieur festonné, chacun des creux correspondant à un arc branchial interne. La figure 8 du texte représente une série de croquis montrant les différents aspects qu'offrent quelques sections transversales de la crête, faites à différents niveaux d'une même poche branchiale.

Considéré à mi-distance entre deux arcs, le repli présente l'aspect figuré en *c*. Son insertion sous l'aorte dorsale AD est très étroite ; à ce niveau les deux épithéliums ne sont séparés que par une bande relativement mince de tissu conjonctif ; mais ce tissu de soutien est considérablement épaissi à l'extrémité distale de la crête, celle-ci se terminant par un bord mousse.

La figure 1 de la planche X représente à un fort grossissement la moitié inférieure du croquis *c*. Dans l'épithélium de recouvrement, on distingue différentes zones nettement marquées. La base du repli est revêtue d'un épithélium stratifié dont la couche basale est formée de cellules prismatiques, les couches supérieures d'éléments polygonaux. La figure 1 ne montre qu'une très courte portion de cet épithélium ; en effet, à mesure que l'on s'éloigne de la noto-

chorde, les cellules prismatiques s'élèvent de plus en plus aux dépens des assises supérieures ; dans la moitié inférieure de la crête, elles constituent à elles seules à peu près toute l'épaisseur de l'épithélium ; à ce niveau, en effet, elles ne sont recouvertes que d'une seule assise de cellules très plates ; celles-ci finalement disparaissent à leur tour ; l'épithélium

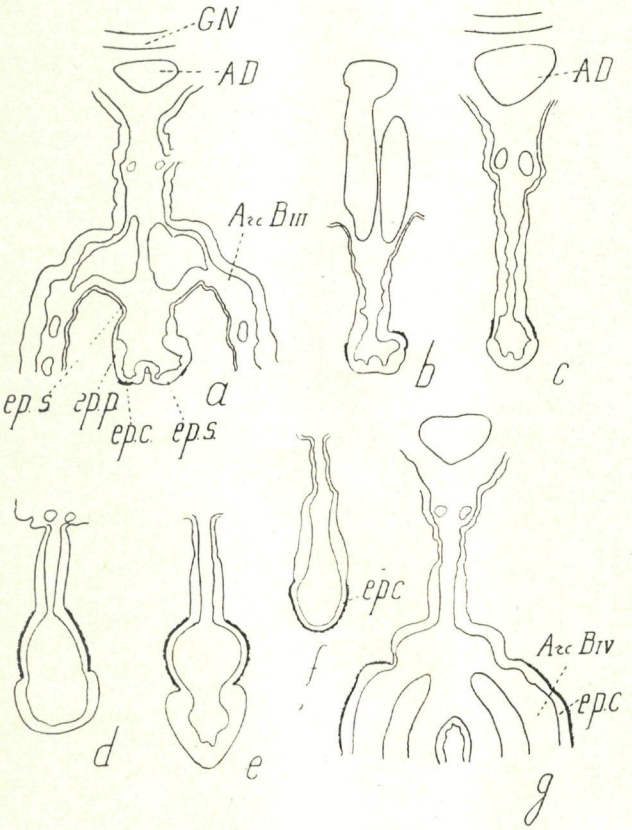


FIGURE 8. — Quelques sections transversales du repli dorsal de l'Ammocète. Toutes les coupes sont faites au niveau de la troisième poche branchiale.

AD	Aorte dorsale.	epp	Epithélium prismatique.
ArcB	Arc branchial.	eps	Epithélium stratifié.
epc	Epithélium cilié.	GN	Gaine de la notochorde.

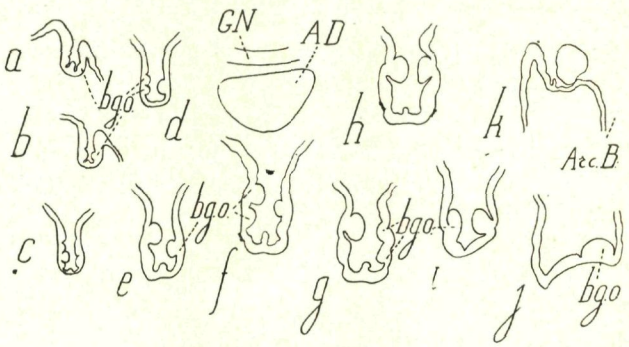


FIGURE 9. — Quelques sections transversales du repli dorsal d'une Ammocète au début de la métamorphose. Toutes les coupes sont faites au niveau de la cinquième poche branchiale.

AD Aorte dorsale. bgo Bourgeon œsophagien.
ArcB Arc branchial.

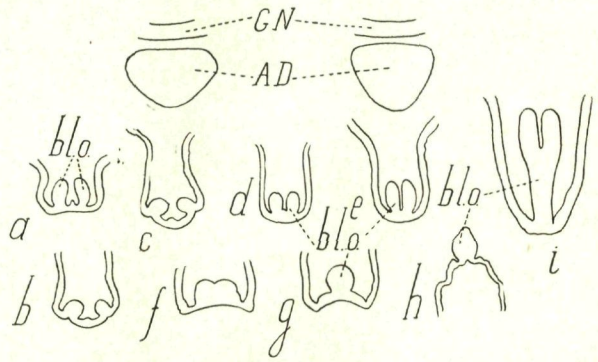


FIGURE 10. — Quelques sections transversales du repli dorsal d'une Ammocète en métamorphose montrant la formation des bourrelets œsophagiens.

AD Aorte dorsale. GN Gaine de la notochorde.
blo Bourrelet œsophagien,

stratifié a fait place à un épithélium prismatique simple très élevé. A cet épithélium fait suite un épithélium cilié. Enfin le bord libre du repli est revêtu d'un épithélium stratifié analogue à celui de la base.

Le repli dorsal est soutenu par du tissu conjonctif creusé de nombreuses lacunes sanguines.

A l'intérieur d'une même poche branchiale, la crête se prolonge telle qu'elle est figurée en *c* sur un long parcours. Ce n'est qu'aux environs de l'arc que son aspect est modifié. En comparant entre eux les croquis de la figure 8, on constate, en effet, que le repli dorsal est, en réalité, une formation discontinue. Le croquis *a* intéresse le troisième arc branchial interne, *g* le quatrième, mais à un niveau antérieur. Tous deux montrent la façon dont ces arcs se soudent aux faces latérales du repli. Le croquis *a* indique, en outre, que les différentes zones épithéliales : épithéliums stratifié, prismatique et cilié qui revêtent la crête, naissent à la face interne des arcs branchiaux. A l'extrémité postérieure de la poche branchiale, immédiatement en avant de l'arc ultérieur, l'épithélium stratifié garnissant le bord libre du repli, après s'être considérablement épaissi (*d*, *e*) disparaît brusquement (*f*), tandis que l'épithélium cilié se prolonge à la face externe des arcs (*g*). La même disposition se répète au niveau de chaque arc et de chaque poche branchiale ; à *g* ferait suite un croquis *h* tout à fait semblable à *a*.

En arrière du pharynx, la crête dorsale se prolonge sur une courte distance à l'intérieur de l'œsophage. Celui-ci s'ouvre, en effet, dans la dernière poche branchiale dorsalement, immédiatement sous la notochorde.

Si l'on remonte d'autre part, à l'extrémité antérieure de la cavité branchiale, on constate qu'à l'intérieur de la première poche le repli diminue peu à peu de hauteur. L'épithélium stratifié garnissant le bord libre disparaît, il est remplacé par l'épithélium cilié ; le repli offre donc le même aspect qu'à l'extrémité postérieure des poches, soit l'aspect figuré en *f* figure 8. Au niveau du premier arc le repli s'aplatit, son bord libre se creuse en une large gouttière ciliée dans laquelle viennent déboucher les sillons péricoronaux droit et gauche.

A l'intérieur de la cavité branchiale de l'Ammocète, il existe donc, comme chez l'Amphioxus et les Tuniciers, tout un système de gouttières et de bandes ciliées qui assurent la capture et le transport des particules alimentaires. Les

gouttières pharyngiennes antérieures et postérieure qui partent de l'orifice endostylaire, les sillons péricoronaux qui prolongent les premières, les épithéliums ciliés garnissant le repli dorsal et les arcs branchiaux internes constituent ce système.

Tandis que les gouttières pharyngiennes et péricoronales règlent la répartition à travers la cavité branchiale du mucus sécrété par l'endostyle, les cils vibratils du repli dorsal et des arcs branchiaux paraissent assurer le transport des particules nutritives vers l'œsophage. Nous avons déjà dit, en effet, que ces particules sont amenées vers l'orifice buccal par le courant d'eau respiratoire ; en traversant la cavité branchiale l'eau se charge du mucus sécrété par l'endostyle et charrié par les différentes gouttières ; ce mucus agglutine les particules alimentaires et les colle contre la paroi pharyngienne qu'il revêt d'une sorte de voile muqueux. Il est vraisemblable que les cils vibratils des arcs branchiaux reprennent alors ce voile et que, par leur battement, ils le dirigent vers le repli dorsal, d'où il sera chassé ensuite vers l'orifice œsophagien.

Une description détaillée de ce système cilié a été donnée en 1895 par SCHAFFER [1].

B. — LA FORMATION DE L'ŒSOPHAGE DE LA LAMPROIE

Première phase

a) Formation des bourgeons œsophagiens

Si nous examinons une Ammocète au début de la métamorphose, nous constatons déjà d'importantes modifications du repli dorsal.

La figure 9 du texte et la figure 2 de la planche X représentent cet organe chez une larve au premier stade de la transformation. En comparant les croquis *c* de la figure 8 et *f* de la figure 9, on constate notamment que le repli dorsal

---

[1] SCHAFFER, J. — Ueber das Epithel des Kiemendarmes von Ammocoetes, nebst Bemerkungen über intraepitheliale Drüsen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 45, 1895.

de l'individu en métamorphose s'est fortement raccourci. La distance du bord distal de la crête à la gaine de la notochorde, est considérablement diminuée. Ce raccourcissement est accompagné de profondes modifications histologiques que montre la figure 2 de la planche X. Cette image reprend le croquis *f* de la figure 9. On y reconnaît l'épithélium stratifié garnissant le bord libre et la base du repli ; mais l'épithélium cilié est presqu'entièrement disparu ; à gauche dans la figure, on en retrouve un fragment, mais à droite il n'en reste plus trace ; il ne nous est pas possible d'indiquer par quel processus s'opère cette résorption, nous constatons seulement qu'elle se fait en même temps que la réduction de hauteur de la crête. Il ne s'agit donc pas d'un simple raccourcissement de la base du repli.

Sur les faces latérales du repli on observe de chaque côté des sortes de bourgeons arrondis qui prennent naissance aux dépens de l'épithélium prismatique épaissi et s'enfoncent dans le tissu conjonctif. La figure 2 montre quatre de ces bourgeons ; ils sont recouverts, comme l'épithélium prismatique épaissi de la larve, d'une assise de cellules très plates qui prolonge la couche superficielle de l'épithélium stratifié. Dans ces bourgeons on observe de fréquentes figures de division. Le fait est d'autant plus remarquable qu'en général il est rare d'observer des mitoses dans les tissus de l'Ammocète.

Ces bourgeons, les bourgeons œsophagiens, sont des formations discontinues, ils constituent des sortes de boutons isolés qui se succèdent irrégulièrement, à des hauteurs variables dans toute la longueur de la cavité branchiale. Les croquis de la figure 9 représentent quelques sections transversales du repli, toutes faites au niveau d'une même poche branchiale. Ils montrent les aspects différents qu'offre d'un arc à l'autre le repli dorsal à ce stade. La position, le nombre, la taille (comparer *d* et *h*) des bourgeons sont forts variables (*f* en montre quatre, *h* deux) ; tantôt ils sont nettement sur les faces latérales du repli (*d*, *e*, *f*, *g*, *h*) ; tantôt ils se rapprochent du bord libre et du plan médian (*i*, *j*). Si l'on examine

les bourgeons œsophagiens dans toute la longueur du repli, on constate qu'ils paraissent se former en arrière d'abord ; ils sont, en effet, mieux marqués dans la région postérieure de la cavité branchiale.

b) Formation des bourrelets œsophagiens

et c) Formation du cordon œsophagien

Un stade un peu plus avancé dans la métamorphose montre encore de nouvelles modifications du repli dorsal. Il suffit pour s'en rendre compte de comparer les croquis des figures 9 et 10. Les bourgeons œsophagiens ont pris un développement considérable ; en même temps, ils se sont régularisés. De chaque côté ils sont devenus contigus, ils forment de cette façon deux bourrelets continus tout à fait symétriques : les bourrelets œsophagiens. Comme le montre la figure 10, entre deux arcs branchiaux les bourrelets courrent à droite et à gauche le long du bord libre du repli, (*b*, *c*) ; mais au niveau des arcs, ils se rapprochent du plan médian (*d*) et se soudent en une formation unique (*e*, *f*).

Les mêmes aspects se répètent régulièrement dans chacune des six premières poches branchiales ; mais si on suit les bourrelets en arrière du septième arc, on les voit se fusionner à leur base et s'élever sous l'aorte dorsale en une saillie médiane unique en forme d'Y. A l'extrémité postérieure du pharynx, cette saillie s'isole complètement du bord libre du repli et rejoint l'intestin.

Les figures 3 et 4 de la planche X se rapportent à ce stade. La première passe par la quatrième poche branchiale, la seconde par la septième. Toutes deux montrent que maintenant le repli est entièrement bordé par l'épithélium stratifié. L'épithélium cilié a disparu ; l'épithélium prismatique a donné naissance aux bourgeons œsophagiens ; l'épithélium stratifié paraît d'ailleurs intervenir également dans la formation de ces bourgeons. A mesure que l'épithélium prismatique s'enfonce dans le tissu conjonctif, les épithéliums de la base et du bord libre du repli se rapprochent, leurs

assises supérieures semblent en même temps s'étendre de manière à recouvrir les bourgeons, comme le montre la figure 2, et à suivre l'épithélium prismatique dans son mouvement d'invagination, comblant ainsi le vide qu'il laisse devant lui.

Les figures observées au niveau de la dernière poche branchiale (fig. 4, pl. X et fig. 10 du texte) indiquent le sort ultérieur des bourrelets œsophagiens. Ceux-ci se fusionnent à leur base en une formation médiane qui se détache ensuite du bord libre du repli et forme sous l'aorte dorsale un cordon cellulaire plein : le cordon œsophagien.

Deuxième phase

Le creusement des cavités œsophagiennes

Le cordon œsophagien s'allonge d'une extrémité à l'autre de la cavité branchiale. En avant de la première poche il s'ouvre dans la cavité buccale. Cette région de l'orifice bucco-pharyngien est d'ailleurs totalement modifiée au cours de la métamorphose.

La figure 5 de la planche X représente une section transversale du cordon œsophagien ; elle se rapporte à une Ammocète beaucoup plus avancée dans la métamorphose que la précédente ; la coupe passe par le troisième arc branchial interne ; la section du cordon est ici un ovale aplati sous l'aorte dorsale, mais sa forme varie d'un endroit à l'autre de la cavité pharyngienne. Comme aux stades précédents, on observe encore dans la couche épithéliale qui limite le cordon, de fréquentes figures de division.

La transformation du cordon cellulaire en œsophage est illustrée par les figures 6 et 7 de la planche X, elle est assez tardive. Si l'on examine, en effet, l'individu correspondant à la figure 7, on constate que sous plus d'un rapport, notamment sous celui du squelette, l'on a affaire à une petite Lamproie. La figure 6 montre le début du creusement de la cavité œsophagienne. Le cordon cellulaire s'épaissit, sa

paroi se plisse, augmentant considérablement en surface ; le tissu conjonctif et les capillaires sanguins s'infiltrent entre ces replis. La lumière de l'œsophage apparaît comme de petites cavités isolées entre les cellules. Ces cavités de forme quelconque, sont disséminées dans l'épaisseur du cordon. Elles grandissent, se fusionnent (figure 7), rejetant les cellules contre la paroi où elles s'organisent en un épithélium continu. Mais ce n'est que tout à la fin de la métamorphose que la cavité œsophagienne est définitivement établie. La figure 8 représente une portion d'une section transversale de l'œsophage d'une toute jeune Lamproie.

Conclusions

Nous avons déjà vu à propos de l'endostyle que la dégénérescence de cet organe était lié, comme l'apparition de l'œsophage, au mode de vie nouveau de l'animal adulte. Le filtre que constituait la branchie de l'Ammocète était parfaitement adapté au régime microphage, mais il ne convient plus à l'animal carnassier qu'est la Lamproie durant son stade marin. Aussi est-il remplacé dans son rôle digestif par un œsophage différencié.

Nous avons cherché à suivre l'apparition de cet œsophage et nous avons constaté qu'il prend naissance aux dépens du repli dorsal de l'Ammocète.

L'organisation de l'œsophage se divise en deux phases principales : la première est marquée par la formation des ébauches œsophagiennes ; la seconde, par le creusement de la cavité œsophagienne.

La première phase débute très tôt au cours de la métamorphose, elle se subdivise elle-même en trois étapes :

1. La formation, sur les faces latérales du repli, de bourgeons isolés : les bourgeons œsophagiens.

2. La fusion de ces bourgeons en deux bourrelets continus : les bourrelets œsophagiens.

3. La fusion de ces bourrelets est une saillie médiane unique qui se sépare complètement du bord libre du repli

et constitue sous la Chorde dorsale un cordon cellulaire plein : le cordon œsophagien.

Les figures 1, 2, 3 et 4 de la Pl. X se rapportent à cette première phase.

La seconde phase : le creusement de la cavité œsophagienne, n'apparaît que très tard au cours de la métamorphose ; elle est illustrée par les figures 5, 6, 7 et 8 de la pl. X.

Une autre conclusion à retirer de l'examen des préparations est le fait que, pendant la métamorphose, l'animal ne se nourrit pas. Dès le début de la métamorphose, en effet, nous avons vu les deux bourrelets se fusionner et constituer un cordon cellulaire plein qui se continue dans l'intestin. Celui-ci est, d'autre part, complètement isolé de la cavité branchiale. Il a perdu, de la sorte, jusqu'à la fin de la métamorphose, toute relation avec la cavité buccale.

BIBLIOGRAPHIE

RATHKE, M. H. — Bemerkungen über den inneren Bau der Bricke, Dantzig, 1826.

MÜLLER, A. — *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1856, p. 323. — *Ann. and Mag. Natural Hist.*, 1856, ser. II, XVIII, p. 298.

MÜLLER, W. — Die Hypobranchialrinne der Tunicaten und deren Vorhandensein bei Amphioxus und den Cyclostomen. *Jena Zeitschr.*, Bd. VII, 1873.

SCHNEIDER, A. — Beiträge zur Vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. I-III, Berlin, 1879.

DOHRN, A. — Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. XII. Thyroidea und Hypobranchialrinne bei Fischen, Ammocoetes und Tunicaten. *Mitth. Zool. Stat. Neapel.*, Bd. VII, H.2. 1888.

REESE, A. M. — Structure and development of the thyroid gland in *Petromyzon*. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, 1902.

MARINE, D. — The metamorphose of the endostyle (Thyroid gland) of *Ammocoetes* branchialis (larval land-locked *Petromyzon* marinus or *Petromyzon* dorsatus). *Journ. exper. Med.*, vol. 17, p. 379-395, 5 pl.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE VIII

Histologie de l'endostyle de l'Ammocète. (grossissement : 250)

FIGURE 1. — Section transversale de la portion médiane dorsale de l'endostyle. La moitié droite de l'organe est seule représentée (voir figure 7 du texte CMD).

FIGURE 2. — Section longitudinale de l'endostyle. La coupe intéresse la moitié droite de l'organe ; elle passe légèrement en arrière de l'orifice des bandes glandulaires de la portion médiane ventrale ; elle montre de gauche à droite :
a) la bande ciliaire 3 de la portion médiane ventrale de l'endostyle,
b) un capillaire sanguin,
c) la bande glandulaire II de la portion médiane ventrale,
d) la bande glandulaire I de la portion médiane ventrale,
e) une cloison conjonctive,
f) la bande glandulaire I de la portion latérale,
g) la gaine fibreuse de l'organe.

FIGURE 3. — Section longitudinale de l'endostyle, passant par l'axe de la bande glandulaire II de la portion latérale droite.

PLANCHE IX

La métamorphose de l'endostyle de l'Ammocète en glande thyroïde. (grossissement : 250).

FIGURES 1-8. — Dégénérescence de l'endostyle.
1 et 2 : Première phase de la métamorphose.
3, 4 et 5 : Deuxième phase de la métamorphose.
6, 7 et 8 : Dernière phase de la métamorphose : formation des premiers follicules thyroïdiens.

Les sections que représentent les figures 1, 3, 5, 6 et 8 passent par la partie antérieure de l'endostyle. Seul le tube gauche de l'organe est figuré.

Les coupes 2, 4 et 7 passent au niveau de l'ancien orifice, elles correspondent à la figure 7 du texte.

FIGURES 9 et 10. — Sections transversales de la glande thyroïde d'une jeune Lamproie :

FIG. 9. — Au niveau de la troisième poche branchiale.

FIG. 10. — Au niveau de la quatrième poche branchiale.

FIGURE 11. — Section transversale de la glande thyroïde d'une Lamproie à la période de reproduction. La coupe passe au niveau de la troisième poche branchiale ; la moitié gauche de l'organe est seule figurée.

FIGURE 12. — Section longitudinale d'un follicule thyroïdien.

FIGURES 13, 14, 15. — 3 stades successifs du bourgeonnement de nouveaux follicules thyroïdiens aux dépens d'un follicule plus ancien.

FIGURE 16. — Section longitudinale de la glande thyroïde montrant une courte portion d'un cordon de follicules.

PLANCHE X

Formation de l'œsophage de la Lamproie aux dépens de la lamelle dorsale de l'Ammocète (grossissement : 250).

FIGURES 1 à 4. — Premier stade de la métamorphose : la formation des ébauches œsophagiennes.

FIGURES 5 à 9. — Deuxième stade de la métamorphose : le creusement de la cavité œsophagienne.

FIGURE 1. — Section transversale de la lamelle dorsale de l'Ammocète. La coupe passe au niveau de la troisième poche branchiale (comparer au croquis *c* de la figure 8 du texte). La moitié distale de la lamelle est seule représentée.

FIGURE 2. — Section transversale de la lamelle dorsale d'une Ammocète au début de la métamorphose, montrant la formation des bourgeons œsophagiens (comparer au croquis *f* de la figure 9 du texte).

FIGURES 3 et 4. — Sections transversales de la lamelle dorsale d'une Ammocète un peu plus avancée dans la métamorphose que la précédente.

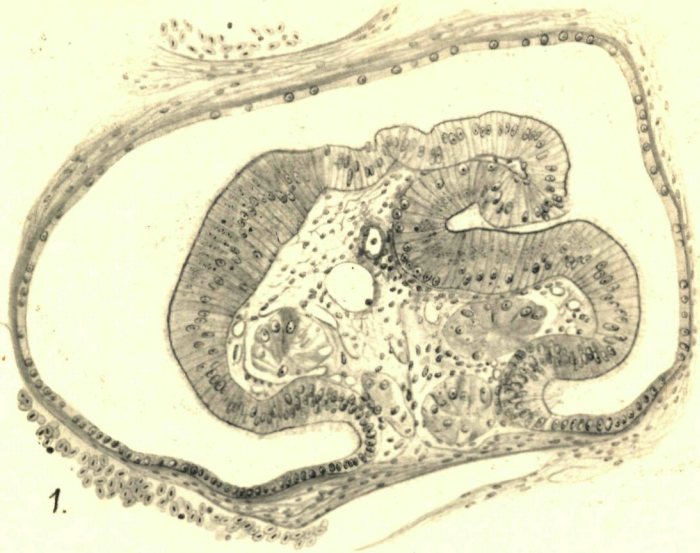
La section 3 passe par le milieu du pharynx ; elle montre la formation des bourgeons œsophagiens (comparer au croquis *c* de la figure 10 du texte).

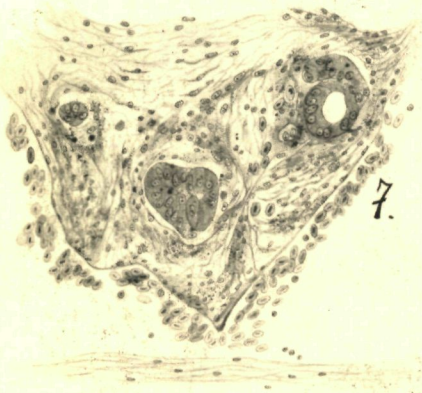
La coupe 4 est faite au niveau de l'extrémité postérieure du pharynx. Elle montre la fusion des bourrelets œsophagiens en une formation médiane.

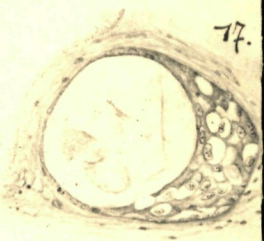
FIGURE 5. — Section transversale du cordon œsophagien.

FIGURES 6 et 7. — Sections transversales du cordon œsophagien d'individus un peu plus avancés que le précédent. Les deux figures montrent le creusement de la cavité œsophagienne.

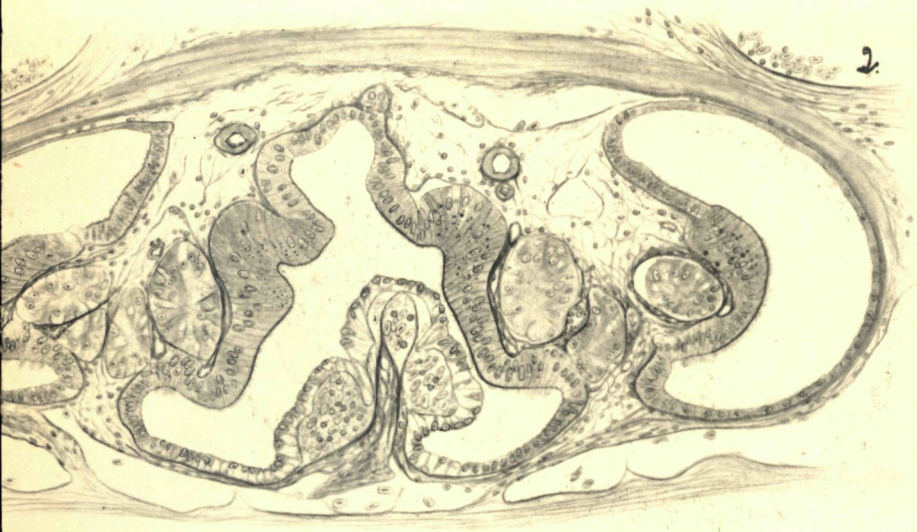
FIGURE 8. — Section transversale de l'œsophage d'une jeune Lamproie.



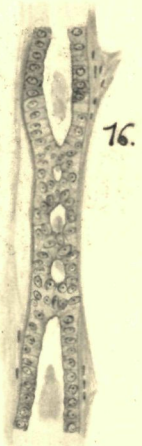




Kraentzel del.

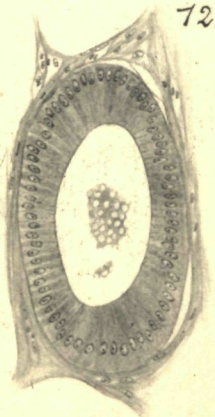

2.

4.


16.

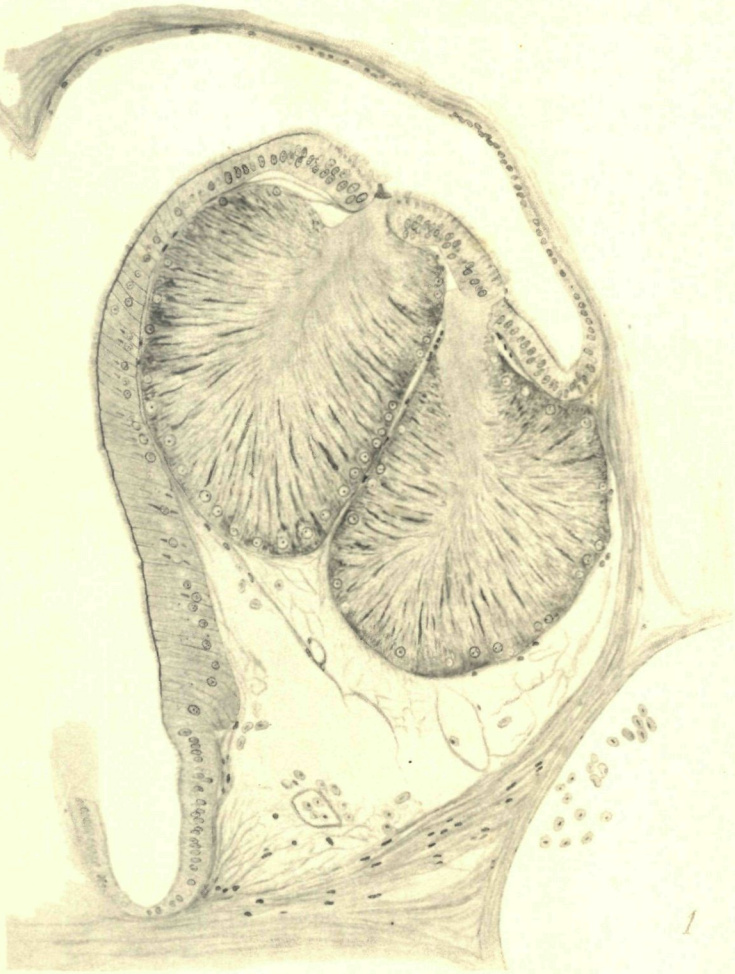
8.

10.

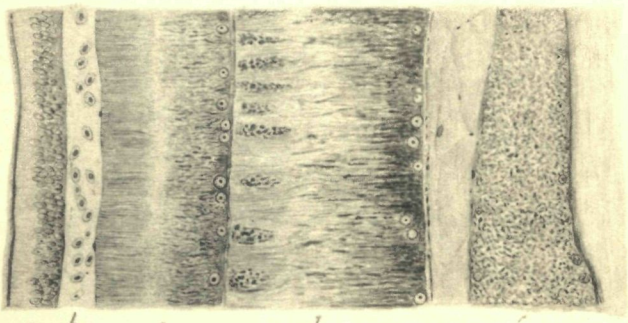

12.

9.

11.

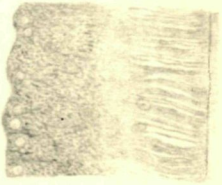


1



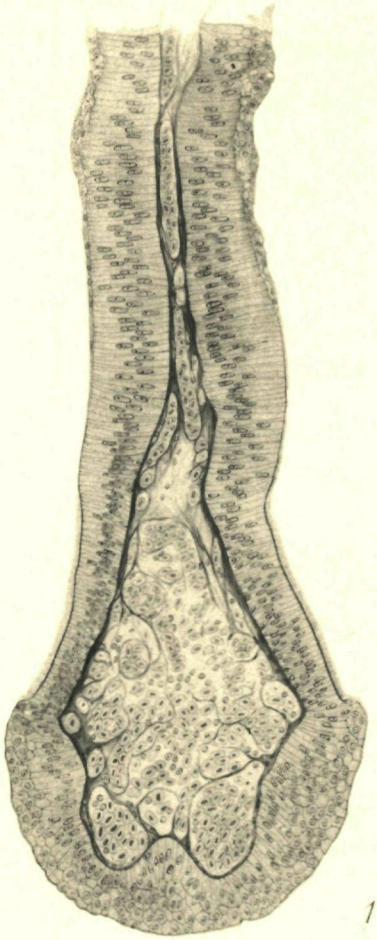
a b c d e f g

2

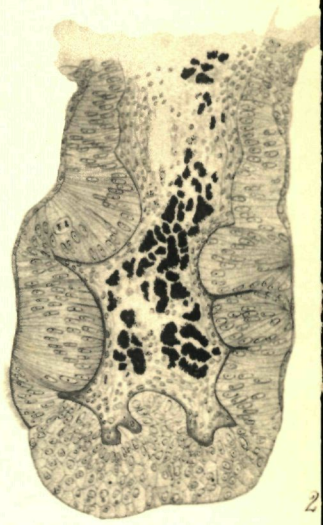


3

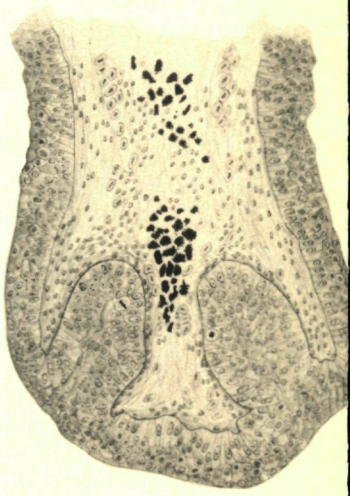
Kraentzel del.

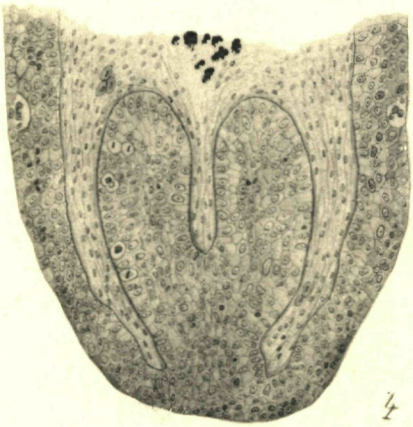


1

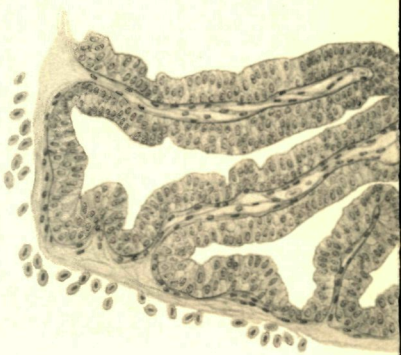


2

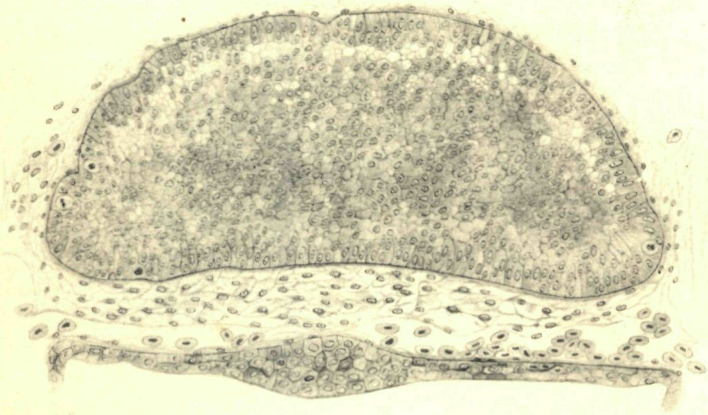




4



F. Krauzel del.



5

6

7