

**Recherches sur la formation  
des annexes fœtales chez les Mammifères :  
(Lapin et Cheiroptères),**

PAR

**ÉDOUARD VAN BENEDEEN,**

Professeur à l'Université de Liège,

ET

**CHARLES JULIN,**

Chargé de cours à la même Université.

---

(PLANCHES XX, XXI, XXII, XXIII ET XXIV.)

Nos connaissances sur la formation de l'amnios nous les devons en grande partie aux mémorables recherches de von Baër. Les travaux ultérieurs n'ont modifié que sur un point les données de l'illustre fondateur de l'embryologie : tandis que von Baër admettait que l'épiblaste seul (feuillet animal ou séreux) intervient dans la formation des replis amniotiques, tous les embryologistes modernes admettent, avec Remak, que le feuillet somatique du mésoblaste participe, concurremment avec le feuillet externe, à la génèse de l'amnios et de la séreuse de von Baër. Mais à part cette modification apportée à la description que von Baër a faite de la formation de l'amnios, description qui s'applique aussi bien aux oiseaux qu'aux mammifères, tous les traités d'embryologie, même les plus récents, reproduisent dans son ensemble et dans ses détails l'exposé de von Baër. Témoins l'ouvrage classique de

Kölliker, le traité d'embryologie comparée de Balfour, les chapitres relatifs au développement publiés par Brücke, par Longet et par Béclard dans leurs manuels de physiologie, par Sappey dans son anatomie humaine, par Allen Thomson dans la dernière édition de l'anatomie de Quain. Hensen et Selenka, dans leurs mémoires originaux sur l'embryologie des mammifères, se rallient pleinement, en ce qui concerne le lapin, au processus défini par von Baër, accepté par Bischoff, et modifié, en ce qui concerne les oiseaux, à la suite des travaux de Remak.

Il est à remarquer cependant que certaines distinctions établies par von Baër ont été perdues de vue, non pas par ceux qui, comme Bischoff, His, Kölliker et Balfour, se sont consacrés à étendre nos connaissances en matière d'embryologie, mais par plusieurs de ceux qui se sont bornés à présenter, dans des ouvrages didactiques, un exposé sommaire, schématique et simplifié outre mesure, du développement de l'embryon des mammifères et des oiseaux.

von Baër a nettement distingué ce qu'il a appelé le faux amnios ou le capuchon commun (*falsche Amnion, allgemeine Kappe*) de l'amnios proprement dit. Le faux amnios est très apparent chez le poulet, où il se constitue d'un capuchon céphalique (*Kopfkappe*), d'un capuchon caudal (*Schwanzkappe*), et de capuchons latéraux (*Seitenkappen*). Si, au troisième jour de l'incubation, on isole un embryon de poulet avec les portions du blastoderme qui l'avoisinent et si, après avoir écarté avec soin le vitellus, on examine l'embryon par sa face ventrale, c'est-à-dire par la face profonde du blastoderme, on remarque que l'embryon est partiellement enveloppé par une membrane vascularisée. Ce n'est qu'à travers cette membrane que l'on parvient à voir l'embryon. L'enveloppe n'est pas complète : le dos de l'embryon n'est pas recouvert par le faux amnios ; mais la tête, la queue et les flancs sont revêtus par cette membrane qui, après avoir formé autour de ces parties de l'embryon les capuchons que von Baër a dénommés, s'infléchit brusquement en dehors pour se continuer dans

l'aire vasculaire. von Baër a parfaitement reconnu que ce faux amnios, formation essentiellement éphémère, résulte de ce que les feuillets du blastoderme, en partant des bords de l'embryon, ne se portent pas directement en dehors, mais s'infléchissent d'abord en bas, puis en dehors, puis en haut, puis de nouveau en dehors, de façon à délimiter autour de l'embryon une gouttière circulaire.

Kölliker a donné une bonne figure de cette formation, telle qu'elle se présente chez un embryon de poulet de trois jours, quand on l'examine par sa face ventrale (*Entw. des Menschen*, etc. 2<sup>m</sup><sup>e</sup> édit. vol. I, page 160, fig. 92; *Grundriss*, etc. page 60, fig. 47).

Von Baër admettait que les trois feuillets interviennent dans la formation du faux amnios. Remak et après lui His et Kölliker ont montré, qu'au moment où le faux amnios se trouve constitué, le feuillet moyen s'est déjà dédoublé en une couche splanchnique et une couche somatique. A proprement parler c'est l'hypoblaste uni à la splanchnopleure, en d'autres termes la portion de l'aire vasculaire avoisinant immédiatement l'embryon, qui constitue la paroi du faux amnios.

Par sa genèse l'amnios se rattache au faux amnios; mais il n'en constitue pas moins une formation distincte et en partie indépendante.

Voici comment von Baër décrit la formation de l'amnios. Quand le faux amnios s'est constitué sur tout le pourtour de l'embryon, le feuillet externe se détache des deux feuillets sous jacents et se soulève en un repli particulier qu'il appelle le repli amniotique (*Amnionfalte*). La base du repli est un anneau elliptique, qui répond à la ligne suivant laquelle se fait la réflexion du faux amnios dans la portion restée horizontale de l'aire vasculaire. L'amnios ne se soulève pas simultanément sur tout le pourtour de l'embryon; il apparaît d'abord en avant, sur le bord du capuchon céphalique et constitue ce repli arciforme qui se voit, autour de la tête de l'embryon, dès le second jour de l'incubation. Ce repli s'élève

bientôt en une coiffe qui enveloppe la tête et le cou de l'embryon : il forme alors la gaine céphalique (*Kopfscheide*). Au début du troisième jour une formation toute semblable s'élève du bord du capuchon caudal et donne lieu à une gaine caudale (*Schwanzscheide*). Bientôt le long des côtés de l'embryon, des bords des capuchons latéraux, s'élèvent des replis latéraux qui se continuent en avant avec la gaine céphalique, en arrière avec la gaine caudale.

Ces gaines forment ensemble un sac qui tend à envelopper l'embryon; sa cavité communique d'abord avec l'extérieur par un large orifice, que l'on peut voir au dessus du dos de l'embryon. L'orifice se rétrécit progressivement; il se réduit bientôt à une fente longitudinale dont les lèvres finissent par se souder entre elles. Dès lors l'amnios se trouve constitué en même temps que la séreuse de von Baër : celle-ci n'est que la partie des replis amniotiques adhérente à la membrane vitelline de l'œuf, l'amnios étant né au contraire de la partie des replis qui regarde l'embryon.

Von Baër admet que les processus qui s'accomplissent autour de la tête sont identiques à eux qui s'observent autour de la queue et des flancs de l'embryon.

L'on a reconnu depuis que les replis amniotiques ne résultent pas du soulèvement du feuillet externe seul, mais que la couche somatique participe à leur formation. L'amnios et la séreuse de von Baër ne sont pas formés par une couche cellulaire unique, mais bien par deux couches cellulaires adjacentes, l'une épithéliale, en continuité avec l'épiderme de l'embryon, l'autre conjonctive en continuité avec la somatopleure. A part cette rectification la théorie génétique de von Baër est universellement acceptée et professée; on enseigne partout que les phénomènes qui s'accomplissent autour de l'extrémité céphalique de l'embryon sont identiques à ceux qui se passent autour de son extrémité caudale. (Voir les descriptions et les figures schématiques données dans les ouvrages cités plus haut).

Chez les mammifères l'amnios se développerait de la même manière que chez les oiseaux. von Baër d'abord et après lui

Bischoff ont fait connaître les stades successifs du développement des membranes fœtales chez plusieurs mammifères, particulièrement chez le lapin. Le faux amnios serait réduit ici au capuchon céphalique ; mais la gènèse et la constitution de l'amnios seraient conformes à ce qui se passe chez les oiseaux ; la formation d'une gaine céphalique et l'occlusion de l'orifice de l'amnios précèderaient seulement la formation du capuchon céphalique (voir Bischoff, *Entw. des Kaninchen*, pl. XVI, fig. 4, 5 et 6).

Nos études sur le développement du lapin nous ont fait professer depuis plusieurs années une autre manière de voir : *les phénomènes qui s'accomplissent autour de l'extrémité céphalique de l'embryon sont très différents, chez le lapin, de ceux qui amènent la formation de la gaine caudale de l'amnios ; il ne se forme pas de gaine céphalique autour de la tête, et tout l'amnios se développe exclusivement aux dépens de la gaine caudale.* Jusqu'au moment où l'embryon commence à se retirer complètement dans cette gaine, toute la partie antérieure de son corps (la tête, la région cervicale et en partie aussi la région dorsale du tronc avec les membres antérieurs) proémine fortement dans la cavité blastodermique. von Baër (1) Coste (2) et Bischoff (3) n'ignoraient pas ce fait. Cette partie du corps de l'embryon est entourée par une membrane mince, dépourvue de vaisseaux, et immédiatement appliquée sur l'embryon. Bischoff admettait qu'au moment où elle proémine ainsi à travers l'aire vasculaire, la partie antérieure du corps de l'embryon est déjà entourée par une gaine amniotique céphalique ; cette gaine se forme préalablement à l'incurvation de l'axe de l'embryon et ainsi entourée de son amnios la tête de l'embryon déprime l'aire vasculaire amincie et dépourvue de vaisseaux en avant de l'embryon. (Voir les schémas

---

(1) VON BAËR. — *Entwicklungsgeschichte*, II, p. 230.

(2) COSTE. — *Embryogénie*, page 465.

(3) BISCHOFF. — *Entwicklungsgeschichte des Kaninchen-Eies*, page 126. Pl. XV, fig. 61, 62 et 63. Pl. XVI, schemas 5 et 6.

4, 5 et 6 de la planche XVI, du *Mémoire sur le développement du Lapin* et les figures 59 et 60 de la planche XIV(1).

Bischoff admet donc que, pendant cette période qui s'étend du dixième au quinzième jour de la gestation, la tête de l'embryon est enveloppée à la fois par une gaine amniotique et par un capuchon céphalique et tous les auteurs jusques et y compris Selenka, dans son récent travail sur le développement des rongeurs (2), ont reproduit cette erreur. *En fait, la membrane mince qui revêt la partie de l'embryon saillante dans la cavité blastodermique est formée de deux couches cellulaires seulement : l'épiblaste en dedans, l'hypoblaste en dehors; ces deux assises cellulaires sont intimement unies entre elles et forment ensemble une membrane unique et indivise.*

Cette enveloppe céphalique nous l'avons désignée sous le nom de *proamnios*; elle constitue une formation éphémère et transitoire qui diminue progressivement, au fur et à mesure que la gaine amniotique caudale s'aggrandit; l'embryon finit par se retirer complètement dans l'amnios proprement dit tandis que le proamnios décroît peu à peu, pour disparaître enfin complètement.

Avant de passer à l'exposé de nos recherches nous devons

(1) BISCHOFF a représenté planche XIV, figure 59, un embryon montrant un orifice amniotique de forme ovulaire au milieu du dos, en même temps qu'une aire transparente semi-circulaire autour de son extrémité céphalique. Il y a là une erreur manifeste : il est impossible de voir simultanément ces deux formations : comme nous le montrerons plus loin, le bord antérieur de ce que Bischoff appelle l'aire transparente est le bord antérieur de l'orifice amniotique futur. Bischoff a représenté en avant de la 7<sup>me</sup> paire de protovertèbres une ligne qui serait le bord antérieur de cet orifice. Nous avons représenté planche XXI, figure 3 un embryon de même âge que celui que Bischoff a dessiné planche XIV, figure 59. L'orifice amniotique est encore très étendu à ce stade. Un trou ovulaire à grand axe longitudinal, comme celui que Bischoff a figuré en *a, a* (pl. XIV, fig. 59), n'existe ni au stade représenté par cet auteur, ni à aucun moment du développement.

(2) SELENKA. — *Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere*. III<sup>ter</sup> Heft. *Die Blätterumkehrung im Ei der Nagethiere*. 1884, pl. XVI, fig. 48.

faire mention de quelques observations qui se rattachent à la question dont il s'agit.

Kölliker a reconnu qu'autour de l'extrémité céphalique de jeunes embryons, tant chez le poulet que chez le lapin, le mésoderme fait défaut. (*Grundriss*, page 47, fig. 40. Voir l'explication de la figure au bas de la page et aussi le texte des pages 58 et 59, et la fig. 107, page 112). Mais il admet la formation d'un repli amniotique donnant lieu à une gaine céphalique tant chez le lapin que chez le poulet; il fait naître cette formation de l'épiblaste seul, tandis que l'hypoblaste donnerait naissance à un capuchon céphalique. Il partage sur ce point les idées de Bischoff et de von Baër. Aussi bien dans sa description générale de la formation des annexes foetales des mammifères, description basée surtout sur l'étude du lapin, que dans les figures schématiques où il synthétise son opinion sur ces questions, il admet, que les processus génétiques sont les mêmes autour de l'extrémité céphalique et de l'extrémité caudale de l'embryon. (*Grundriss*, fig. 87, 2, 3 et 4, *Entwicklungsgeschichte*, etc. Vol. I, page 259).

Dans son travail sur le canal myelentérique et l'allantoïde des Lézards, Strahl<sup>(1)</sup> signale aussi le fait, que chez ces animaux la tête de l'embryon est entourée par une membrane formée par l'accolement immédiat de l'épiblaste et de l'hypoblaste, et il considère cette membrane comme faisant partie de l'amnios.

Telles sont les seules données bibliographiques que nous avons trouvées relativement à la formation que nous allons décrire sous le nom de proamnios.

Les conclusions que nous avons formulées plus haut, en ce qui concerne l'existence autour de la partie antérieure du corps de l'embryon du lapin, d'une formation spéciale, distincte de l'amnios, et que nous avons appelée le proamnios, et tous les faits consignés dans le présent travail l'un de nous les a professés depuis l'année 1879. Nous avons reconnu, au prin-

---

(1) STRAHL. — *Ueber die Entwicklung des Canalis myelo-entericus und der Allantois der Eidechse.*

temps 1880, que chez les cheiroptères tout se passe comme chez le lapin. Nous terminons par la phrase suivante notre notice sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf chez les chauves souris : " Le soi disant capuchon céphalique de l'amnios, formé par l'épiblaste accolé à l'hypoblaste, sans interposition du feuillet moyen, ne contribue pas à la formation de l'amnios. Tout l'amnios se développe aux dépens du capuchon caudal. Le soi-disant capuchon céphalique s'atrophie progressivement. „ (1) Et dans l'analyse des recherches de l'un de nous sur le développement du lapin, publiée dans le *Journal de l'Anatomie et de la physiologie* de Robin et Pouchet : " L'enveloppe céphalique formée par l'épiblaste accolé à l'hypoblaste n'intervient en rien dans la formation de l'amnios définitif : celui-ci se développe exclusivement aux dépens du capuchon caudal. „ (2)

La genèse de l'amnios se lie intimement à l'histoire de l'aire vasculaire, de l'allantoïde et du placenta. Depuis Bischoff aucune recherche n'a été faite sur la manière dont s'accomplit, chez les mammifères, la circulation omphalo-mésentérique. Les données que Bischoff a publiées dans son mémoire sont encore reproduites dans tous les traités de physiologie et même dans les ouvrages classiques d'embryologie de Kölliker et de Balfour. Et cependant les dispositions vasculaires ne sont nullement conformes à la description de Bischoff. A en croire le célèbre embryologiste de Munich, l'aire vasculaire du lapin serait constituée comme chez le poulet, et la circulation omphalo-mésentérique s'accomplirait chez les mammifères comme chez les oiseaux. Il n'en n'est nullement ainsi ; Bischoff s'est laissé influencer par la conviction, qu'en tous points le développement du lapin est semblable à celui du poulet. Il a

---

(1) ÉDOUARD VAN BENEDEN et CH. JULIN. — *Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf chez les Cheiroptères.* (Archives de Biologie, 1880. Vol. I, p. 569.)

(2) ROBIN et POUCHET. — *Journal de l'Anatomie et de Physiologie*, 1882.

décrit chez le lapin un sinus terminal veineux, deux réseaux vasculaires superposés, l'un artériel l'autre veineux, et deux paires de veines vitellines l'une antérieure, l'autre postérieure. Or, le sinus terminal reçoit directement le tronc de l'artère omphalo-mésentérique et constitue, à un moment donné, la continuation de cette artère. Le sinus est donc artériel et non veineux. La veine vitelline postérieure de Bischoff n'existe pas; il n'y a pas deux réseaux vasculaires superposés, mais au contraire un réseau unique. La veine omphalo-mésentérique n'est pas la continuation du sinus terminal : elle naît directement du réseau capillaire.

En ce qui concerne la formation du placenta, nous avons aussi recueilli quelques données nouvelles, principalement en ce qui concerne la part que prend la séreuse de von Baër à la formation de placenta foetal. Plusieurs dessins de jeunes embryons de lapins, publiés par Kölliker, sont défectueux, surtout en ce qui concerne l'aire vasculaire et la portion postérieure du corps de l'embryon. Nous donnons quelques figures que l'on trouvera, nous l'espérons, plus exactes et plus conformes à la réalité.

Nous prendrons pour point de départ, dans la description qui va suivre, un embryon de 11 jours environ (pl. XXII, fig. 2). L'on sait que le degré de développement et la taille des embryons de même âge sont loin d'être constants et que l'on trouve des différences notables, non-seulement entre embryons de deux lapines sacrifiées un même nombre d'heures après le coït, mais aussi, chez une même lapine, entre les individus d'une même portée. Pour donner à notre description un caractère plus objectif, nous nous en rapporterons à un embryon déterminé, traité par l'acide picrosulfurique et durci ultérieurement dans l'alcool de plus en plus concentré. C'est cet embryon que nous avons figuré (pl. XXII, fig. 2).

Pour observer les faits que nous allons décrire et qu'il est très facile de contrôler, voici comment il faut opérer; chez une

lapine gravide, sacrifiée 11 jours environ après le coït, on coupe les utérus en autant de segments qu'ils renferment d'embryons, en ayant soin de sectionner transversalement les organes à mi-distance entre deux renflements. L'on fixe alors dans un baquet un de ces fragments, de façon à ce que la face mésométriale regarde le fond du baquet et à ce que, par conséquent, la convexité du renflement utérin soit dirigée vers l'observateur.

Quel que soit le liquide véhiculaire employé, on ouvre l'œuf en saisissant au moyen d'une pince la paroi de l'utérus vers le milieu de la convexité du renflement et, en y pratiquant d'abord une légère incision. Du liquide s'échappe abondamment par l'ouverture que l'on a pratiquée et, au contact de l'acide persulfurique il s'y produit, au moment où il se mêle au réactif, un précipité abondant. Les substances albuminoïdes dissoutes se coagulent et un nuage apparaît tout autour de la pièce. Après avoir écarté le coagulum, on saisit l'une des lèvres de l'ouverture, on soulève la paroi affaissée du renflement utérin, on introduit par l'ouverture l'une des branches d'une paire de ciseaux fins et l'on pratique une incision cruciale de la paroi de l'utérus. L'on fixe les quatre lambeaux au moyen de quatre épingles et aussitôt l'embryon apparaît.

Le placenta se trouvant toujours du côté de la face mésométriale et l'embryon étant appliqué contre son placenta, l'on est certain, en opérant comme il a été dit et en prenant quelques précautions que l'expérience indique bien vite, de ne blesser ni l'embryon, ni l'aire vasculaire. En n'étendant pas trop l'incision cruciale, on évite d'inciser le sinus terminal de l'aire vasculaire et dans ces conditions, quoique l'œuf soit ouvert, l'embryon ne perd pas de sang.

L'on peut, dans ces conditions, si l'on opère dans le sérum artificiel de Kronecker, à la température du corps, observer l'embryon vivant pendant des heures entières.

Voici le fait important que l'on constate alors : *la plus grande partie du corps de l'embryon, toute sa portion céphalique et la partie antérieure de son tronc proéminent dans la*

*cavité blastodermique*, que l'on a ouverte en pratiquant l'incision cruciale dans l'utérus, la paroi du blastocyste étant assez intimement unie à la muqueuse utérine. Le liquide qui s'échappe, au moment de l'ouverture de l'œuf, c'est le liquide blastodermique ou, ce qui revient au même, le liquide vitellin. La cavité blastodermique devient, comme chacun sait, la cavité de la vésicule omphalo-mésentérique ou vitelline.

Toute la partie antérieure du corps de l'embryon paraît sortir par un large trou siégeant dans une membrane richement vascularisée et fortement incurvée : sa surface convexe est dirigée vers l'observateur.

Le trou est bordé à droite et à gauche par les veines omphalo-mésentériques, tantôt également, tantôt inégalement développées.

En y regardant de près, on remarque que la partie antérieure du corps de l'embryon, saillante dans la cavité blastodermique, est enveloppée par une membrane mince, dépourvue de toute trace de vaisseaux sanguins. Cette membrane est pour ainsi dire immédiatement appliquée sur l'embryon qu'elle recouvre comme un voile. Elle constitue ce que nous appelons le *proamnios*. Elle se continue, sur tout le pourtour du trou que nous avons signalé au milieu de l'aire vasculaire, avec la membrane incurvée dans laquelle s'étend le système vasculaire de "*l'area vasculosa*."

La partie postérieure du tronc de l'embryon se trouve de l'autre côté de cette membrane, entre cette dernière et le placenta auquel l'embryon se rattache par sa vésicule allantoïde. La cavité de l'allantoïde existe encore à ce moment et persiste même jusqu'à la fin du développement. La grande cavité lenticulaire dans laquelle se trouve engagée la partie postérieure du corps de l'embryon et qui est traversée par le pédicule creux et infundibuliforme de l'allantoïde, cette grande cavité limitée d'un part par le placenta, d'autre part par l'aire vasculaire, c'est la portion extra-embryonnaire du coelome. De même que la portion céphalique de l'embryon est enveloppée par un *proamnios*, sa portion caudale est

entourée par une membrane mince en forme de sac; c'est le cul de sac postérieur ou la gaine caudale de l'amnios. De même que le proamnios, la gaine caudale s'insère sur le pourtour de trou qui siège au milieu de l'aire vasculaire et qui, comme nous l'avons dit, est délimité latéralement par les veines omphalo-mésentériques.

La cavité circonscrite par le proamnios communique largement avec la cavité du cul de sac amniotique par le trou de l'aire vasculaire, auquel nous donnerons dorénavant le nom de trou *interamniotique*. Quoique le capuchon proamniotique et la gaine amniotique se trouvent en continuité l'un avec l'autre suivant les bords du trou interamniotique, là où l'un et l'autre se continuent aussi avec l'aire vasculaire, ils constituent cependant deux formations bien distinctes : ils sont formés l'un et l'autre de deux membranes adjacentes et intimement unies entre elles; dans les deux cas la membrane interne par rapport à l'embryon est l'épiblaste; mais dans le proamnios la membrane externe est l'hypoblaste, tandis que dans la gaine caudale la membrane externe est cette partie du feuillet moyen que l'on peut appeler la somatopleure. Par contre, la cavité du proamnios et celle de l'amnios n'en forment qu'une : cette cavité est délimitée par l'épiblaste, aussi bien dans le proamnios que dans le cul de sac caudal et cette cavité est occupée par un liquide, le liquide amniotique. La figure 6 de la planche XXIV représente schématiquement les annexes fœtales, telles que nous venons de les décrire.

*Aire vasculaire.* — L'aire vasculaire est formée par cette membrane convexe vers la cavité blastodermique, qui sépare cette dernière cavité de la portion extraembryonnaire du cœlome. Elle présente à son milieu le trou interamniotique, par lequel passe l'embryon; la partie antérieure du corps de ce dernier, entourée par le proamnios, proémine dans la cavité blastodermique, tandis que l'extrémité postérieure du tronc, entourée par la gaine caudale, siège dans la cavité cœlomique,

limitée d'une part par l'aire vasculaire, de l'autre par le placenta. L'aire vasculaire est formée de deux couches adjacentes et intimement unies entre elles : l'hypoblaste et la splanchnopleure. C'est dans cette dernière que s'épanouissent les vaisseaux omphalo-mésentériques.

L'hypoblaste arrivé au pourtour du trou interamniotique se continue à la face externe du proamnios et, au niveau de l'ombilic, il se continue avec l'hypoblaste intestinal de l'embryon. (Voir la figure schématique 6, de la pl. XXIV.) La face hypoblastique convexe de l'aire vasculaire forme la voûte de la cavité blastodermique ou vitelline et celle-ci communique avec l'intestin de l'embryon par le trou vitellin, qui siège à la face ventrale de l'embryon, en arrière du point où le proamnios, après avoir recouvert la sallie qui résulte de la proéminence cardiaque, aboutit à l'embryon.

L'aire vasculaire est délimitée par un sinus vasculaire terminal de forme circulaire (pl. XXII, fig. 2); ce sinus n'est pas veineux mais artériel. L'on voit en effet partir de la région ombilicale de l'embryon une artère omphalo-mésentérique unique, qui, après un certain trajet, se bifurque en deux troncs divergents, quelquefois également, le plus souvent inégalement développés. Des faces latérales du tronc de l'artère, des bords de ses branches terminales et du bord interne du sinus terminal partent de nombreuses artéριοles qui se résolvent en un riche réseau vasculaire, limité extérieurement par le sinus. De ce réseau naissent les deux veines omphalo-mésentériques; elles partent de la région postérieure de l'aire, rampent à quelque distance en dedans du sinus terminal, dont elles s'éloignent de plus en plus; elles suivent ensuite une ligne sémicirculaire, excentriquement inscrite dans le cercle artériel terminal de la moitié antérieure de l'aire. Arrivées près de la ligne médiane de l'aire, marquée par la direction du tronc primaire de l'artère omphalo-mésentérique, elles s'infléchissent brusquement en arrière, rampent le long des bords du trou interamniotique et arrivent enfin à l'ombilic. Il n'y a pas dans l'aire vasculaire deux réseaux super-

posés, comme le décrit Bischoff, mais un seul et unique réseau comme le montre la figure.

Des branches artérielles collatérales naissent des bords de l'artère omphalo-mésentérique, de ses branches terminales, et du sinus terminal. Parmi ces branches les unes sont plus volumineuses, d'autres moins importantes. Une branche plus volumineuse part souvent du sinus au point où les deux moitiés latérales se rejoignent sur sa ligne médiane (fig. 3). Elle est dirigée vers le trou interamniotique et vient mourir au milieu du dos de l'embryon. Comme nous l'avons dit, toutes ces branches collatérales se résolvent en un riche réseau capillaire, d'où naissent les veines omphalo-mésentériques.

Des branches collatérales naissent aussi des bords internes des branches terminales du tronc artériel primaire. Elles vascularisent un triangle délimité latéralement par ces troncs et dont la base est formée par une portion plus réduite du sinus terminal. Mais le sang, après avoir traversé la partie du réseau inscrite dans ce triangle ne peut arriver aux veines qu'après avoir été recueilli dans le sinus artériel terminal et avoir traversé une seconde fois le réseau capillaire.

Les veines omphalo-mésentériques se projettent à peu près sur le bord du placenta fœtal. Le diamètre de l'aire vasculaire est au contraire beaucoup plus considérable que celui du placenta.

De la même façon que l'hypoblaste de l'aire vasculaire se continue sur le pourtour du trou interamniotique avec la couche hypoblastique du proamnios, de même la couche mésoblastique de l'aire vasculaire se continue, sur le pourtour de ce même trou, avec la couche externe de la gaine amniotique caudale.

Si l'on examine des embryons plus âgés (pl. XXII, fig. 3 et pl. XXIV, fig. 7) on remarque :

1° Que l'aire vasculaire devient de plus en plus étendue et en même temps de plus en plus convexe;

2° Que la cavité blastodermique ou vitelline diminue : l'aire

vasculaire, de plus en plus saillante dans cette cavité, s'approche progressivement de l'hémisphère inférieur de la vésicule blastodermique. En même temps la portion extraembryonnaire du coelome, délimitée d'une part par l'aire vasculaire, de l'autre par le placenta, s'étend rapidement;

3° Que la portion de l'embryon, engagée dans la cavité vitelline et entourée par le proamnios, devient de moins en moins considérable et en même temps le capuchon proamniotique, immédiatement appliqué sur l'embryon, se rapetisse non-seulement relativement, mais aussi absolument.

Il arrive un moment où seul le front de l'embryon dépasse encore le niveau de l'aire vasculaire; le proamnios est alors réduit à une cloison, en forme de verre de montre, insérée le long des bords du trou interamniotique. Ce trou lui aussi se réduit progressivement.

4° Le cul de sac caudal de l'amnios s'étend au fur et à mesure que le capuchon proamniotique se réduit; l'embryon se retire de plus en plus complètement dans la gaine caudale, qui constitue, à elle seule, l'amnios proprement dit. Au début plus de la moitié du corps du fœtus, engagée dans le proamnios, proémine dans la cavité vitelline, mais peu à peu l'embryon tout entier se retire derrière l'aire vasculaire. Tantôt en ouvrant la vésicule blastodermique toute la partie antérieure de l'embryon apparaissait entourée de son enveloppe proamniotique; maintenant, en ouvrant cette même cavité, on ne voit plus rien de l'embryon.

L'aire vasculaire subit aussi, dans la distribution de ses vaisseaux, quelques modifications :

1° Dans beaucoup de cas le tronc de l'artère omphalomesentérique se porte directement, sans se bifurquer, dans le sinus terminal. Cela résulte de ce que l'une des branches du tronc primaire augmente de volume, tandis que l'autre perd peu à peu de son importance : la première devient la continuation du tronc primaire, la seconde devient une simple branche collatérale peu volumineuse de l'artère.

2° Parfois la partie du sinus terminal, qui s'étendait entre

les deux branches de division du tronc primaire de l'artère omphalo-mésentérique, s'oblitére en partie, de telle sorte que l'artère se continue directement dans le sinus (pl. XXIII, fig. 1). Si l'on suit ce sinus de droite à gauche on le voit progressivement diminuer de volume. L'artère et le sinus sont donc alors un seul et même vaisseau; l'artère décrit, à partir de l'ombilic, d'abord dans l'aire vasculaire puis à sa périphérie, un tour de spire complet.

3° De nombreuses branches collatérales, beaucoup plus volumineuses qu'aux stades précédents, se divisant par voie dichotomique, partent *a/* des faces latérales du tronc de l'artère omphalo-mésentérique, *b/* du bord interne du sinus terminal. Des branches qui naissent du tronc de l'artère, celles qui se portent dans la moitié gauche de l'aire vasculaire sont plus nombreuses et plus volumineuses que celles qui s'en détachent pour fournir à la moitié droite de la membrane; les branches qui naissent du sinus diminuent de volume au fur et à mesure que le sinus devient lui même moins considérable.

Il ne faudrait pas croire cependant que les dispositions vasculaires que nous venons d'indiquer, en ce qui concerne le tronc de l'artère omphalo-mésentérique, soient constantes; souvent la disposition la plus ordinaire aux stades précédents, caractérisée en ce que le tronc se bifurque en deux branches terminales, se portant l'une à droite, l'autre à gauche, et s'ouvrant l'une et l'autre dans le sinus terminal, se maintient dans toute la suite du développement. Dans ce cas la portion du sinus terminal, interposée entre les deux branches, se réduit à un très minime calibre. Parfois aussi le tronc de l'artère se porte directement jusqu'au sinus, mais, au lieu de se continuer dans le sinus d'un côté, elle se bifurque dans le sinus à droite et à gauche (pl. XXII, fig. 3). Dans ce cas le sinus terminal reste complet. Parfois aussi la disposition que nous avons décrite et figurée planche XXIII, figure 1, est renversée: la spirale artérielle au lieu de tourner de droite à gauche tourne de gauche à droite.

4° En ce qui concerne les veines omphalo-mésentériques, l'on rencontre deux dispositions principales.

*a/* Les deux veines persistent. Après avoir bordé à droite et à gauche le dernier vestige du proamnios, inséré dans l'espace lenticulaire qu'elles laissent entre elles, les deux veines forment un coude et se portent en dehors, puis en arrière. Elles rampent à peu près parallèlement au sinus terminal, et décrivent ainsi une courbe inscrite dans le cercle artériel, à peu de distance de ce dernier. Nous avons dit à peu près parallèlement au sinus terminal; c'est qu'en effet les veines se rapprochent progressivement de ce sinus; près de leur extrémité, dans la portion postérieure de l'aire vasculaire, elles se trouvent très rapprochées du sinus. La courbe formée par les deux veines n'est donc pas exactement concentrique au cercle artériel; son centre se trouve placé en arrière de celui du sinus terminal.

*b/* Il n'existe qu'un tronc veineux omphalo-mésentérique. Celui-ci, après avoir longé l'une des lèvres de la cicatrice répondant au dernier vestige du proamnios, se bifurque, en avant de ce trou, en deux grosses branches qui se comportent comme les deux veines du cas précédemment décrit. Cette disposition résulte de l'atrophie de l'un des troncs veineux primitifs, cette atrophie marchant parallèlement avec le développement d'une branche anastomotique reliant entre elles les deux veines, en avant du trou interamniotique.

Nous avons montré plus haut comment le trou interamniotique se retrécit de plus en plus : d'abord circulaire ou ovalaire, il devient ensuite lenticulaire et le proamnios n'est plus alors qu'une mince membrane plane, tendue en travers de ce trou. Les lèvres droite et gauche de la boutonnière se rapprochent de plus en plus et les derniers vestiges de la membrane disparaissent. A ce moment l'embryon a passé tout entier dans le cul de sac caudal de l'amnios. Cependant la place qu'occupait le proamnios se reconnaît encore et sa trace persiste pendant toute la durée de la vie foetale : elle répond à la ligne suivant laquelle se dirigent les deux veines omphalo-mésentériques, au voisinage du point d'émergence des vaisseaux de l'aire

vasculaire. L'amnios proprement dit, qui n'est que la gaine caudale considérablement agrandie, *s'insère toujours à l'aire vasculaire le long de cette ligne.*

L'aire vasculaire d'un embryon de 14 jours environ a été représentée planche XXIII, figure 1. Elle délimite inférieurement un espace ovoïde, dont la voûte est occupée par le placenta, très saillant dans la cavité de l'ovoïde (pl. XXIII, fig. 2). Cette cavité n'est autre que la portion extraembryonnaire du coelome. Dans cette cavité se trouve logé l'embryon. Le plan médian de l'embryon est parallèle à la surface du placenta (pl. XXIV, fig. 8). Il est entouré par l'amnios qui n'est que la gaine caudale considérablement étendue. L'embryon a son flanc droit dirigé vers le placenta; sa face gauche regarde l'aire vasculaire. De son ombilic partent 1° les vaisseaux omphalo-mésentériques, qui aboutissent au point répondant à l'ancien trou interamniotique, ou, ce qui revient au même, aux troncs des veines omphalo-mésentériques, le long desquels l'amnios est soudé à la membrane ombilicale; 2° les vaisseaux allantoïdiens ou ombilicaux, qui courent dans la paroi du pédicule allantoïdien, s'y divisent par voie dichotomique et se ramifient ultérieurement dans le placenta fœtal. La cavité de l'allantoïde existe encore; elle est même très étendue. Sa paroi est soudée, sur une grande étendue, avec l'amnios.

L'aire vasculaire constitue la voûte considérablement déprimée de la vésicule vitelline, comme Bischoff l'a reconnu depuis longtemps. Le plancher de cette cavité est formé par une membrane mince, dépourvue de vaisseaux, et dont la constitution n'est pas la même dans toute son étendue : au voisinage du sinus artériel terminal elle est formée par l'hypoblaste uni à la splanchnopleure; en effet, le sinus terminal ne marque pas la limite extrême qu'atteint le mésoblaste. Ce feuillet dépasse le cercle vasculaire et il se dédouble au delà du sinus terminal. La portion extraembryonnaire du coelome s'étend donc au delà de ce cercle vasculaire, mais peu au delà de cette ligne. A la portion de la paroi de la vésicule vitelline,

formée par l'hypoblaste accolé à la splanchnopleure, succède une zone dans laquelle l'hypoblaste est directement adjacent à l'épiblaste. Enfin toute la portion médiane du plancher de la vésicule vitelline est formée par l'épiblaste seul.

L'union entre la paroi de la vésicule ombilicale et la muqueuse de l'utérus se fait au moyen de bourgeons épiblastiques, qui naissent sur tout l'hémisphère inférieur de la vésicule blastodermique, à partir du huitième jour du développement (voir les figures 1 à 7 de la planche XXIV). Kölliker a le premier signalé ces formations chez le lapin. L'union avec la muqueuse de l'utérus est très lâche et la membrane épiblastique qui intervient dans la constitution de la vésicule vitelline dégénère rapidement. Chez des embryons de 14 à 15 jours elle se détache de la muqueuse, quand on ouvre la vésicule pour isoler l'embryon. Elle ne présente plus aucune résistance et se sépare par lambeaux. La dégénérescence des cellules qui, par prolifération, engendrent les bourgeons épiblastiques commence au neuvième jour.

Il ressort de ce qui précède que le proamnios est une formation éphémère qui, très développée chez des embryons de 10, de 11 et de 12 jours, a complètement disparu au 15<sup>me</sup> jour du développement. Quelle est la cause de la disparition du proamnios? S'agit-il là d'une atrophie proprement dite ou bien les feuilletts cellulaires constitutifs du proamnios sont-ils employés à l'accroissement d'autres organes, l'amnios et l'aire vasculaire, par suite de l'extension du mésoblaste entre l'hypoblaste et l'épiblaste du proamnios? Les deux hypothèses rendent également bien compte de la disparition de cette membrane; l'une et l'autre peuvent se concevoir avec la même facilité. Nous avons vu, en effet, qu'au niveau du trou interamniotique, l'épiblaste du proamnios se continue avec l'épiblaste de la gaine caudale, que l'hypoblaste du proamnios se continue avec l'hypoblaste de l'aire vasculaire, que la somatopleure amniotique se continue avec la splanchnopleure de l'aire vasculaire. On peut se rendre compte des faits en admettant une

destruction progressive du proamnios, par atrophie suivie de résorption; mais il se pourrait aussi, que le mésoblaste avec ses vaisseaux et plus particulièrement les troncs des veines omphalo-mésentériques s'insinuât entre les deux couches cellulaires du proamnios, d'où résulterait que l'épiblaste proamniotique contribuerait à l'extension de la couche épiblastique de l'amnios, tandis que l'hypoblaste du proamnios contribuerait à l'extension en surface de l'hypoblaste de l'aire vasculaire. La cause de la réduction du proamnios résiderait alors dans l'extension du mésoblaste, et sa disparition ne serait qu'apparente. Laquelle de ces deux hypothèses est la vraie? L'on s'explique pourquoi l'amnios se fixe à l'aire vasculaire, pendant toute la durée du développement, le long des troncs veineux omphalo-mésentériques, si l'on suppose l'atrophie du proamnios; aussi sommes-nous tentés d'admettre la dégénérescence du capuchon céphalique. Pourquoi, s'il se produisait une extension du mésoblaste entre les deux couches constitutives du proamnios, extension suivie du dédoublement de ce mésoblaste, pourquoi constaterait-on, même à la fin de la gestation, une soudure entre l'amnios et l'aire vasculaire? Nous devons reconnaître cependant, que n'ayant pas observé directement la dégénérescence des cellules dans les couches du proamnios, nous ne sommes pas en mesure de décider cette question.

A en juger par les figures de Bischoff sur le développement du chien, les choses se passent probablement chez ce carnassier comme chez le lapin et nos études sur les annexes fœtales des cheiroptères nous permettent d'affirmer que, chez les chauves souris également il ne se forme jamais de *gaine céphalique*; l'aire vasculaire, pour être beaucoup plus étendue que chez le lapin, n'en est pas moins réductible au type que nous avons décrit.

Nous avons représenté (pl. XXII, fig. 4) un embryon de *Vespertilio murinus* qui, à en juger par ses caractères extérieurs, répond, pour son degré de développement, à un embryon de lapin de 11 à 12 jours. Tout y est semblable à ce qui s'observe chez un embryon de lapin de cet âge.

Ici aussi toute la partie antérieure du tronc de l'embryon proémine dans la cavité blastodermique, tandis que sa portion postérieure se trouve de l'autre côté de l'aire vasculaire. La première est logée dans un sac proamniotique; la seconde dans une gaine caudale. Les veines omphalo-mésentériques bordent, à droite et à gauche, un trou interamniotique; puis elles se portent brusquement en dehors et en arrière. Dans cette dernière partie de leur trajet elles se projettent exactement sur les bords du placenta foetal et marquent la limite jusqu'à laquelle s'étend à ce moment la portion extraembryonnaire du coelome. En dehors de la ligne suivant laquelle rampent ces veines le mésoblaste ne s'est pas encore dédoublé. L'aire vasculaire est délimitée par un sinus terminal. Il est facile de voir que ce sinus ne constitue nullement l'origine des veines; les deux branches de l'artère omphalo-mésentérique ne s'ouvrent pas aussi largement dans le sinus que chez un embryon de lapin de même âge. Cela dépend de ce que ces vaisseaux se divisent par voie dichotomique, avant de s'ouvrir dans ce sinus; mais toute la disposition des vaisseaux est si parfaitement semblable à ce qui s'observe chez le lapin qu'il est de toute évidence que, pas plus ici que chez le lapin, il n'existe deux réseaux vasculaires superposés, mais au contraire un seul et unique plan vasculaire.

Quand les embryons sont plus âgés il devient extrêmement facile d'isoler l'œuf tout entier avec son placenta. Un semblable œuf, retiré de l'uterus par une sorte d'énucléation, a été représenté (pl. XXIII, fig. 3). Par le développement de l'embryon il répond à un œuf de lapin de 13 à 14 jours. L'œuf du murin, énucléé comme il vient d'être dit, a la forme d'un cylindre surbaissé, dont les surfaces de section supporteraient chacune une section de sphère.

L'un des hémisphères terminaux répond au placenta, l'autre à la vésicule vitelline. Le placenta a la forme d'une coupe ou d'une nacelle courte et large pourvue d'un rebord très saillant. Ce rebord est lisse et uni, tandis que la face externe du placenta est inégale et irrégulière. La lèvre externe du

rebord saillant se continue en une membrane très-mince et richement vascularisée, qui constitue la paroi latérale de la portion cylindrique de l'œuf. Elle s'étend un peu au delà du sinus terminal de l'aire vasculaire; celui-ci décrit un cercle à la limite de l'hémisphère inférieur de l'œuf. Mais cette membrane mince qui constitue la paroi latérale du cylindre ovulaire n'est pas vascularisée dans toute son étendue : au voisinage du sinus terminal la membrane est totalement dépourvue de vaisseaux sanguins. Cette membrane répond à ce que l'on appelle le chorion, dans l'œuf humain; chez le murin il faut y distinguer, en dehors du placenta, une portion vascularisée et une zone étroite dépourvue de vaisseaux.

*a/ Portion vascularisée du chorion.* Elle est beaucoup plus étendue que la zone dépourvue de vaisseaux; elle intéresse la plus grande partie de la paroi latérale du cylindre ovulaire. Les gros vaisseaux, que l'on y distingue très nettement, courent tous parallèlement les uns aux autres suivant une direction parallèle à l'axe du cylindre. Ils se terminent en s'anastomosant entre eux par des anses vasculaires, après avoir fourni sur leur trajet un grand nombre de branches collatérales et s'être divisés au préalable, par voie dichotomique, en branches terminales de plus en plus tenues. Le réseau vasculaire de cette portion du chorion forme un dessin extrêmement élégant et régulier.

Le réseau terminé par les anses vasculaires dont il vient d'être question s'étend jusqu'à une ligne circulaire, très voisine du sinus terminal de l'aire vasculaire. Il n'existe aucune communication entre les vaisseaux du chorion et ceux de l'aire vasculaire délimitée par le sinus terminal.

*b/ Portion non vascularisée du chorion.* Elle constitue une zone circulaire étroite régnant au voisinage du sinus terminal. Elle est formée par deux feuillets cellulaires; l'externe est l'épiblaste, l'interne est la somatopleure. Elle se continue avec la vésicule vitelline, non pas au niveau du sinus terminal, mais au delà de ce dernier.

Aussi bien dans la région vascularisée que dans la zone

dépourvue de vaisseaux le chorion est parfaitement lisse : il ne présente aucune trace de villosités, pas même de bourgeons épiblastiques.

Tous les vaisseaux du chorion dont il vient d'être question proviennent de l'allantoïde qui fournit donc, non-seulement à la portion placentaire du chorion, mais aussi à une large région extraplacentaire. La limite d'extension de l'allantoïde répond non pas au bord du placenta, mais à la ligne suivant laquelle règnent les anses vasculaires terminales.

L'hémisphère inférieur de l'œuf, qui répond à la vésicule vitelline, laisse apercevoir, à une certaine distance autour de son pôle, un cercle vasculaire : c'est le sinus artériel terminal du réseau omphalo-mésentérique.

Dans ce cercle se trouve insérée une membrane convexe, dépourvue de vaisseaux : elle représente l'hémisphère inférieur, considérablement réduit, de la vésicule blastodermique primitive. Elle constitue le plancher, si l'on peut ainsi s'exprimer de la vésicule ombilicale ou vitelline. La voûte de cette vésicule, considérablement plus étendue que son plancher, est constituée par l'aire vasculaire. La limite entre le plancher et la voûte est marquée par le cercle artériel qui n'est que le sinus terminal du réseau omphalo-mésentérique.

Il y a cette différence entre le murin et le lapin, que chez le lapin le plancher de la vésicule ombilicale, au stade que nous considérons, et même aux stades ultérieurs, est aussi étendu que sa voûte : celle-ci se moule en quelque sorte sur celui-là, les deux membranes n'étant séparées l'une de l'autre, comme Bischoff l'a parfaitement reconnu, que par une fente étroite.

Au contraire, chez le murin, le plancher est très réduit il ne constitue qu'une portion de plus en plus insignifiante de la paroi de la vésicule vitelline. La plus grande partie de la paroi de cette vésicule est formée par l'aire vasculaire qui, au lieu de se mouler sur le plancher, décrit à l'intérieur de l'œuf les inflexions que nous avons représentées planche XXIII, figure 3 et planche XXIV, figure 9.

A part ces différences, qui sont en rapport avec le degré d'extension du mésoblaste, les analogies sont complètes entre les deux types. Chez le murin comme chez le lapin on distingue dans le plancher de la vésicule ombilicale, en partant du sinus terminal : 1° une zone étroite formée par l'hypoblaste uni à la splanchnopleure; 2° une zone dans les limites de laquelle l'hypoblaste est uni à l'épiblaste; 3° une zone centrale formée par l'épiblaste seul. Plus l'embryon avance dans son développement, plus le plancher de la vésicule ombilicale se réduit, plus l'anneau vasculaire formé par le sinus terminal devient étroit, plus le mésoblaste s'étend et plus loin il se dédouble.

Dans l'aire vasculaire les dispositions vasculaires sont très semblables à celles que nous avons décrites chez le lapin de 14 jours. L'artère omphalo-mésentérique, après avoir donné des branches collatérales importantes, s'abouche dans le sinus terminal. Deux veines omphalo-mésentériques circonscrivent à leur origine une région lenticulaire très étroite, dernier reste du proamnios; aux bords de cette cicatrice s'insère le sac amniotique formé exclusivement aux dépens de la gaine caudale. L'aire vasculaire se prolonge en un pédicule vitellin creux, qui aboutit à l'ombilic de l'embryon.

La position de l'embryon dans l'œuf et ses rapports sont identiques avec ce que l'on observe chez un embryon de lapin de 14 jours.

Le plan médian de l'embryon est perpendiculaire à l'axe du cylindre ovulaire; son flanc droit répond au placenta, sa face latérale gauche regarde la vésicule ombilicale. L'amnios forme un ellipsoïde dont le plan médian se confond avec le plan médian de l'embryon. L'ellipsoïde amniotique occupe le milieu de l'œuf; il refoule d'un côté la vésicule vitelline et la déprime; de l'autre côté il répond au placenta, concave à sa face interne. De l'ombilic part à gauche le pédicule vitellin avec les gros vaisseaux omphalo-mésentériques, une artère et deux veines; à droite le pédicule allantoidien avec les vaisseaux ombilicaux une artère et deux veines.

Le pédicule vitellin creux s'évase progressivement et sa paroi s'épanouit dans l'aire vasculaire, tandis que sa cavité s'ouvre dans la cavité de la vésicule vitelline; le pédicule allantoïdien s'élargit lui aussi en une large cavité interposée entre l'amnios et le placenta, la vésicule allantoïde. La paroi de cette vésicule est partiellement soudée, ici comme chez le lapin, avec la paroi de l'amnios. Les vaisseaux du chorion partent de la lèvre externe du bord du placenta.

La plus importante des différences que l'on constate entre l'œuf du murin et celui du lapin dépend de l'extension beaucoup plus grande, chez les chauves souris, de la portion extra-embryonnaire du mésoblaste et du cœlome. Cette différence entraîne deux conséquences :

1° Tandis que chez le lapin, le sinus terminal de l'aire vasculaire forme un cercle peu écarté du bord du placenta, chez le murin, ce cercle vasculaire est très éloigné du bord du placenta. Chez le lapin la portion extra placentaire du chorion est dépourvue de vaisseaux; elle est richement vascularisée, dans la plus grande partie de son étendue chez les chauves souris. Cette vascularisation de la portion extraplacentaire du chorion se fait par l'allantoïde, qui s'étend sur une portion très étendue de la paroi de l'œuf (séreuse de von Baër) chez le murin, tandis qu'elle s'applique contre une portion très limitée de cette membrane chez le lapin.

2° Chez le lapin la cavité de l'œuf (portion extraembryonnaire du cœlome) est limitée d'un côté par la voûte déprimée de la vésicule vitelline; chez le murin la plus grande partie de la vésicule vitelline est suspendue, dans la cavité ovulaire, comme l'embryon entouré de son amnios et comme la vésicule allantoïde.

Mais de part et d'autre la vésicule vitelline forme la paroi de l'œuf, dans toute l'étendue du plancher de cette vésicule; l'allantoïde se confond avec la séreuse de von Baër dans toute l'étendue du placenta.

Nous devons nous demander maintenant quelle est l'origine

du proamnios et de l'aire vasculaire et résoudre la question de savoir, comment se forment ces annexes fœtales que nous avons décrites chez un embryon de 11 jours. Il est nécessaire, pour répondre à ces questions de remonter très haut dans l'histoire du développement. La génèse de ces membranes se rattache intimement à l'évolution du mésoderme.

Nous n'avons pas l'intention de faire ici un exposé complet de nos recherches sur la formation du feuillet moyen de l'embryon; nous espérons pouvoir terminer prochainement le texte et les planches d'un travail spécial que nous comptons publier sur cette importante question, en la rattachant à l'histoire de la ligne primitive et de la notocorde. Nous nous bornerons à donner ici une description sommaire des stades successifs sans la connaissance desquels il n'est pas possible de se rendre compte de la génèse des membranes fœtales.

En 1875 l'un de nous a fait connaître les résultats de ses recherches sur la formation de la vésicule blastodermique du lapin, aux dépens de ce stade embryonnaire auquel il a donné le nom de métagastrula. Il a montré que les plus jeunes taches embryonnaires sont formées de trois assises cellulaires adjacentes. De ces trois assises l'externe, formée par des cellules plates, dérive de la couche cellulaire externe, tandis que les deux assises profondes dérivent de la masse cellulaire interne de la métagastrula. Les résultats de ces recherches ont été communiqués à l'Académie royale de Belgique le 4 décembre 1875 et se trouvent consignés dans le bulletin de décembre 1875.

L'existence de trois assises cellulaires dans de toutes jeunes taches embryonnaires (blastocystes de 1,25<sup>mm</sup>.) fut signalée à la même époque par Rauber (*Sitzungsberichte der Naturf. Gesellschaft in Leipzig*, 2<sup>to</sup> Jahr, 1875. Séance du 3 décembre 1875).

Kölliker, dans les additions à son traité classique d'embryologie, (*Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere*, 2<sup>me</sup> édition, 1879, pages 1011 et 1012) révoque en doute la réalité de ce fait : " *Van Beneden hat die entoder-*

*matischen Furchungskugeln nicht lange genug verfolgt, sonst hätte er sich überzeugt, dass dieselben, aus einer anfangs mehrzelligen sich ganz allmählig in eine einzellige übergehen und dass zur Zeit der Bildung des Embryonalfleckes die Keimblase in der Gegend desselben überall doppelblättrig und nirgends dreiblättrig ist. „*

L'existence non pas de deux mais de trois couches cellulaires dans les plus jeunes aires embryonnaires et tous les faits antérieurement signalés, en ce qui concerne la dérivation de ces trois assises aux dépens des deux parties constitutives de la gastrula, furent définitivement établis par la publication du mémoire intitulé : (*Recherches sur la formation des feuilletts embryonnaires chez le lapin*, par Edouard Van Beneden. Archives de Biologie, vol. I.)

Kölliker, à la suite de nouvelles recherches entreprises par lui dans le but de trancher la question, a reconnu lui même l'existence de ces trois assises cellulaires dans les plus jeunes aires embryonnaires; il a montré en outre l'exactitude de la manière de voir de Rauber, d'après laquelle les taches embryonnaires primitivement tridermiques deviennent secondairement didermiques. Kölliker avait d'abord affirmé que les globes cellulaires constituant le *Rest der Dotterkugeln* donnent exclusivement naissance à l'assise interne du stade didermique. Il abandonna cette manière de voir à la suite de ses nouvelles recherches et reconnut qu'il se forme aux dépens de cet amas de cellules deux assises cellulaires, comme nous l'avions établi dès 1875. Mais s'il confirma en tous points l'exactitude des faits que nous avons annoncés, il assigna aux trois assises du stade tridermique une autre signification que celle que nous lui avons attribuée : tandis que dans notre opinion l'assise moyenne du stade tridermique représenterait la première ébauche du mésoderme, Kölliker se rallie à l'opinion exprimée d'abord par Rauber, d'après laquelle l'assise externe primitive aurait une existence temporaire et disparaîtrait dans le cours du développement, l'assise moyenne du stade tridermique constituant à elle seule

l'ébauche de l'ectoderme définitif. *L'erreur d'interprétation* dans laquelle nous étions tombé, en ce qui concerne la valeur de cette assise moyenne résulte de ce que le stade didermique secondaire nous avait échappé. Sans nous rallier à l'opinion de Rauber et de Kölliker en ce qui concerne la disparition de l'assise externe primitive, car nous possédons de nombreuses séries de coupes démontrant clairement que ces cellules interviennent dans la formation de l'ectoderme définitif, nous n'hésitons pas à reconnaître pleinement la vérité de la thèse soutenue par Kölliker, en ce qui concerne l'origine du mésoderme : *l'assise moyenne du stade tridermique primitif n'est pas le mésoderme, comme nous l'avons cru d'abord; mais, conformément à l'opinion soutenue par Kölliker, cette couche est toute entière employée à la formation de l'ectoderme du stade didermique.* Comme Kölliker l'a soutenu dès 1879 le mésoderme n'apparaît que plus tard; il procède de l'épaississement médian de l'ectoderme, qui constitue la première ébauche de la ligne primitive; et c'est à l'extrémité postérieure de l'embryon que le mésoderme apparaît tout d'abord en même temps que la ligne primitive.

Nous avons représenté planche XX, figures 1 et 2, une aire embryonnaire de 7 jours. L'ectoderme séparé de l'endoderme a été représenté figure 1; l'ébauche mésodermique est restée adhérente à l'ectoderme; elle est formée d'un petit nombre de cellules; c'est une couche d'étendue très limitée, intimement unie à l'ectoderme et en continuité manifeste avec la ligne primitive. La figure 2 représente l'endoderme isolé. Nous n'avons pas réussi à décoller l'endoderme de l'extrémité postérieure de la ligne primitive dans la tache embryonnaire que nous avons représentée; mais nous avons isolé complètement ce feuillet dans d'autres taches de même âge. Il est facile de voir alors que l'endoderme est formé dans toute son étendue par une assise unique de cellules plates, et que ce feuillet n'intervient en rien dans la formation de l'ébauche mésodermique, tout au moins, au stade que nous avons représenté.

L'étude de nombreuses séries de coupes longitudinales et transversales de taches embryonnaires du même stade nous a conduit à la même conclusion; les images que nous avons obtenues sont parfaitement conformes aux figures publiées par Kölliker, et nous ne pouvons que nous rallier complètement à la thèse qu'il a soutenue, en ce qui concerne l'intervention de la ligne primitive dans la génèse de la première ébauche du feuillet moyen.

Tout le mésoderme dérive-t-il de la même souche? Procède-t-il tout entier et exclusivement de la ligne primitive comme le pense Kölliker? L'objet du présent travail ne comporte pas la description détaillée des séries de coupes qui nous font pencher vers l'opinion de Balfour plutôt que d'admettre la manière de voir de Kölliker. Nous nous bornerons à dire ici que tout en acceptant la thèse de l'illustre embryologiste de Würzburg pour cette partie du mésoblaste qui s'étale autour de l'extrémité postérieure de la ligne primitive et qui, en s'étendant de plus en plus dans la partie de la vésicule blastodermique qui entoure immédiatement la tache embryonnaire se répand dans toute l'aire vasculaire et même au delà, nous faisons nos réserves en ce qui concerne la génèse de la partie du mésoderme qui siège dans la partie antérieure de l'embryon. Il s'opère d'abord au nœud de Hensen, puis en avant de ce point, le long de la ligne médiane, une soudure entre le mésoblaste et l'hypoblaste; à certains stades il est impossible de distinguer aucune séparation entre le mésoblaste et l'hypoblaste dans la partie antérieure de l'embryon, non seulement sur la ligne médiane, mais aussi sur les côtés. Il nous paraît impossible d'exclure d'une façon certaine, la possibilité d'une participation de l'hypoblaste dans la génèse de la partie antérieure du feuillet moyen et nous acceptons, en nous fondant sur les mêmes faits, l'opinion que Balfour a exprimée à ce sujet. Mais nous ne voulons pas pour le moment entrer dans la discussion de cette question.

Nous voulons seulement attirer l'attention sur un point et c'est dans ce but que nous avons cru devoir publier dès à présent les quelques figures de la planche XX.

L'ensemble de l'ébauche mésodermique affecte, au stade représenté figure 1, la forme d'un croissant; la concavité de ce croissant mésodermique répond à la limite entre les deux parties que nous avons depuis longtemps distinguées dans la tache embryonnaire entière et auxquelles nous avons donné les noms de " zone circulaire „ et de " croissant „ de l'embryon (1). Le croissant mésodermique dépasse déjà sur les côtés et en arrière le bord de la tache embryonnaire; il se développe rapidement autour de l'extrémité postérieure de la ligne primitive et donne naissance à une région circulaire, qui se distingue facilement par transparence des parties voisines de la vésicule blastodermique (fig. 3). L'ébauche mésodermique considérablement étendue qui siège en partie dans la portion postérieure de l'embryon, en partie autour de cette extrémité, se termine toujours en avant par une ligne concave, qui répond à la limite entre les deux parties constitutives de l'embryon. A chacune des extrémités de cette ligne concave l'ébauche mésodermique se termine par une sorte de corne ou de lobe qui répond au bord de l'embryon (fig. 1 et 3). A un stade plus avancé, l'ébauche mésodermique s'est étendue davantage encore (fig. 5). Les deux cornes latérales et en même temps antérieures se sont considérablement étendues en avant, en même temps que le diamètre de l'ébauche mésodermique s'est accru. L'on distingue encore fort bien en avant, entre les deux parties constitutives de l'embryon, la ligne concave qui marque la limite antérieure de cette partie du mésoderme et qui se poursuit jusqu'à l'extrémité antérieure de la corne restée en place, accolée à l'hypoblaste dans la préparation représentée figure 5 (à gauche). En avant de l'embryon se voit une rangée sémi-circulaire de taches foncées dépendant de l'hypoblaste. Au niveau de chacune de ces taches l'hypoblaste présente un épaissement,

---

(1) ÉDOUARD VAN BENEDEN. — *Recherches sur l'embryologie des mammifères. La formation des feuilletts chez le lapin.* Archives de Biologie, vol. I.

une sorte de papille saillante dans la cavité blastodermique. Entre cette rangée de taches foncées et le bord de l'embryon on distingue une bande claire fort étroite. Le mésoderme manque totalement dans cette bande et l'hypoblaste y est immédiatement accolé à l'épiblaste.

Toute cette ébauche mésodermique, circulaire dans son ensemble et terminée en avant par deux cornes latérales, peut être facilement isolée : elle est très lâchement adhérente d'une part à l'hypoblaste, d'autre part à l'épiblaste. La figure 4 montre l'épiblaste complètement isolé. Il n'y a que suivant les lèvres du sillon primitif que le mésoblaste est intimement uni à l'épiblaste; aussi est il impossible de séparer l'un de l'autre les deux feuilletts suivant la ligne primitive. La figure 4 montre une portion du mésoblaste restée adhérente au feuillet épiblastique tout autour de la ligne primitive déjà réduite. La figure 5 montre à gauche tout le mésoblaste resté adhérent à l'hypoblaste; dans une grande partie de l'aire embryonnaire (portion postérieure) et dans toute la moitié droite du corps le mésoblaste a été enlevé complètement et tout d'une pièce, y compris la corne antérieure droite.

On réussit sans grande peine à obtenir des préparations montrant les feuilletts ainsi isolés et tels que nous les avons représentés planche XX, figure 4 et 5. Mais c'est en vain que nous avons cherché à séparer le mésoblaste de l'hypoblaste dans la partie antérieure de l'embryon. Nous avons essayé de pratiquer cette séparation sur un assez grand nombre d'embryons de même âge que celui que nous avons représenté, sur des embryons plus jeunes et sur des embryons un peu plus âgés; nous n'avons jamais pu y réussir.

Le mésoblaste, dans toute la partie antérieure (zone circulaire) de l'embryon, affecte donc avec l'hypoblaste des rapports beaucoup plus intimes que dans la partie postérieure de la tache embryonnaire et en dehors de cette dernière. L'étude des coupes rend parfaitement compte de ce résultat : tandis que en arrière et en dehors de l'embryon les deux feuilletts internes sont toujours bien séparés l'un de l'autre, en avant il

est extrêmement difficile de voir distinctement une limite entre les deux feuillets. A ce point de vue il y a donc lieu de distinguer deux parties dans le mésoblaste, l'une antérieure, l'autre postérieure. Ces deux parties sont distinctes dès le début et répondent à deux portions qu'il y a lieu de distinguer dans la ligne primitive.

La partie antérieure du mésoblaste se développe autour de l'extrémité antérieure de la ligne primitive : dès le début elle s'élève, sous la forme d'un lobe médian, du milieu de la concavité du croissant mésodermique, dont il a été question plus haut (fig. 1). L'aspect de cette partie antérieure du mésoblaste est très différent de celui que présente la portion postérieure de ce feuillet, comme le montre bien la figure 3. Sans nous occuper davantage ici de rechercher les causes de ces différences, nous voulons faire remarquer seulement que la portion du mésoblaste qui se développe autour de la partie antérieure de la ligne primitive envahit progressivement toute la partie antérieure de la tache embryonnaire ; qu'elle s'étend jusqu'au bord antérieur, sémi-circulaire, de cette tache ; mais *elle ne dépasse pas ce bord* (fig. 5). Il reste, entre le bord de la portion antérieure du mésoblaste et les deux cornes qui terminent en avant la portion postérieure de ce feuillet, une bande étroite dans les limites de laquelle le mésoderme manque totalement. Des coupes transversales pratiquées dans la partie antérieure d'embryons comme celui que nous avons représenté figure 4 et 5, montrent clairement, autour de l'extrémité antérieure de l'embryon, cette bande didermique dans les limites de laquelle l'hypoblaste et l'épiblaste sont adjacents l'un à l'autre.

A un stade plus avancé du développement, les deux cornes latérales du mésoblaste se rejoignent entre elles par leurs extrémités, en avant de l'embryon, et dès ce moment la bande didermique se trouve complétée ; elle est devenue sémi-circulaire ; elle borde l'extrémité antérieure arrondie de l'embryon. Celui-ci occupe, dans la portion circulaire tridermique du blastocyste, une position excentrique. La bande didermique

sémi-circulaire, dans les limites de laquelle l'épiblaste et l'hypoblaste sont accolés l'un à l'autre, le mésoblaste faisant défaut, est le premier rudiment du proamnios. Cette bande s'élargit rapidement; elle se fait remarquer par une grande transparence; elle est très bien indiquée dans des embryons comme celui que nous avons partiellement représenté figure 6, planche XX. Il s'agit là d'un embryon pourvu de trois paires de protovertèbres.

Des embryons un peu plus âgés, à cinq, six, sept ou même huit vertèbres primordiales peuvent être encore isolés avec la totalité des membranes qui les entourent. L'adhérence avec la muqueuse utérine est encore peu prononcée sur le pourtour immédiat de l'embryon; grâce à cette circonstance aucune partie du blastocyste ne reste adhérente à l'épithélium utérin quand, après avoir ouvert une dilatation utérine par une incision cruciale et avoir fixé les quatre lambeaux de la paroi, on prend les précautions voulues pour isoler l'embryon et la partie avoisinante du blastocyste, après un commencement de durcissement.

Des embryons à cinq vertèbres primordiales (pl. XXI, fig. 1) montrent déjà distinctement les deux cœurs saillants dans le coelome, aux deux côtés de la tête future. Il est facile de s'assurer, par l'examen de séries de coupes, qu'à ce stade la cavité coelomique règne sur tout le pourtour de la tête de l'embryon, même en avant de la plaque médullaire céphalique, et qu'ainsi les deux cavités péricardiques futures, communiquant entre elles, n'en constituent qu'une en réalité, alors qu'il existe deux vaisseaux cardiaques parfaitement distincts.

En avant de la zone pariétale céphalique, dans toute l'étendue de laquelle le mésoderme se trouve déjà dédoublé en deux feuillets, l'un somatique, l'autre splanchnique, on voit distinctement une zone sémilunaire (*pr. a.*), plus étendue qu'aux stades antérieurs; elle se fait remarquer en ce qu'elle est plus transparente qu'aucune autre partie avoisinante du blastocyste. Elle se termine en avant par une ligne convexe; en arrière sa limite répond à celle de la zone pariétale céphalique.

L'embryon, qui dans son ensemble présente la forme d'une guitare ou d'un biscuit, se trouve excentriquement placé dans une région circulaire épaissie du blastocyste. Son extrémité antérieure, au devant de laquelle se voit la région sémilunaire proamniotique, est assez rapprochée du bord de la région circulaire; son extrémité postérieure dépasse un peu en arrière le centre de la zone. La zone circulaire répond à l'aire vasculaire en voie de formation; le sinus terminal est en voie de formation sur tout le pourtour de la zone.

Nous avons montré comment toute cette zone est progressivement envahie par cette partie du mésoderme qui prend naissance autour de l'extrémité postérieure de la ligne primitive et qui, partant de ce point comme centre, s'étend peu à peu, concentriquement à ce point, de façon à entourer à la fin toute la tache embryonnaire. Nous avons indiqué comment il se fait que la bande proamniotique échappe à cet envahissement, par le mésoblaste, de l'espace virtuel délimité par les deux feuillets primordiaux de l'embryon, l'épiblaste d'une part, l'hypoblaste de l'autre.

Mais l'on se tromperait si l'on croyait devoir attribuer l'opacité relative que présente le blastocyste, dans l'étendue de l'aire vasculaire future, à cette seule circonstance que dans les limites de cette zone circulaire le mésoblaste est venu s'interposer entre l'épiblaste et l'hypoblaste. La cause principale de l'opacité du blastoderme, dans la plus grande partie de l'aire vasculaire, réside dans l'épaississement progressif de l'épiblaste. Cet épaississement a déjà débuté à un stade plus reculé du développement de l'embryon : il est déjà très manifeste alors qu'il n'existe encore aucune trace de protovertèbres, comme c'était le cas pour l'embryon que nous avons représenté planche XX, figure 4 et 5. La figure 4 montre l'épiblaste isolé dans toute l'étendue de l'aire vasculaire future.

Le maximum d'épaisseur de l'épiblaste se rencontre dans une zone en forme de fer à cheval, régnant en arrière et sur les côtés de la tache embryonnaire. Cette zone, que nous appellerons dès à présent *la zone placentaire*, se fait remarquer

par un aspect marbré particulier (pl. XX, fig. 4, *z. pl.*) L'épiblaste y est considérablement épaissi; il y est constitué par plusieurs assises cellulaires; mais l'épaississement de ce feuillet ne s'est pas fait uniformément. Comme le montrent des coupes transversales, la face libre de l'épiblaste y est extrêmement inégale; il s'y est produit des crêtes irrégulières, séparées les unes des autres par des sillons; de là les marbrures que l'on observe quand on l'examine par transparence à la loupe. C'est dans les limites de ce fer à cheval que va se faire en tout premier lieu l'accolement à la muqueuse utérine; c'est là que va se former tout d'abord la portion foetale du placenta.

Le fer à cheval que nous avons appelé la zone placentaire, est bordé, sur tout son pourtour, suivant sa convexité aussi bien que du côté de sa concavité, par une bande épiblastique d'épaisseur et de transparence moyennes (fig. 5, *A, A, A*). C'est sur le pourtour immédiat de l'embryon que l'épiblaste présente son maximum de transparence et en même temps son épaisseur minimum (*B, B, B*); la bande proamniotique ne diffère que fort peu, au point de vue de sa transparence, du reste de la bordure épiblastique de l'embryon.

Comme le montre la figure 5 planche XX, l'hypoblaste présente à peu près la même transparence et la même constitution dans toute son étendue; il montre seulement en avant du bord antérieur de l'embryon la rangée sémi-circulaire de taches foncées dont nous avons parlé plus haut; dans les limites de l'aire embryonnaire il est formé par des cellules plates, tandis que sur le pourtour de l'embryon ses cellules sont plutôt cuboïdes ou même prismatiques.

L'épaisseur du mésoblaste, maximum dans l'embryon et en arrière de lui, perd très uniformément, mais très légèrement en épaisseur à la périphérie. Si l'on tient compte de ce fait que le mésoblaste existe dans toute la zone qui entoure immédiatement l'aire embryonnaire, sauf dans les limites de la bande proamniotique, l'on conçoit que, malgré la minceur uniforme de l'épiblaste tout autour de l'embryon (fig. 5), le proamnios se fasse remarquer par une transparence plus grande.

Il ressort de ce qui précède que la région circulaire foncée dans laquelle l'embryon se trouve excentriquement placé ne doit pas son opacité relative à la présence de cette partie du mésoblaste qui va donner naissance aux vaisseaux de l'aire vasculaire, mais bien plutôt à l'épaississement considérable de l'épiblaste, qui se prépare à jouer son rôle dans l'édification du placenta foetal. Une fois que l'épiblaste s'est ainsi épaissi dans toute la zone marginale de l'aire vasculaire, la présence du mésoblaste ne se révèle plus, quand on examine les embryons à la loupe, qu'en ce qu'il différencie de la zone proamniotique cette partie de l'aire dite transparente qui entoure le tronc de l'embryon, en arrière des ébauches des veines omphalo-mésentériques.

Ce que nous venons de dire de l'embryon que nous avons représenté (pl. XX, fig. 4 et 5) s'applique de tous points aux stades subséquents caractérisés par un petit nombre de vertèbres primordiales. Il est à remarquer seulement que le diamètre de l'aire vasculaire s'accroît; que l'épaississement épiblastique formant la zone placentaire augmente en étendue et en épaisseur; que les crêtes et les bourrelets saillants qui se produisent à sa surface externe deviennent plus marqués, plus irréguliers et que ces bourrelets eux mêmes se prolongent en tubercules de plus en plus proéminents qui vont devenir les villosités du placenta foetal, s'il est permis de parler ici de villosités. Les crêtes épiblastiques et les saillies qu'elles supportent ne sont bientôt plus des formations épithéliales pleines; les parties les plus épaissies du feuillet deviennent des plis de ce feuillet. La bande claire qui constitue l'ébauche du proamnios s'étend rapidement.

Chez un embryon pourvu de cinq vertèbres primordiales l'aire vasculaire mesure 6,5<sup>mm</sup> en diamètre transversal 7,5<sup>mm</sup>, en diamètre antéro postérieur, la longueur de l'embryon étant de 3,4<sup>mm</sup> environ. L'aire transparente a comme l'embryon la forme d'un biscuit (pl. XXI, fig. 1); à l'étranglement du biscuit se voient les ébauches des veines omphalo-mésentériques dirigées transversalement; elles divisent l'aire transpa-

rente en deux parties : l'une antérieure, didermique, plus claire, le proamnios, l'autre postérieure, tridermique, un peu plus foncée. En arrière de l'extrémité postérieure de l'embryon apparaît une bande transversale très foncée; elle a la forme d'un croissant et répond par sa concavité à l'extrémité postérieure de l'embryon, qui montre encore, sur une certaine longueur, la ligne primitive considérablement réduite. Cette bande est l'ébauche commune de la gaine caudale de l'amnios et de l'allantoïde.

A ce moment le mésoblaste s'est déjà dédoublé en un feuillet splanchnique et un feuillet somatique, non seulement dans toute l'étendue de l'embryon (abstraction faite de la zone axiale) mais aussi dans une partie de l'aire vasculaire. La partie de l'aire vasculaire dans laquelle s'est fait le dédoublement est limitée en avant et en dedans par les ébauches des veines omphalo-mésentériques qui bordent en arrière et sur les côtés la région proamniotique; en dehors et en arrière par une ligne circulaire qui répond au bord externe du fer à cheval placentaire. Ce dédoublement s'est donc opéré dans toute la portion postérieure tridermique de l'aire transparente et dans une région en forme de fer à cheval de l'aire opaque (zone placentaire). Aucun dédoublement ne s'est produit ni dans la région proamniotique, ni dans la bande marginale de l'aire vasculaire, ni en avant de l'embryon.

La fente ainsi produite dans le feuillet moyen est l'ébauche du cœlome : il faut y distinguer une portion embryonnaire et une portion extraembryonnaire. Cette fente est délimitée en haut par l'épiblaste uni à la somatopleure pour constituer l'enveloppe ou la membrane séreuse de von Baër; en bas par la splanchnopleure unie à l'hypoblaste; nous donnerons à cette membrane formée par l'hypoblaste uni à la couche splanchnique du mésoblaste, dans les limites de l'aire vasculaire le nom de *membrane ombilicale*; c'est dans cette dernière que se développent les vaisseaux de l'aire vasculaire; elle répond à une partie de la vésicule qui porte, chez les mammifères, le nom de vésicule ombilicale au vitelline.

La séreuse de von Baër que l'on pourrait utilement désigner sous le nom de *membrane placentaire*, est actuellement constituée de deux parties : une portion périphérique ou *placentaire*; c'est elle qui porte les crêtes et les saillies épiblastiques; elle a la forme d'un fer à cheval; et une portion centrale, répondant à l'aire transparente; elle se caractérise en ce que l'épiblaste y est mince et lisse; c'est la portion que nous appellerons *centro-placentaire*; elle occupe la concavité du fer à cheval placentaire et se continue par ses bords avec la paroi du corps de l'embryon.

*Embryon à neuf protovertèbres.* — Dans toute la longueur de l'encéphale la gouttière médullaire s'est fermée et transformée en un tube; seul le proencéphale portant déjà les vésicules optiques primaires est encore largement ouvert en avant, à la face antérieure de la tête. Dans la région du tronc occupée par les protovertèbres les bourrelets médullaires sont très rapprochés l'un de l'autre, constituant les lèvres d'une fente très étroite par laquelle le tube médullaire s'ouvre encore à l'extérieur. L'inflexion de la zone pariétale s'est faite sur tout le pourtour de la tête et les deux coeurs se sont rapprochés l'un de l'autre vers la ligne médiane, sous le cul-de-sac antérieur du tube digestif.

Voici les changements survenus en ce qui concerne les annexes fœtales en voie de développement.

1/ La portion placentaire de la membrane placentaire s'est intimement unie à l'épithélium de la muqueuse utérine. Il en résulte qu'il n'est plus possible d'enlever dans leur intégrité les membranes constituant la voûte du cœlome dans les limites de l'aire vasculaire. Quand après avoir pratiqué une incision cruciale dans une dilatation utérine, avoir fait durcir l'embryon en place au moyen de l'acide picrosulfurique, en prenant la précaution de tendre au préalable les parois du blastocyste, de façon à ce que l'embryon conserve sa forme et sa direction, on cherche à isoler l'embryon avec la portion avoisinante du blastocyste, on constate invariablement qu'une partie de la

paroi du blastocyste reste fixée à la muqueuse utérine. La perte de substance intéresse toujours uniquement l'aire vasculaire. Toute la partie placentaire de la séreuse de von Baër manque à la paroi externe de la portion extraembryonnaire du cœlome (pl. XXI, fig. 2). La déchirure se produit constamment d'une part le long du bord externe convexe, d'autre part le long du bord interne concave du fer à cheval épiblastique. Cette limite externe marquée maintenant dans l'aire vasculaire entourant l'embryon par une ligne déchiquetée répond à la limite externe du cœlome. La portion centro-placentaire de la séreuse de von Baër reste en continuité avec les bords de l'embryon (pl. XXI, fig. 2). Une autre ligne déchiquetée répond au bord concave du fer à cheval placentaire. Dans une aire vasculaire ainsi isolée et examinée par sa face externe on distingue maintenant, à la place du fer à cheval opaque et marbré des stades précédents, un fer à cheval à bords déchiquetés et très clair. Dans les limites de cette région la membrane ombilicale est à nu, constituant le plancher de la portion extraembryonnaire du cœlome. A la périphérie de l'aire vasculaire, la paroi du blastocyste, restée complète, est beaucoup plus opaque. Cette bande marginale montre un aspect tâcheté particulier dû à la présence des ilots sanguins en voie de formation. Ces ilots sont surtout considérables le long de la ligne limite de l'aire vasculaire, où ils vont donner naissance au sinus terminal.

2/ La région proamniotique s'est beaucoup étendue; elle se termine en avant par une ligne circulaire. La membrane proamniotique, qui occupe cette région, est toujours très claire et très transparente; elle est formée par deux assises de cellules plates : l'épiblaste en dehors, l'hypoblaste en dedans.

On distingue dans le proamnios deux parties : 1° une portion antérieure horizontale comme le reste de l'aire vasculaire et située dans le même plan que cette dernière; 2° une portion infléchie autour de l'extrémité antérieure de l'embryon, auquel elle constitue un capuchon largement ouvert en haut (pl. XXIV, fig. 3). Ce capuchon présente un plancher et une

paroi latérale. Le plancher sur lequel repose l'extrémité antérieure, proencéphalique de l'embryon est formé comme tout le reste du proamnios par l'épiblaste uni à l'hypoblaste. L'épiblaste de ce plancher s'infléchit sur la paroi antérieure de la région cardiaque de l'embryon suivant une ligne transversale sur laquelle se projette verticalement le mésencéphale. L'hypoblaste se continue beaucoup plus loin en arrière; il tapisse la face inférieure de la région cardiaque et, arrivé en arrière des deux veines omphalo-mésentériques dirigées transversalement pour constituer les racines veineuses du cœur, il se porte en haut puis en avant pour former le plancher du cul de sac antérieur du tube digestif. (Voir la figure schématique 3 de la planche XXIV.) Kölliker a vu et parfaitement figuré ces rapports.

La membrane proamniotique, entraînée en bas et en arrière au moment où se produit le mouvement d'inflexion qui porte en bas et en arrière toute la zone pariétale de la tête, a donc donné naissance à un capuchon céphalique, tandis que la plus grande partie de la membrane proamniotique se trouve encore tendue transversalement dans le plan de l'aire vasculaire, avec laquelle elle se continue par ses bords.

Les veines omphalo-mésentériques sont déjà très distinctes; elles bordent immédiatement la région proamniotique en arrière et sur les côtés, mais non en avant (pl. XXI, fig. 2). Après un certain trajet on les voit former un coude brusque et se porter en dehors, à droite et à gauche, dans l'aire vasculaire où elles se perdent dans le réseau vasculaire en voie de formation. L'on peut constater déjà à ce stade ce fait bien plus évident plus tard, qu'elles ne s'ouvrent nullement dans le sinus terminal.

3° L'extrémité postérieure de l'embryon et même la plus grande partie de son tronc se sont affaissées légèrement dans la cavité blastodermique, de telle sorte que l'épiblaste du dos de l'embryon, surtout à son extrémité postérieure, se trouve sur un plan plus profond que l'épiblaste de la région centroplacentaire.

Autour de l'extrémité caudale de l'embryon le croissant foncé est beaucoup plus apparent; il constitue, dès à présent, une gaine caudale encore rudimentaire, dont il est facile de distinguer le bord antérieur.

Des coupes longitudinales démontrent clairement que le mode de formation de cette gaine est bien tel qu'il a été constamment décrit (pl. XXIV, fig. 3).

L'épiblaste et la somatopleure interviennent seuls dans la formation de ce repli. L'épaississement considérable de la somatopleure à l'origine de la gaine caudale a été signalé par Kölliker. L'allantoïde procède de cet épaississement qui n'est en définitive que l'ébauche encore diffuse de cet organe. La ligne primitive actuelle ne participe en rien à sa formation. La ligne primitive se voit au fond de l'élargissement postérieur de la gouttière médullaire; elle a encore une longueur de 0,4<sup>mm</sup>. A son extrémité antérieure se voit l'orifice supérieur du canal neurentérique. Celui-ci n'a donc rien à faire avec l'origine de l'allantoïde.

C'est autour de l'extrémité postérieure de l'embryon que la fente coelomique atteint son plus grand développement; le bord postérieur très épaissi de la gaine caudale, qui se confond avec l'ébauche de l'allantoïde, proémine dans cette cavité. Le plancher du coelome est formé, il est à peine nécessaire de le dire, par la membrane ombilicale déprimée. Après l'avoir formé, à la face antérieure de l'épaississement mésoblastique qui répond à l'origine de l'allantoïde, un petit cul de sac (cul de sac postérieur du tube digestif) et avoir envoyé un petit diverticule dans la masse cellulaire qui constitue l'ébauche de l'allantoïde, l'hypoblaste se continue en arrière, tapissant la face profonde de la membrane ombilicale.

Les ilots sanguins sont en voie de formation dans toute l'étendue de l'aire vasculaire. La formation des vaisseaux est plus avancée le long du trajet du futur sinus terminal et des veines omphalo-mésentériques. Celles-ci sont déjà parfaitement reconnaissables le long des bords latéraux du proamnios. Le réseau vasculaire est plus serré dans la zone marginale de

l'aire vasculaire que dans la région sous-jacente à la portion placentaire de la séreuse de von Baër.

Au stade que nous venons de décrire et que nous avons représenté planche XXI, figure 2, les dimensions sont les suivantes :

Longueur de l'embryon . . . . .	3,2 <sup>mm</sup>
Diamètre transversal de l'aire vasculaire. . . . .	7,5 <sup>mm</sup>
"    antéro postérieur                    "    . . . . .	7 <sup>mm</sup>
Largeur de la zone marginale . . . . .	1,3 <sup>mm</sup>
Largeur de la portion placentaire de la séreuse de von Baër. . . . .	5 <sup>mm</sup>

L'inflexion qui s'opère autour de l'extrémité antérieure de l'embryon marche avec une rapidité remarquable. Elle commence chez des embryons à 7 paires de vertèbres primordiales. Elle est terminée, les deux cœurs sont juxtaposés et vont commencer leur soudure, quand il y en a 9. C'est d'abord la zone pariétale qui s'infléchit autour de la plaque médullaire proencéphalique. Celle-ci est encore horizontale chez des embryons à sept protovertèbres, qui montrent déjà un commencement de cul de sac antérieur du tube digestif. La plaque médullaire se coude ensuite tout d'un pièce au point où elle se continue avec le mésencéphalon, de façon à prendre une direction verticale, et en même temps ses bords s'incurvent et se rapprochent l'un de l'autre pour donner naissance à la branche transversale du marteau nerveux (vésicules optiques et proencéphale). Grâce à cette inflexion brusque de la plaque médullaire proencéphalique, le retrait des feuillets avoisinants peut progresser avec une grande rapidité et le cul de sac antérieur du tube digestif se constituer en peu de temps.

*Embryon à 13 protovertèbres. — 8 jours, 15 heures. — (Pl. XXI, fig. 3).* Nous pouvons indiquer rapidement les différences principales qui distinguent les annexes d'un embryon à 13 protovertèbres de celles de l'embryon que nous avons décrit en dernier lieu.

I. — Toute la portion céphalique de l'embryon proémine fortement dans la cavité blastodermique : elle forme avec le tronc proprement dit, qui constitue encore une lamelle horizontale symétrique, un coude en angle droit (pl. XXIV, fig. 4). Le proencéphalon déjà divisé en cerveau antérieur et cerveau intermédiaire, portant latéralement les vésicules optiques primaires, est complètement fermé en avant. Le segment proencéphalique est nettement séparé par un étranglement de la portion postérieure de la tête à laquelle se rattache le cœur. Les deux cœurs primitifs se sont soudés en un seul, unique et médian, logé dans une large cavité pariétale. Il en résulte une saillie cardiaque très prononcée à la face inférieure de la tête. Cette saillie regarde directement en arrière. Une ligne transversale très apparente marque la limite postérieure de la saillie cardiaque et répond à l'ouverture du cul de sac antérieur du tube digestif dans la cavité blastodermique. Elle se continue en dehors dans les deux grosses veines omphalomésentériques qui constituent les racines veineuses du cœur.

A l'extrémité postérieure du corps de l'embryon se voit le cul de sac postérieur du tube digestif notablement plus prononcé qu'au stade précédent. Il porte à son extrémité postérieure l'ébauche de l'allantoïde encore très peu développée. Aux côtés des rangées de protovertèbres se voient les ébauches du canal de Wolff et des néphrostomes. L'embryon s'est affaissé notablement; la face dorsale de son tronc se trouve écartée de l'épithélium de la muqueuse utérine.

II. *Annexes.* — 1° Le proamnios est constitué comme au stade précédent; seulement la portion déprimée de la membrane proamniotique, formant autour de la tête un capuchon largement ouvert en haut, qui laisse à nu la région épencéphalique de la tête, est plus étendue; la portion restée horizontale est toujours terminée en avant par une ligne semi-circulaire répondant en arrière et sur les côtés aux veines omphalomésentériques. Mais la limite antérieure de la région proamniotique s'est considérablement rapprochée de la tête.

2° Le cul de sac caudal de l'amnios s'est beaucoup étendu. Il forme autour de la portion postérieure du corps une gaine plus large en arrière, plus rétrécie en avant. Le bord postérieur du cul de sac est marqué par une ligne transversale régulièrement arrondie. La paroi du cul de sac amniotique est toujours très épaisse en arrière et surtout en dessous, où elle se confond avec l'allantoïde.

Le bord antérieur de la gaine est marqué par une ligne concave en avant qui se continue à droite et à gauche, en dehors des lames latérales de l'embryon par une ligne antéro-postérieure aboutissant aux troncs des veines omphalo-mésentériques. Cette ligne marque le lieu d'inflexion de la membrane amniotique dans la portion centro-placentaire de la séreuse de von Baër. Celle-ci est adhérente à la muqueuse utérine comme la portion placentaire de cette membrane; aussi reste-t-elle unie au placenta maternel en voie de formation quand on isole l'embryon avec son aire vasculaire.

Le bord antérieur de la gaine caudale se projette verticalement sur la 12<sup>me</sup> protovertèbre, qui marque la limite entre les trois quarts antérieurs et le quart postérieur du corps de l'embryon. Ce dernier quart se trouve donc engagé dans la gaine amniotique.

Le bord antérieur de la gaine caudale prolongé sur les côtés de l'embryon par deux lignes aboutissant aux veines omphalo-mésentériques et le contour externe de la région proamniotique circonscrivent ensemble un large espace circulaire, qui représente l'orifice externe de la cavité amniotique; celle-ci n'est encore qu'en partie formée d'une part dans la gaine caudale, d'autre part dans le capuchon proamniotique.

La ligne transversale qui répond aux deux veines omphalo-mésentériques, là où elles constituent les racines veineuses du cœur, cette ligne transversale divise en deux parties cet orifice de la cavité amniotique future. C'est en effet par le rétrécissement progressif de tous les diamètres de cet orifice, surtout de son diamètre antéro-postérieur que la cavité amniotique va se fermer peu à peu. Nous appellerons cet orifice *l'orifice amniotique*.

3° L'aire vasculaire montre distinctement le sinus terminal sous la forme d'un canal circulaire complet, dans lequel ne s'abouche encore aucun vaisseau bien apparent. Les troncs des veines omphalo-mésentériques sont constitués. On peut les poursuivre à partir de la racine du cœur, le long des bords latéraux de la région proamniotique, jusques dans l'aire vasculaire, où elles rampent suivant une ligne circulaire répondant à la limite de la portion placentaire de la séreuse de von Baër. Dans un embryon en place elles se projettent sur le contour externe du placenta foetal. Le réseau vasculaire est déjà bien apparent dans toute l'étendue de l'aire vasculaire. Le mésoderme a dépassé le sinus terminal, mais il ne s'étend pas beaucoup au delà de cette limite.

4° L'allantoïde est toujours très rudimentaire : c'est un simple bourgeon cellulaire très limité qui se rattache d'une part à la face inférieure et au bord antérieur du cul de sac postérieur du tube digestif, d'autre part à la gaïne amniotique avec laquelle il se confond partiellement.

Chez un embryon de cet âge le diamètre moyen de l'aire vasculaire est de 10 à 12<sup>mm</sup>; celui du placenta foetal (portion placentaire de la séreuse de von Baër de 6<sup>mm</sup> environ. La longueur de l'axe de l'embryon est difficile à apprécier à cause de l'inflexion de la tête.

*Embryon à 17 protovertèbres. — 9 jours, 6 heures. —* (Pl. XXI, fig. 4). Non seulement la tête mais aussi la partie antérieure du tronc de l'embryon proéminent dans la cavité blastodermique. La portion postérieure du tronc est encore une lamelle horizontale. Les axes de ces deux parties du corps forment ensemble un angle droit, l'axe de la portion antérieure du corps étant verticalement dirigé. La portion tout à fait postérieure du corps est déjà légèrement contournée. L'ébauche de l'allantoïde se sépare déjà nettement de l'embryon; elle constitue une masse cellulaire volumineuse, arrondie; elle donne insertion sur la ligne médiane à la gaïne caudale de l'amnios avec lequel elle se continue.

Toute la portion antérieure, verticale, du corps de l'embryon est recouverte par le proamnios; l'épiblaste de la membrane proamniotique s'insère toujours sur le pourtour de la région cardiaque; l'hypoblaste de cette membrane tapisse extérieurement la saillie cardiaque pour se continuer ensuite dans le cul de sac antérieur du tube digestif. Non seulement le tiers postérieur, mais la plus grande partie de la portion horizontale du tronc se trouvent engagés dans la gaine amniotique caudale. Le bord antérieur de la gaine atteint à peu près le coude que la portion antérieure du tronc forme avec la portion postérieure restée horizontale du tronc. La plus grande partie de la membrane proamniotique a été employée à former le capuchon proamniotique; il en résulte que l'orifice amniotique se trouve considérablement réduit. C'est maintenant un orifice ovalaire, à grand diamètre transversal, qui répond par sa position au coude brusque que forment entre elles les parties horizontale et verticale du tronc.

Par suite du rapprochement progressif, au dessus de l'embryon, des deux lignes qui marquent l'une la limite antérieure de l'ancienne région proamniotique, l'autre le bord antérieur de la gaine caudale, les veines omphalo-mésentériques qui, à leur origine cardiaque, divisaient en deux la région de l'orifice amniotique et qui, d'autre part, bordaient latéralement la région proamniotique, ces deux veines, qui avaient d'abord un trajet horizontal, contournent maintenant latéralement l'embryon. Elles partent de sa face ventrale, s'élèvent le long de la limite du proamnios et, arrivées au voisinage de la face dorsale de l'embryon, elles se déjettent en dehors dans l'aire vasculaire restée horizontale. Elles marquent toujours la limite entre le proamnios et la gaine caudale de l'amnios, entre la portion proamniotique et la portion amniotique de la cavité de l'amnios. C'est cette limite qui va devenir le trou interamniotique, et c'est suivant cette ligne que le proamnios se continue avec l'aire vasculaire. La portion antérieure du corps de l'embryon se trouve déjà en deça de l'aire vasculaire; entourée du proamnios elle proémine dans la cavité blastoder-

mique; la portion postérieure du tronc est au delà de l'aire vasculaire; entourée de la gaine caudale elle siège dans la portion extraembryonnaire du coelome, de même que l'allantoïde qui dépend de sa face ventrale (pl. XXIV, fig. 4).

Dans toute l'aire vasculaire se voit un réseau vasculaire à mailles polygonales. Des faces latérales des aortes primitives partent de nombreuses branches vasculaires à direction transversales qui se perdent dans le réseau. Aucune branche volumineuse ne s'abouche dans le sinus terminal. Les veines omphalo-mésentériques qui longent le bord du placenta sont les seuls troncs différenciés du réseau.

*Embryon de 9 jours, 19 heures, présentant de 25 à 30 protovertèbres.* — Ce stade, que nous avons représenté planche XXII, figure 1, se fait reconnaître en ce que la partie postérieure du corps de l'embryon, interposée entre l'aire vasculaire et l'allantoïde, déjà fixé à la portion placentaire de la séreuse de von Baër, est contournée en spirale. La tête de l'embryon, sa région cervicale et la partie toute à fait antérieure de sa région dorsale sont engagées dans le capuchon proamniotique et proéminent fortement dans la cavité blastodermique. Le corps de l'embryon passe par un trou très nettement indiqué que présente le milieu de l'aire vasculaire : c'est le trou interamniotique bordé par les veines omphalo-mésentériques.

La tête et la portion antérieure du tronc de l'embryon (région cervicale) se trouvent dans un même alignement : l'axe de cette partie du corps est perpendiculaire à la surface de l'aire vasculaire. C'est au niveau de la portion antérieure de la région dorsale que le tronc de l'embryon forme le coude brusque, que Bischoff a figuré chez un embryon de chien et qui a été très imparfaitement indiqué par Kölliker dans l'embryon de cet âge qu'il a représenté (fig. 175, vol. I, de son *Entwick. des Menschen*, etc., 2<sup>me</sup> édition, page 253). Kölliker figure une courbe régulière là où il existe en réalité un coude brusque. Le coude que nous signalons ici ne répond nullement à la *hintere Kopfkrümmung* de Kölliker; il n'inté-

resse pas la tête, mais il dépend de ce que les axes de la région cervicale et de la région dorsale de l'embryon forment entre eux un angle droit. Nous proposons de désigner ce coude brusque sous le nom de "*inflexion dorsale.*"

L'embryon (fig. 175) de Kölliker ne représente pas la réalité. Cet embryon débarrassé de ses annexes avait perdu ses inflexions naturelles. Non seulement son inflexion dorsale n'est plus reconnaissable dans le dessin de Kölliker, mais en outre l'enroulement spiraloïde du tronc autour d'un axe horizontal n'y est pas indiqué, alors cependant que ces inflexions sont extrêmement marquées chez des embryons de cet âge. La spirale que décrit le tronc marche d'avant en arrière et de droite à gauche dans sa partie antérieure. L'enroulement se fait autour du pédicule de l'allantoïde.

La tête et la région cervicale de l'embryon forment ensemble une masse, qui par son volume l'emporte de beaucoup sur le reste du tronc, de sorte que plus de la moitié du corps de l'embryon occupe la cavité du proamnios et proémine dans la cavité blastodermique, en deçà de l'aire vasculaire. Le cœur encore très volumineux siège sous la portion épencéphalique de la tête et la partie antérieure de la région cervicale.

*Annexes.* — L'orifice amniotique a disparu par suite de la diminution progressive de ses divers diamètres. Le bord de la membrane proamniotique s'est progressivement rapproché du bord antérieur de la gaine caudale pour se souder ensuite avec lui. Toute continuité entre l'amnios proprement dit et la séreuse de von Baër a disparu; la cavité amniotique constitue un sac fermé indépendant de la séreuse de von Baër (pl. XXIV, fig. 5).

Mais ici se présente une difficulté. Pendant longtemps nous en avons en vain cherché la solution. La gaine caudale est formée par l'épiblaste en dedans, par la somatopleure en dehors. Au contraire le proamnios est formé par l'épiblaste uni à l'hypoblaste. Comment les feuilletts de l'un se comportent-ils vis-à-vis des feuilletts de l'autre? la somatopleure du capuchon

caudal pourrait-elle venir se mettre en continuité avec l'hypoblaste du proamnios au moment où la cavité amniotique se complète par la fermeture de l'orifice amniotique? Il semble à première vue qu'il doive en être ainsi; mais en fait rien de pareil ne se produit. Voici la solution de l'énigme.

Dans les stades que nous avons considérés jusqu'ici la portion extraembryonnaire du coelome ne s'étendait pas dans toute l'étendue de l'aire vasculaire jusqu'au sinus terminal, mais seulement dans la région placentaire de l'aire vasculaire. C'est seulement dans les limites de la membrane placentaire que l'épiblaste s'est soudé avec l'épithélium de l'utérus; l'épiblaste de la portion marginale de l'aire vasculaire, intimement uni au mésoblaste non dédoublé et par l'intermédiaire de ce dernier, à l'hypoblaste s'enlève avec l'embryon entouré de ses membranes foetales. Mais si aux stades que nous avons considérés jusqu'ici le mésoblaste s'est dédoublé seulement dans les limites de la région répondant au placenta proprement dit, ce feuillet n'en existe pas moins depuis longtemps dans toute la région marginale de l'aire vasculaire, y compris cette partie de l'aire vasculaire qui se trouve en avant de la région proamniotique. Dans toute cette région marginale, aussi bien que dans la région placentaire de l'aire vasculaire se sont formés des vaisseaux sanguins et des cellules rouges ont été engendrées en grand nombre. Peu avant le stade que nous considérons, le feuillet moyen se dédouble dans toute la région marginale de l'aire vasculaire jusqu'au sinus terminal, qui devient alors la limite périphérique du coelome. Ce dédoublement s'accomplit aussi en avant de la région proamniotique, de sorte que le coelome règne dans toute l'étendue de l'aire vasculaire, à l'exception de la région proamniotique. Le plancher du coelome est formée partout par la membrane ombilicale (aire vasculaire proprement dite) sa voûte par la séreuse de von Baër dans laquelle nous avons à distinguer une zone placentaire en fer à cheval, une région centro-placentaire, et une zone marginale ou périplacentaire. Si la séreuse de von Baër n'est pas partout soudée à la muqueuse de

l'utérus, au moins est-elle, dans toute son étendue, adjacente à cette muqueuse. Quand l'orifice amniotique qui est une solution de continuité dans la séreuse de von Baër vient à se fermer, le bord antérieur du proamnios se soude au bord antérieur de la gaine caudale. En avant du bord antérieur du proamnios comme partout ailleurs, la séreuse de von Baër et la membrane ombilicale sont séparées l'une de l'autre par la fente cœlomique. Au moment de la fermeture de l'orifice, la séreuse de von Baër se complète (comparer les schémas 4 et 5 de la planche XXIV); d'autre part l'épiblaste du proamnios se continue dans l'épiblaste de la gaine caudale; la somatopleure de l'amnios se continue dans la splanchnopleure vascularisée de la membrane ombilicale. Le capuchon céphalique et la gaine caudale s'insèrent l'un et l'autre sur le pourtour de l'orifice interamniotique; l'hypoblaste du proamnios se continue dans l'hypoblaste de la membrane ombilicale. Toute continuité entre cette membrane et la séreuse de von Baër a cessé d'exister, si ce n'est sur le pourtour de l'aire vasculaire, le long du sinus terminal.

Si l'on donne le nom de sac amniotique à la membrane qui délimite la cavité amniotique et qui est formée en partie par le proamnios en partie par la gaine caudale, on peut dire que l'aire vasculaire s'insère sur le sac amniotique et se continue avec lui: l'hypoblaste de l'aire vasculaire se prolonge à la face externe du proamnios; la splanchnopleure de la membrane ombilicale se continue dans la somatopleure de la gaine caudale. La ligne d'insertion répond au trou interamniotique, bordé par les troncs des veines omphalo-mésentériques.

2/ L'allantoïde s'est énormément développé; il est pédiculé à sa base, développé à son extrémité en un disque qui s'est soudé à la face interne de la portion placentaire en forme de fer à cheval de la séreuse de von Baër. Le pédicule très court, aussi bien que le disque terminal sont creux; la cavité intestinale se prolonge dans la vésicule allantoïde; l'union primordiale entre la gaine amniotique et l'allantoïde a persisté;

elle se manifeste par l'existence d'une soudure étendue entre la paroi de la vésicule allantoïde et l'amnios (gaine caudale). La portion placentaire de la séreuse de von Baër s'est si complètement confondue avec la muqueuse utérine qui a donné naissance depuis longtemps à un organe volumineux (portion maternelle du placenta), qu'il n'est plus possible de distinguer, même dans les meilleures coupes, la limite entre l'épiblaste épaissi de la séreuse et l'épithélium profondément modifié de la muqueuse utérine. Les deux épithéliums se sont confondus. L'étude des stades successifs du développement du placenta démontre d'ailleurs qu'il ne se forme jamais ici de longues villosités foetales comme chez d'autres mammifères. Les crêtes épiblastiques dont nous avons parlé plus haut et les éminences qu'elles supportent représentent ici les villosités placentaires.

Le feuillet somatique de la séreuse de von Baër se confond d'ailleurs avec l'allantoïde. La double couche épithéliale (épiblaste et épithélium utérin), qui au début se trouve interposée entre le tissu placentaire maternel et l'allantoïde, disparaît plus tard et il n'est plus possible alors de distinguer la limite entre le tissu conjonctivo-vasculaire du placenta maternel et le tissu conjonctivo-vasculaire du placenta foetal (allantoïde). Il est à remarquer que la région suivant laquelle se fait l'union entre le placenta foetal et le placenta maternel (fer à cheval) est très restreinte comparativement à l'étendue du placenta maternel. Il faut distinguer dans celui-ci deux parties : l'une centrale, en forme de fer à cheval, qui se caractérise en ce qu'elle se soude avec le placenta foetal et finit même par se confondre avec lui; l'autre marginale, en contact avec la portion périplacentaire de la séreuse de von Baër, mais non soudée avec l'épiblaste de cette dernière membrane. Dans cette portion marginale du placenta maternel il y a simplement juxtaposition du placenta maternel et des membranes foetales. La séreuse de von Baër se fixe au placenta sur le pourtour de la portion centrale et se perd dans cet organe. L'allantoïde envoie une expansion membraneuse, dépourvue de

vaisseaux sous la portion marginale de la séreuse de von Baër. C'est cette expansion marginale de l'allantoïde qui est très développée chez les chauves souris et intervient dans la constitution de la paroi latérale du cylindre ovulaire. Elle y est très richement vascularisée.

Le réseau vasculaire de l'aire vasculaire est constitué et le sang circule depuis longtemps. Ce qui distingue le réseau, c'est la forme allongée de ses mailles. L'allongement des mailles est toujours radiaire par rapport au centre de l'aire vasculaire. Il n'y a pas encore de troncs artériels bien apparents; cependant dans la partie postérieure de l'aire vasculaire on voit déjà quelques capillaires radiés qui se font remarquer par leur plus fort calibre. L'un de ces troncs, partant de l'aorte primitive gauche, va maintenant se développer rapidement, se caractériser comme artère et conduire une bonne partie du sang partant des aortes primitives, confondues en une aorte définitive, jusque dans le sinus terminal. Puis le réseau capillaire, se différenciant de plus en plus, des branches artérielles collatérales vont apparaître; le stade que nous avons décrit au début de ce travail va se trouver réalisé.

#### Conclusions et réflexions.

Le fait principal qui se dégage de cette étude c'est qu'il ne se forme pas, autour de l'extrémité céphalique de l'embryon du lapin, de gaîne amniotique. La cavité amniotique est délimitée au début, par deux formations distinctes : l'une est formée par l'épiblaste uni à la couche somatique du mésoblaste, c'est la gaîne caudale ou amnios proprement dit; l'autre est constitué par l'épiblaste uni à l'hypoblaste, c'est le proamnios. Le proamnios constitue chez le lapin, comme chez les chauves souris, une formation temporaire; il diminue au fur et à mesure que l'embryon se retire dans la gaîne caudale, qui devient l'amnios définitif, tel qu'on le trouve chez le lapin, à partir du 15<sup>me</sup> jour. L'existence du proamnios dépend de ce qu'une partie du blastoderme, située immédiatement en avant

du bord antérieur de la tâche embryonnaire, conserve sa constitution didermique primitive, de ce qu'elle n'est pas été envahie par le mésoblaste, au moment où commence à se produire le mouvement de descente de l'embryon dans la cavité blastodermique. Tandis que l'embryon s'écarte peu à peu de la muqueuse utérine, entraînant avec lui les parties avoisinantes du blastoderme, l'épiblaste épaissi dans la portion placentaire, en forme de fer à cheval, de l'aire vasculaire se fixe à l'épithélium épaissi de l'utérus. Il en résulte la formation entre l'embryon et la muqueuse utérine d'une cavité qui n'est autre que la cavité amniotique future. La cause de la formation de la cavité amniotique réside donc en dernière analyse dans ce mouvement de descente de l'embryon dans la cavité blastodermique, c'est-à-dire dans son écartement progressif de la muqueuse utérine. La vésicule blastodermique, au moment où elle se fixe, est encore pourvue de la membrane pellucide de l'œuf ovarien. Mais cette membrane, à laquelle Bischoff assignait un rôle important dans la formation des villosités placentaires, disparaît très tôt. Il ne se forme jamais sur cette membrane anhyste de villosités comme celles que Bischoff a représentées; c'est l'épiblaste qui engendre les éléments au moyen desquels le blastoderme se fixe à l'utérus; ces éléments de fixation ne sont pas les mêmes sur tout le pourtour du blastocyste : sur tout l'hémisphère inférieur de la vésicule il se forme, dès le huitième jour, des boutons épiblastiques, qui ne s'allongent jamais beaucoup et ne deviennent jamais des villosités proprement dites. Dans l'étendue du fer à cheval placentaire l'épiblaste s'épaissit en un épithélium stratifié à surface irrégulière qui peu à peu se confond avec l'épithélium modifié de l'utérus.

Entre le fer à cheval placentaire et l'hémisphère inférieur couvert de boutons épiblastiques règne une zone intermédiaire dans les limites de laquelle l'épiblaste reste mince et lisse et qui ne se fixe pas à la muqueuse utérine.

Comme au moment où le mouvement de descente de l'embryon commence à se produire le dédoublement du mésoblaste

s'est produit non seulement dans l'embryon mais aussi dans la portion placentaire et centro-placentaire de l'aire vasculaire, c'est-à-dire sur les côtés et en arrière de l'embryon, il se fait que, lorsque l'affaissement de l'embryon commence à se produire, l'épiblaste, uni à la couche somatique, restent seuls unis à la muqueuse utérine; de là il résulte que la cavité amniotique primitive est délimitée en arrière et sur les côtés par l'épiblaste uni à la somatopleure; tandis qu'en avant, où le mésoblaste fait défaut, c'est par tout le blastoderme, c'est-à-dire l'épiblaste uni à l'hypoblaste, que la cavité amniotique se trouve délimitée. Si nous supposons par hypothèse, que le mouvement de descente de l'embryon débute à une époque plus reculée du développement, au moment où la tache embryonnaire est encore didermique dans toute son étendue, il est clair que la cavité amniotique serait elle même plus précocée et que sa paroi serait formée par l'épiblaste uni à l'hypoblaste. Pour que ce mouvement puisse se produire, il faut que le blastoderme soit fixé autour de l'embryon et pour cela il faut que le fer à cheval épiblastique apparaisse beaucoup plus tôt qu'il ne le fait en réalité chez le lapin. Rien n'empêche de supposer que la fermeture de l'orifice amniotique s'accomplisse rapidement. Il en résulterait que l'embryon se développerait dans une portion invaginée du blastocyste, constituée à la façon du proamnios du lapin par l'épiblaste en dedans, par l'hypoblaste au dehors. On voit que les feuilletts occuperaient les uns relativement aux autres une position inverse de celle qu'ils présentent dans la portion non invaginée du blastocyste, et que nous aurions dans ce cas un renversement des feuilletts chez l'embryon. En fait ce renversement existe dans le proamnios du lapin et si le développement de l'embryon était retardé par rapport au moment de la descente de l'embryon, si la fermeture de la cavité amniotique était plus précocée, il est clair que le renversement des feuilletts apparaîtrait chez le lapin, comme on l'observe chez d'autres mammifères. L'existence d'un proamnios chez le lapin est intéressante en ce qu'elle nous permet d'affirmer qu'il existe

chez cet animal un renversement partiel des feuillets et en ce qu'elle nous permet de supposer que le renversement apparent des feuillets chez les rongeurs où l'on a constaté ce fait, a sa cause dans la précocité du mouvement de descente de l'embryon dans la cavité blastodermique, ou ce qui revient au même dans la formation et la fermeture prématurées de la cavité amniotique primitivement délimitée de toutes parts par un proamnios.

La question du renversement des feuillets chez certains mammifères a fait dans ces derniers temps d'immenses progrès, on peut dire qu'elle a été résolue, par les beaux travaux de Kupffer et de Selenka. Ces auteurs ont fait connaître, par l'étude du développement, chez une série de rongeurs, les phases successives de l'évolution chez des mammifères à feuillets renversés. Il ressort clairement de ces recherches que le renversement n'est qu'apparent et que ces animaux, loin de constituer une exception, rentrent dans la loi commune. Mais il semblerait exister encore, si l'on s'en rapporte aux travaux de ces auteurs, quelques différences importantes entre les rongeurs chez lesquels il y a renversement et ceux chez lesquels le renversement n'existe pas. Tous les chaînons de la chaîne ne sont pas connus. Il reste notamment à trouver quelle est la signification de cette masse cellulaire épiblastique qui, d'après les observations concordantes de Kupffer et de Selenka, intervient dans la fixation de l'œuf à la paroi utérine et qui a été désignée sous le nom de *suspenseur* (*Träger*).

A notre avis le suspenseur, malgré les formes diverses qu'il affecte suivant qu'on le considère chez *Arvicola arvalis*, *Mus musculus*, *Mus decumanus*, *Mus sylvaticus*, *Cavia Cobaya* et *Talpa Europæa*, est homologue au fer à cheval épiblastique par lequel se fait chez le lapin la fixation du blastocyste à la muqueuse de l'utérus. Si l'on suppose en effet, qu'après la descente de l'embryon, et la supposition n'est pas gratuite, elle se vérifie à certains égards chez le lapin, si l'on suppose que l'épaississement de l'épiblaste formé d'abord dans les limites du fer à cheval placentaire gagne progressivement de dehors

en dedans et bourgeonne dans une direction centripète, de façon à constituer, la descente de l'embryon ayant déjà eu lieu, la voûte de la cavité amniotique, on aura réalisé un suspenseur fort étendu en surface mais au fond identique à celui des mammifères à feuillets renversés. Cette plaque épiblastique fermera supérieurement l'orifice amniotique. Si l'on suppose en même temps que la descente de l'embryon soit précoce, d'où résultera la formation d'un proamnios sur tout le pourtour de l'embryon, il est clair que l'allantoïde ne pourra venir plus tard se fixer à la région centro-placentaire, c'est-à-dire au suspenseur, qu'à la condition de refouler devant elle la séreuse de von Baër. C'est cette supposition qui se trouve réalisée chez la souris (voir Selenka, pl. XVI, fig. 58 à 61). La subdivision de la cavité amniotique primitive délimitée par un proamnios, dans lequel se trouve intercalé l'embryon (fig. 58), en deux cavités auxquelles Selenka donne les noms de cavité amniotique vraie et de cavité amniotique fausse, ces cavités étant en communication l'une avec l'autre au moyen d'une cavité ou d'un canal interamniotique, cette subdivision, disons nous, a sa raison d'être dans le refoulement de la séreuse de von Baër par l'allantoïde, dans sa marche vers le suspenseur. Les modifications extrêmes que présente le cochon d'Inde se ramènent très facilement au schéma réalisé chez la souris.

Le proamnios tel que nous l'avons décrit chez le lapin, chez lequel Hoffmann a reconnu sa présence et l'a signalée dans une publication toute récente, n'est pas une formation propre à ce mammifère et aux rongeurs à feuillets renversés; il se constitue et se développe de la même manière chez les chauves souris et les figures de Bischoff ne laissent aucun doute sur la présence d'un proamnios très développé chez le chien. Différentes figures de Kölliker permettent de supposer qu'il existe pendant une courte période chez le poulet et les observations de Strahl et de Hoffmann permettent d'affirmer l'existence d'un proamnios chez les lézards. Le schéma que nous avons donné du développement de l'amnios chez le lapin

est donc peut-être applicable à l'ensemble des sauropsides et des mammifères.

Le proamnios complet, tel qu'il existe chez les rongeurs à feuillets renversés constitue-il le type primitif des formations amniotiques chez les vertébrés supérieurs et le proamnios céphalique du lapin est-il un reste du proamnios complet tel qu'on le trouve chez les rongeurs à feuillets renversés? La simplicité de la gènèse et de la constitution du proamnios semblent plaider en faveur de cette hypothèse. Mais il ne faut pas oublier que chez les sauropsides il ne se forme pas de proamnios complet. Or, il est probable que par leur développement ces vertébrés se rapprochent davantage des formes dont sont issus les mammifères actuels. Les œufs microscopiques des mammifères se sont progressivement réduits à la suite des connexions qui se sont établies entre la mère et le fœtus par le fait de la gestation. Les mammifères placentaires sont nés de prototypes aplacentaires chez lesquels les œufs devaient être chargés, comme chez les sauropsides, d'une abondante provision de matériaux nutritifs. Ces changements dans la composition et le volume de l'œuf ont dû exercer une influence considérable sur le développement et il est peu rationnel de rechercher dans le développement des mammifères actuels le prototype des annexes foetales.

Dans notre opinion, la cause déterminante de la formation de l'enveloppe amniotique réside dans la descente de l'embryon, déterminée elle même par le poids du corps. C'est par une accélération du développement que la cavité amniotique en est venue à se former quand l'embryon ne possède encore qu'un poids insignifiant, quand il est encore une simple lamelle didermique, avant que le mésoblaste se soit constitué. La précocité de la descente de l'embryon a fini par affecter l'apparence d'une simple invagination du blastocyste. Le renversement complet des feuillets tel qu'il se présente chez plusieurs rongeurs et la formation concomitante d'un proamnios complet sont donc le résultat d'une falsification du développement primitif.

Mais l'hypothèse que nous venons d'émettre ne rend pas compte de la présence d'un proamnios partiel, limité à la tête de l'embryon, tel qu'il se rencontre chez le lapin, le chien, les chauves-souris et probablement même chez tous les mammifères chez lesquels il n'existe pas, à proprement parler de renversement des feuillets.

Nous pensons devoir invoquer pour expliquer l'existence de ce proamnios céphalique les considérations suivantes. Chez tous les vertébrés supérieurs il s'accomplit à une époque reculée du développement des inflexions de la tête de l'embryon qui pour se produire doivent nécessairement entraîner vers l'intérieur de l'œuf les portions avoisinantes du blastoderme. D'autre part la partie antérieure du corps de l'embryon et surtout les organes de la tête se développent rapidement et atteignent déjà un volume et un poids considérables, alors que l'extrémité postérieure du corps de l'embryon n'est encore qu'une simple lamelle. Enfin c'est de l'extrémité postérieure de l'embryon que procède cette partie du mésoblaste qui envahit le blastoderme en dehors de l'embryon. Ces diverses circonstances permettent de concevoir la précocité relative de la cavité amniotique autour de la tête de l'embryon; si les inflexions céphaliques et la formation du cul de sac antérieur du tube digestif s'effectuent avant que le mésoblaste ait envahi la région préembryonnaire du blastocyste, il doit nécessairement se former un proamnios, et l'on conçoit facilement que, celui-ci une fois formé, le mésoderme se soit étendu tout autour de la portion déprimée du blastoderme, sans envahir cette dernière qui devient le proamnios céphalique.

---

## EXPLICATION DES PLANCHES.

## PLANCHE XX. — Embryons de Lapin.

- Fig. 1. Tache embryonnaire de 7 jours. L'hypoblaste a été enlevé et est représenté isolé dans la figure 2. La figure 1 montre l'épiblaste seul, auquel adhère l'ébauche mésodermique. Sur la ligne médiane se voit la ligne primitive; en arrière le croissant mésodermique dirigé transversalement. La membrane plissée, que l'on voit à l'extrémité postérieure de l'embryon, est une partie de l'hypoblaste qui n'a pas pu être décollé des feuillets superficiels.
- Fig. 2. Hypoblaste du même. Quelques rares cellules mésoblastiques sont restées adhérentes à ce feuillet.
- Fig. 3. Tache embryonnaire de 7 jours 3 heures. Les feuillets n'ont pas été séparés. Autour de l'extrémité postérieure de la ligne primitive se voit l'ébauche de cette partie du mésoblaste qui procède de la moitié postérieure de cette ligne; elle se termine en avant par une ligne concave se terminant au bord de l'embryon par les lobes latéraux droit et gauche du mésoblaste. Autour de la moitié antérieure de la ligne primitive s'étale cette partie du mésoblaste qui va envahir la partie antérieure de la tache embryonnaire.
- Fig. 4 et 5. Tache embryonnaire de 7 jours 12 1/2 heures, avec la portion du blastocyste qui l'avoisine.
- Fig. 4. Épiblaste isolé.
- Fig. 5. Hypoblaste avec la plus grande partie du mésoblaste.
- Fig. 4. La portion du mésoblaste avoisinant immédiatement la ligne primitive n'a pu être séparée de cette ligne et est figurée autour de cette dernière. Dans celle-ci se voit le sillon primitif, très apparent aussi dans la figure 3.

En avant de l'extrémité antérieure de la ligne primitive se voit la plus grande partie de la plaque notocordale, intimement unie à l'épiblaste au fond du sillon médian.

*Z. pl.* == fer à cheval placentaire ou zone placentaire de l'épiblaste.

*A. A.* == portion épaissie de l'épiblaste sur le pourtour du fer à cheval placentaire.

*B. B.* == épiblaste de l'aire transparente.

Fig. 5. A droite et sur la ligne médiane la figure représente l'hypoblaste isolé, sauf à l'extrémité antérieure de la tache, où ce feuillet s'étend jusqu'à la ligne sémi-circulaire foncée qui marque le bord antérieur de l'embryon. La tache foncée, qui siège au milieu de la région circulaire de l'embryon, est l'extrémité antérieure de la notocorde. A gauche se voit le mésoblaste resté adhérent à l'hypoblaste. Il se termine en avant par la corne latérale gauche qui n'atteint pas la ligne médiane. La zone sémi-circulaire tachetée, concentrique au bord antérieur de l'embryon, est due à la présence d'épaississements hypoblastiques, ce qui se voit clairement à droite où le mésoblaste a été totalement enlevé. Entre cette zone et le bord antérieur de l'embryon règne une étroite bande claire (*pr. a.*), l'ébauche du proamnios.

Fig. 6. Extrémité antérieure d'un embryon de 8 jours.

*pr. a.* == bande proamniotique.

*b. a.* == bord antérieur de l'embryon (limite antérieure du mésoblaste dans l'embryon).

*c. p.* == Dans toute l'étendue de cette zone le mésoblaste est dédoublé; cette fente mésoblastique sémi-circulaire est l'ébauche de la cavité pariétale.

#### PLANCHE XXI. — Embryons de Lapin.

Fig. 1. Embryon à 5 protovertèbres.

*pr. a.* == zone proamniotique.

*z. pl.* == zone placentaire.

*z. p. pl.* == zone périplacentaire.

*z. c. pl.* == zone centroplocentaire.

Fig. 2. Embryon à 9 protovertèbres.

*pr. a.* = zone proamniotique.

L'épiblaste et la couche somatique du mésoblaste manquent dans toute l'étendue de la zone placentaire. Ces couches, déjà adhérentes à ce stade à la muqueuse utérine, n'ont pu être enlevées avec l'embryon. Elles existent encore au contraire dans l'aire transparente *a, a*; cette dernière est séparée de la zone proamniotique par les ébauches des veines omphalo-mésentériques. Dans cette figure, comme dans la précédente, on voit, autour de l'extrémité postérieure de l'embryon, l'ébauche commune de la gaine caudale et de l'allantoïde.

Fig. 3. Embryon à 13 protovertèbres.

*pr. a.* = portion restée horizontale de la zone proamniotique.

La tête de l'embryon entourée par le proamnios proémine déjà fortement dans la cavité blastodermique.

*o. a, o. a'* = bord du trou amniotique.

*s. v. B.* = portion, restée adhérente à ce bord, de la séreuse de von Baër (région centroplocentaire).

La portion postérieure de l'embryon est déjà entourée par la gaine caudale, qui se continue avec la séreuse de von Baër, le long de la ligne *o. a*. Le dos de l'embryon est à nu dans les limites du trou amniotique.

Comme dans la figure précédente, la portion placentaire de la séreuse de von Baër manque.

Fig. 4. Embryon à 17 protovertèbres.

Le trou amniotique est considérablement réduit.

*o. a.* = limite postérieure de ce trou.

*o. a'* = limite antérieure du même.

Toute la partie antérieure du corps de l'embryon est déjà entourée par le proamnios; la partie postérieure de son corps est enveloppée par la gaine caudale. L'ébauche de l'allantoïde, *A*, proémine fortement dans la cavité cœlomique, qui, comme on le voit dans la partie postérieure gauche de la figure, s'étend maintenant jusqu'au sinus terminal.

## PLANCHE XXII.

Les figures 1, 2, 3 et 5 représentent des embryons de lapin ; la figure 4 représente un embryon de murin (*Vespertilio Murinus*).

Fig. 1. Embryon de 9 jours 19 heures (25 à 30 protovertèbres), vu par la face hypoblastique de l'aire vasculaire.

Toute la partie antérieure du corps, y compris la saillie cardiaque, se trouve en dedans de l'aire vasculaire et est entourée par le proamnios. Les deux veines omphalo-mésentériques se voient dans la moitié antérieure de l'aire vasculaire. De nombreux troncs artériels se dirigent radialement de l'embryon vers le sinus terminal, dans lequel ils débouchent.

Fig. 2. Embryon de 11 jours, vu comme le précédent.

L'ébauche des membres antérieurs et la partie du tronc sur laquelle il se fixent sont engagées avec la tête et le cou dans le proamnios. Deux troncs veineux omphalo-mésentériques ; une artère débouchant, après s'être bifurquée, dans le sinus terminal.

Fig. 3. Embryon de 12 jours et quelques heures, vu comme les précédents.

Le proamnios est considérablement réduit. Seule la tête de l'embryon proémine encore dans la cavité proamniotique. L'artère omphalo-mésentérique débouche, sans se bifurquer au préalable, dans le sinus terminal. L'une des veines omphalo-mésentériques a pris un énorme développement ; elle se divise en deux branches, qui décrivent ensemble un trajet sémi-circulaire. L'autre est considérablement réduite et présente l'apparence d'une branche collatérale.

Fig. 4. Embryon de *Vespertilio Murinus*, vu comme les précédents.

Disposition vasculaire semblable à celle que présente l'embryon de lapin, représenté figure 2.

Fig. 5. Embryon de lapin de 19 jours environ.

La cavité de l'amnios, *C. Am.* et celle de l'allantoïde, *C. Al.*, ont été distendues par une injection faite au moyen d'une solution de gélatine colorée.

*m. o.* = membrane ombilicale, dans laquelle siégeait l'aire vasculaire.

*pl.* = placenta.

## PLANCHE XXIII.

Figures 1 et 2, embryons de lapin. — Figure 3, embryon de *Vespertilio Murinus*.

Fig. 1. Aire vasculaire d'un embryon de lapin de 14 jours.

*c. pr.* = cicatrice proamniotique.

*A. o. m.* = artère omphalo-mésentérique.

*V. o. m.* = veine omphalo-mésentérique.

Fig. 2. Œuf de lapin énucléé, du même âge.

La membrane vascularisée, qui n'est autre que l'aire vasculaire, forme la voûte de la cavité vitelline, dont le plancher manque.

*c. pr.* = cicatrice proamniotique.

*S. t.* = sinus terminal de l'aire vasculaire.

*p. v. v.* = portion de la membrane ombilicale, qui se continuait avec le plancher de la vésicule vitelline.

*Pl.* = placenta.

Fig. 3. Œuf énucléé de murin.

*Pl.* = placenta.

*p. v. v.* = plancher de la vésicule ombilicale.

*p. v. s.* = portion, vascularisée par l'allantoïde, de la séreuse de von Baër.

*p. n. v. s.* = portion non vascularisée de la séreuse de von Baër.

*v. v. v.* = voûte de la vésicule ombilicale (aire vasculaire).

*S. t.* = sinus terminal de l'aire vasculaire.

PLANCHE XXIV. — Schémas représentant la formation des annexes foetales.

Figure 1 à 8, lapin. — Figure 9, murin.

Fig. 1. Coupe antéro-postérieure et médiane du blastocyste au stade représenté planche XX, figure 4 et 5. Le mésoblaste s'est étendu dans tout l'embryon et aussi en dehors de l'embryon, mais les cornes antérieures de la portion postérieure du mésoblaste ne se sont pas encore rejointes en avant de l'embryon.

*b. e.* = bourgeons épiblastiques pleins, développés sur l'hémisphère inférieur du blastocyste.

Fig. 2. Même coupe à travers un blastocyste plus âgé, au stade représenté, planche XX, figure 6.

Les deux cornes mésoblastiques se sont rejointes en avant de l'embryon, de façon à donner naissance à la portion médiane antérieure *m. a.*

*c. p.* = cavité pariétale.

*c. c.* = cavité coelomique, déjà formée sur les côtés et en arrière de l'embryon.

*e. e. p.* = épaissements épiblastiques de la zone placentaire.

*b. e.* = même signification que dans la figure précédente et que dans les figures suivantes.

*z. p.* = zone proamniotique.

Fig. 3. Même coupe à travers un blastocyste comme celui dont nous avons représenté l'embryon planche XXI, figure 2. La ligne primitive n'a pas été figurée.

*m. a.*; *c. p.*; *c. c.*; *e. e. p.*; *b. e.* = même signification que dans la figure précédente.

*z'. p'.* = portion restée horizontale de la membrane proamniotique.

*pr.* = capuchon proamniotique.

Fig. 4. Même coupe à travers un blastocyste comme celui dont nous avons représenté l'embryon planche XXII, figure 2.

Le mésoblaste s'est dédoublé dans toute l'étendue de l'aire vasculaire.

*s. t.* = sinus terminal; le mésoblaste dépasse légèrement ce sinus.

*O. A.* = orifice amniotique.

*c. c.* = cavité coelomique.

L'allantoïde, considérablement développé et partiellement confondu avec la gaine caudale de l'amnios, s'est déjà soudé avec la séreuse de von Baër, montrant l'épaississement épiblastique, *e. e. p.*, dans toute l'étendue de la zone placentaire.

*C. A.* = cavité de l'allantoïde.

Toute la membrane proamniotique a été employée à la formation du proamnios, *pr.*

*g. c.* = gaine caudale de l'amnios.

Fig. 5. L'orifice amniotique est fermé.

*c. O. A.* = cicatrice à la place qu'occupait cet orifice. Toutes

les autres lettres ont la même signification que dans la figure précédente.

Fig. 6. A la suite de la fermeture du trou amniotique, la membrane ombilicale, dans laquelle siège l'aire vasculaire, entraînant avec elle l'embryon, s'est considérablement écartée du placenta. L'embryon passe par le trou interamniotique, *t. i. a.*; la moitié antérieure de son corps est enveloppée par le proamnios, *pr.*, se continuant suivant le bord du trou interamniotique avec la membrane ombilicale (aire vasculaire); la moitié postérieure de son corps, entourée par la gaine caudale de l'amnios, *g. c.*, proémine dans la cavité coelomique, *c. c.*; la gaine caudale se continue aussi le long du bord du trou interamniotique avec la membrane ombilicale. La vésicule allantoïde, partiellement soudée à la gaine caudale en *s*, rattache l'embryon au placenta.

Fig. 7. Stade ultérieur du développement. Le proamnios, *pr.*, est considérablement réduit; il a la forme d'un verre de montre appliqué sur le front de l'embryon, lequel s'est retiré en grande partie dans la gaine caudale. La cavité blastodermique, *C. B.*, considérablement réduite, présente à la coupe la forme d'un croissant.

*s. t.* = sinus terminal.

Fig. 8. Embryon plus avancé dans son développement, représenté en place avec ses annexes, dans l'utérus.

*C. B.* = cavité blastodermique.

*b. e.* = bourgeons épiblastiques de l'hémisphère inférieur du blastocyste.

*m. o.* = membrane ombilicale (aire vasculaire).

*s. t.* = sinus terminal.

*e. e. p.* = épaisissements épiblastiques de la zone placentaire de la séreuse de von Baër (limite virtuelle entre le placenta maternel, *P. m.*, et le placenta fœtal, *P. f.*).

*C. A.* = cavité de l'allantoïde.

*c. c.* = portion extraembryonnaire du coelome.

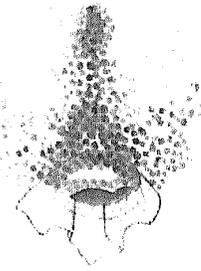
*C. Am.* = cavité amniotique.

Fig. 9. Figure schématique représentant l'embryon du murin dans ses rapports avec les annexes fœtales.

*C. B.* = cavité blastodermique ou vitelline.

- p. o. m.* = pédicule omphalo-mésentérique avec le canal vitellin.  
*m. o.* = membrane ombilicale formant la voûte de la cavité vitelline. Dans cette membrane siègent les vaisseaux de l'aire vasculaire.  
*s. t.* = sinus terminal.  
*P. f.* = placenta fœtal.  
*E. A.* = expansion membraneuse de l'allantoïde, dans la portion vasculaire de chorion.  
*p. n. v.* = portion non vascularisée du chorion.  
*c. c.* = portion extraembryonnaire du coelome.  
*C. A.* = cavité de l'allantoïde.  
*C. Am.* = cavité de l'amnios.

pr α



1.



5.



A

B

B

A

B

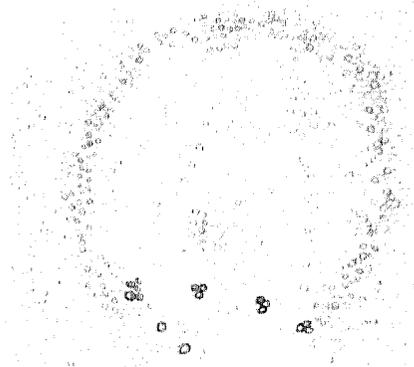
A

A

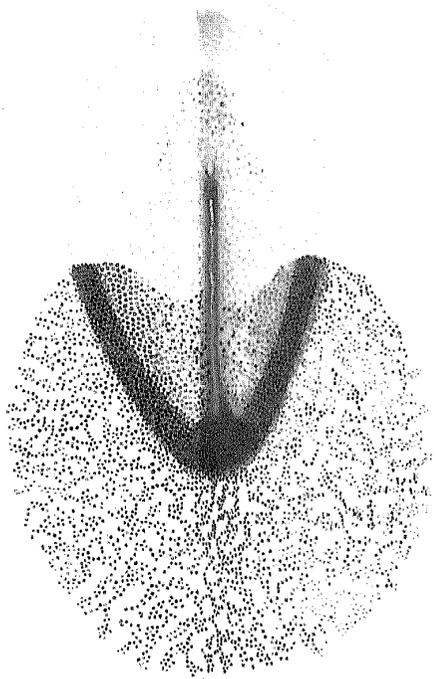
A



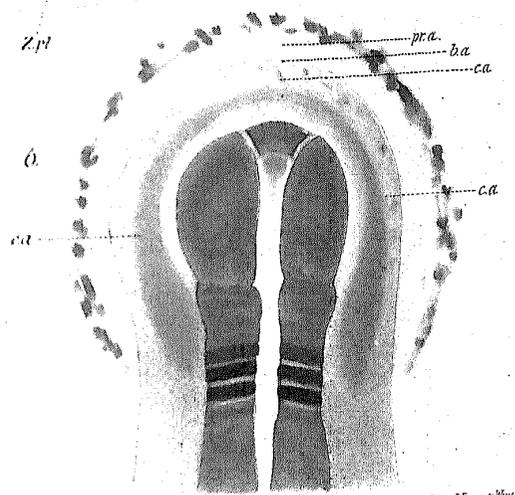
2.



3.



4.



Z.pl

pr.α

ba

ca

ó

ca

ca

