

condation; mais en général l'arrivée des spermatozoïdes semble constituer l'excitation physiologique propre à amener la division du protoplasma vitellin; en tout cas, si l'ovule peut se segmenter sans fécondation, cette segmentation ne va pas très loin, et n'arrive jamais à constituer une *membrane blastodermique*¹.

Le point de départ de notre étude de l'organisme a été l'ovule, sa segmentation, la formation du blastoderme, et sa division en trois couches distinctes, en feuillet interne, externe et moyen, etc. (V. p. 17, 18 et 19); de plus, en commençant l'étude de chaque système, de chaque grand organe, nous avons toujours pris comme point de départ son développement embryonnaire (V. : Poumon, muqueuse intestinale, muqueuse génitale, etc.); il est donc inutile de revenir ici sur ces faits, et de tracer en entier le développement du fœtus, étude qui, par sa partie purement descriptive, se rattache plutôt à l'anatomie proprement dite. En un mot, nous devons, pour terminer, étudier non l'embryologie de l'homme, mais la physiologie de l'embryon, du fœtus, et encore avons-nous déjà, au

¹ Par contre le fait de la pénétration de plusieurs spermatozoïdes (et non d'un seul) paraît amener une sorte de suractivité de l'évolution, d'où formation d'un monstre double. On est, en effet, beaucoup revenu aujourd'hui de la théorie qui considérait ces monstres comme résultant de la fusion de deux embryons primitivement distincts, et les observations directes tendent à les faire considérer comme existant dès l'apparition de la ligne primitive (qui se montre bifurquée); bien plus, le monstre double existe pour ainsi dire en puissance dès la segmentation du vitellus, car tout démontre que, par exemple pour l'œuf d'oiseau, les influences qui s'exercent sur l'œuf pendant la durée de l'incubation sont de nulle action sur la production des monstres doubles: c'est donc plus haut qu'il convient de remonter pour rechercher les causes qui ont pu donner au germe l'impulsion vicieuse diplogénétique. Ces causes, évidemment, doivent résider dans les conditions particulières qui ont présidé soit à la formation première de l'œuf, soit à sa fécondation. Coste avait cru pouvoir admettre qu'il existe dans ce cas deux vésicules germinatives, mais, dans ses nombreuses observations, Lereboullet n'a jamais pu constater cette conformation anormale de l'œuf. Reste donc l'hypothèse que ce serait la fécondation qui s'est accomplie d'une façon troublée pour les cas de monstres doubles. C'est ce que Dareste déjà avait supposé, mais sans apporter à l'appui de son opinion des faits entièrement démonstratifs. Aujourd'hui l'observation directe chez les animaux inférieurs nous semble avoir apporté des faits qui ne permettent plus de doute à cet égard. Les études de Fol et de Selenka sur la fécondation de l'œuf des invertébrés ont établi, nous l'avons vu, que l'imprégnation normale est le résultat de la pénétration dans l'œuf d'un seul spermatozoïde; elles ont montré que dans quelques cas exceptionnels il y a pénétration simultanée de deux spermatozoïdes; les deux pronucléus mâles qui en proviennent se conjuguent tous les deux avec le pronucléus femelle d'où formation d'un noyau vitellin plus gros que le noyau normal, et auquel succède un tétraste de segmentation et finalement un monstre double. Il est certain que telle doit être également chez les animaux supérieurs l'origine de ces monstres.

fur et à mesure de notre étude chez l'adulte, donné sur l'état embryonnaire des diverses surfaces épithéliales, des détails qui nous permettront d'être très concis et de rappeler brièvement des faits déjà énoncés.

Nous ne ferons donc ici qu'indiquer rapidement comment se forment les enveloppes du fœtus, comment se constituent les différentes parties de son corps, et nous insisterons au fur et à mesure sur le mode selon lequel ces diverses parties prennent part à l'accomplissement des fonctions de la vie embryonnaire.

I. Enveloppes de l'embryon, respiration, nutrition.

Les enveloppes de l'embryon sont différentes selon les époques de son développement, et comme elles sont le lieu des échanges entre l'organisme fœtal et le milieu extérieur (organisme maternel) il en résulte que ces échanges (nutrition et respiration) se font d'une manière très différente aux diverses époques de la vie embryonnaire.

1^o Pendant que l'œuf fécondé parcourt le canal tubaire, et que la segmentation du vitellus s'accomplit, l'œuf n'a encore pour enveloppe que sa *membrane vitelline* ou *zone pellicule* (V. fig. 190), sur la surface de laquelle se développent de petites villosités homogènes, c'est ce qu'on a appelé le *premier chorion* (fig. 189 — 1). Cette enveloppe laisse passer par endosmose et imbibition les liquides albumineux qui baignent le canal de la trompe et la cavité de l'utérus, et qui sont attirés par le vitellus en voie de segmentation.

2^o Quand la segmentation est terminée, et que le blastoderme

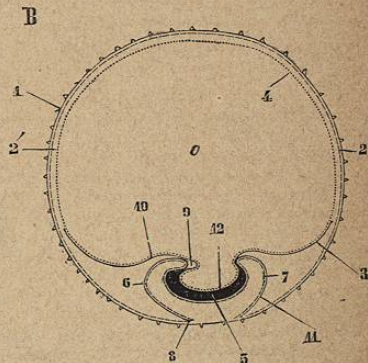


FIG. 189. — Œuf dans le commencement de son développement*.

* 1) membrane vitelline; — 2) feuillet externe du blastoderme; — 3) feuillet moyen; — 4) feuillet interne du blastoderme; — 5) ébauche de l'embryon; — 6) capuchon céphalique de l'amnios; — 7) capuchon caudal de l'amnios; — 8) extrémité du capuchon céphalique tendant à rejoindre l'extrémité correspondante du capuchon caudal; — 9) point où se forme le cœur; — o, vésicule ombilicale; — 12) portion du feuillet interne du blastoderme qui formera l'intestin.

est constitué, les rapports entre la mère et l'embryon vont s'établir d'une façon plus régulière, par la formation de nouvelles enveloppes et d'un *placenta*; mais à ce moment de transition, il s'établit, temporairement chez l'homme, d'une façon plus durable chez les ovipares, un mode de nutrition qui a pour source et pour organe la *vésicule ombilicale*; enfin le corps de l'embryon, en se développant, s'enveloppe dans une poche protectrice, l'*amnios*, dont le contenu liquide le met à l'abri des brusques compressions. L'étude successive de la *vésicule ombilicale* et de l'*amnios* nous permettra donc de comprendre comment se forment les enveloppes définitives de l'embryon, et son organe définitif d'échange avec le milieu ambiant, le *placenta*, qui sert à la nutrition et à la respiration.

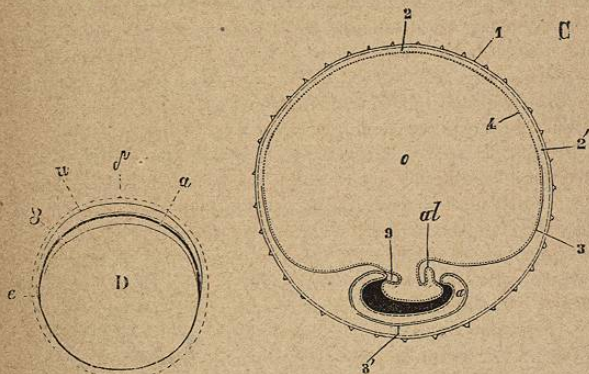


FIG. 190. — Vésicule blastodermique *.

FIG. 191. — Œuf avec la vésicule ombilicale complètement développée **.

Vésicule ombilicale. — Quand le blastoderme (V. p. 18) s'est constitué à la périphérie de l'œuf, celui-ci, par la simple nutrition indiquée précédemment, prend dans son ensemble un accroissement

* D, jaune; — δ , membrane vitelline; — v , membrane du feuillet externe du blastoderme; — a , feuillet moyen; — γ , feuillet interne.

** 1) membrane vitelline; — 2) feuillet externe du blastoderme; — 3) feuillet moyen du blastoderme; — 3', soudure des deux capuchons de l'*amnios* (comparer avec fig. 189); — 4) feuillet interne; — 5) corps de l'embryon; — o , vésicule ombilicale; — al , bourgeon allantoïdien; — a , cavité amniotique.

Dans cette figure, comme dans les figures 189, 192, 193, les lignes ponctuées indiquent les parties qui appartiennent au feuillet interne du blastoderme; les lignes pleines appartiennent au feuillet moyen; les lignes à traits interrompus au feuillet externe. (Kölliker, *Embryologie ou traité du développement de l'homme et des animaux supérieurs.*)

plus considérable, en vertu duquel sa cavité intérieure devient plus considérable, en même temps que le développement du feuillet moyen et du feuillet externe (épaississement de ces feuillets) est surtout marqué vers la région qui doit former le corps de l'embryon (fig. 190). On donne le nom de *vésicule blastodermique* à l'œuf se présentant sous cette apparence. Mais à mesure que l'épaississement qui doit former le corps de l'embryon se développe, la région circulaire par laquelle il fait partie de la vésicule blastodermique générale se rétrécit peu à peu (de 9 en al , fig. 191), de sorte que bientôt la cavité primitive se trouve divisée en deux cavités secondaires (fig. 189 — o et 12), dont l'une fait partie du corps de l'embryon (12), c'est sa future cavité intestinale (V. p. 331), et l'autre constitue une vésicule placée à la face ventrale de l'embryon (fig. 189 — o): c'est la *vésicule ombilicale*, ne communiquant bientôt plus avec l'intestin que par un canal appelé *conduit omphalo-mésentérique* (fig. 192 et 193): l'endroit où ce conduit se continue avec l'intestin est l'*ombilic intestinal*, et les parois du corps, en se resserrant autour de ce conduit, forment l'*ombilic cutané* ou *ombilic* proprement dit.

La vésicule ombilicale est remplie d'un liquide albumino-graisseux, qui représente toute la partie extra-embryonnaire du vitellus. Ce liquide sert à la nutrition du fœtus des mammifères pendant que se développe le *placenta*, destiné à assurer cette nutrition d'une façon plus certaine. Pour la résorption du liquide de la vésicule ombilicale, un système de vaisseaux sanguins (*première circulation*, V. plus loin) se développe dans la paroi externe de la vésicule (*vaisseaux omphalo-mésentériques*), et, au moyen de l'épithélium de la face interne de la vésicule, absorbe le contenu de cette cavité, absolument comme chez l'adulte les vaisseaux mésentériques (*veine porte*), par l'intermédiaire de l'épithélium des villosités, absorberont le contenu du canal intestinal (et en effet on trouve à la face interne de la vésicule ombilicale de fines villosités vasculaires).

Mais l'existence et les fonctions de la vésicule ombilicale, si importantes chez le poulet, sont de peu de durée chez l'homme et les mammifères: la provision nutritive qu'elle renferme est peu considérable. Elle se trouve bien vite épuisée; déjà, vers la quatrième semaine, la vésicule ombilicale tend à s'atrophier, et vers le cinquième mois on n'en trouve plus que quelques traces (fig. 194). Chez les ovipares, au contraire (et surtout chez les oiseaux), la vésicule ombilicale persiste bien plus longtemps et joue un rôle bien plus important dans la nutrition de l'embryon. Elle renferme la

masse du jaune, provision nutritive qui suffit au fœtus pour son développement dans l'œuf, et qui lui sert encore quelque temps après son éclosion, car dans ce moment encore cette masse d'aliments n'est pas épuisée; la vésicule existe encore, mais renfermée dans l'intérieur de la cavité abdominale, jusqu'à ce que le jeune poulet s'en soit entièrement nourri.

Amnios. — A mesure que la vésicule ombilicale et le corps de l'embryon se sont nettement séparés par l'étranglement que nous avons étudié (ombilic intestinal et cutané), le feuillet externe du blastoderme a donné lieu à une formation particulière, à l'*amnios* et au deuxième *chorion*. En effet, en même temps que commence à se rétrécir la région de l'ombilic cutané, et à ce niveau même, le feuillet externe (cutané) du blastoderme végète de façon à entourer l'embryon en lui formant latéralement deux lames qui tendent à se rejoindre vers sa région dorsale (V. ci-dessus les fig. 189, 191 et fig. 197, p. 682), et en constituant vers ses extrémités deux capuchons (*capuchon céphalique* et *capuchon caudal*, fig. 189 — 6 et 7), qui coiffent sa partie caudale et sa partie céphalique. Il n'y a donc plus qu'une partie médiane du dos de l'embryon qui reste à découvert : mais bientôt ces capuchons et ces lames, par les progrès de leur développement, se rejoignent (fig. 189 et 191) jusqu'à ne plus circonscrire qu'une ouverture (*ombilic amniotique*), qui se ferme complètement (fig. 191, en 3'). Dès lors, l'embryon est inclus dans une cavité, la *cavité amniotique* (fig. 191, 192 — a), dans laquelle il est suspendu au milieu d'un liquide, le *liquide amniotique*, exhalé par les parois qui forment cette cavité.

La surface interne de la cavité amniotique est formée par toute la partie du feuillet externe du blastoderme qui a été isolée du reste de ce feuillet par l'encapuchonnement successif de l'embryon et la soudure de l'ombilic amniotique. Cette surface est revêtue par une couche épithéliale doublée d'une couche de tissu connectif embryonnaire (lame externe du feuillet moyen, dite *somato-pleure*)¹, dans laquelle on trouve des fibres musculaires lisses (fig. 192 et 193; ligne pleine et ligne à traits interrompus). Par suite de cette formation, tout le reste du feuillet externe du blastoderme se trouve désormais complètement isolé du corps de l'embryon et forme une vaste enveloppe sous-jacente au premier chorion (à la membrane vitelline ou pellucide) et renfermant le fœtus et tous ses annexes (amnios, fœtus, vésicule ombilicale). Cette vaste enveloppe va

¹ V. C. Sappey, *Embryologie*, in *Traité d'anat. descriptive*, 3^e édit., t. IV, 1879.

prendre un développement particulier : repoussée peu à peu contre la membrane vitelline elle la double, en amène la résorption, se substitue à elle, et devient par ce fait l'enveloppe la plus extérieure de l'œuf; elle présente à son tour de petites végétations sous forme de villosités, et constitue ainsi le *deuxième chorion* (fig. 192, 2'). Ce

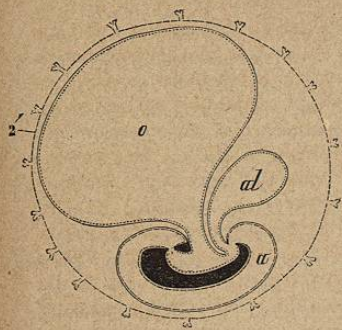


Fig. 192. — Vésicule ombilicale et développement de l'allantoïde *.



Fig. 193. — Développement de l'allantoïde et du troisième chorion **.

deuxième chorion n'est pas plus vasculaire que le premier; jusqu'ici le fœtus n'emprunte que par imbibition les éléments nutritifs à l'organisme maternel, ou se suffit à lui-même au moyen de la provision nutritive du jaune (vésicule ombilicale). Mais la formation de ce deuxième chorion va permettre l'organisation d'un centre définitif d'échange entre la mère et l'embryon, par la formation de l'*allantoïde*, dont une partie constituera le *placenta*.

3^o L'origine de la vésicule allantoïde a été très diversement interprétée. Nous avons montré que, conformément à l'opinion la plus ancienne émise à ce sujet¹, l'*allantoïde* est un *bourgeon creux* de

¹ *Études sur l'origine de l'allantoïde*, par Mathias Duval (*Revue des sciences naturelles*, t. IV, septembre 1877). Conclusions : L'allantoïde se forme par une involution du feuillet interne ou hypoblaste (feuillet muqueux, feuillet intestinal), vers la fin du second jour de l'incubation, alors que rien encore ne circonscrit le futur intestin. Mais dès que les limites de l'intestin

* o, vésicule ombilicale; — al, allantoïde; — a, cavité de l'amnios; — 2', deuxième chorion.

** o, Vésicule ombilicale en voie d'atrophie; — al, allantoïde. — 13, 14, allantoïde s'étendant à la face interne du 2^e chorion; — a, cavité de l'amnios. (Kölliker, *Embryologie*.)

la partie inférieure du tube intestinal (V. fig. 191; *al*, et la fig. 166, p. 607). Quand ce bourgeon apparaît (fig. 191, *al*), la cavité amniotique est tellement développée qu'elle entoure tout le fœtus et enserme déjà le pédicule de la vésicule ombilicale, de façon à former un cordon qui suspend le fœtus dans les eaux de l'amnios. Le bourgeon allantoïdien s'insinue dans ce cordon (fig. 192. *al*), le parcourt en se plaçant à côté du pédicule de la vésicule ombilicale (conduit omphalo-mésentérique), puis arrive ainsi jusqu'au contact de la face profonde du deuxième chorion, que nous venons d'étudier (fig. 193). L'allantoïde s'étale sur la face profonde de ce deuxième chorion, de manière à se substituer à lui, ou du moins à le pénétrer dans toute la périphérie de l'œuf, entre la face externe de l'amnios

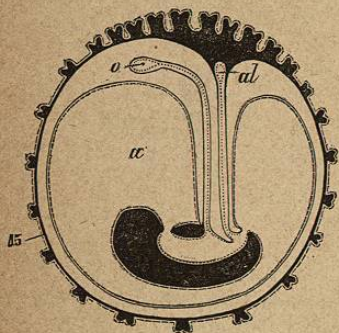


Fig. 191. — Troisième chorion ou chorion vasculaire *.

et la face interne du chorion (fig. 193, 13, 14). En effet, l'allantoïde, primitivement vésiculeux, s'étale en une membrane qui se charge de villosités, lesquelles pénètrent les villosités du deuxième chorion. Ces villosités de l'allantoïde sont vasculaires, et, en se fusionnant avec le deuxième chorion, elles constituent à l'œuf une membrane d'enveloppe, qui remplace définitivement le deuxième chorion (fig. 194 — 15) et en diffère en ce que cette nouvelle membrane est vasculaire, et capable, par suite, d'aller chercher directement, et au moyen d'une circulation régulière (deuxième circulation), les éléments nutritifs fournis par la mère et puisés dans la

postérieur apparaissent, l'allantoïde, en raison du point où a commencé son évolution, se présente comme un bourgeon creux, médian et unique de la paroi antérieure (inférieure) de cet intestin. Beaucoup plus tard (fin du quatrième jour de l'incubation chez le poulet), le point de jonction de l'intestin et de l'allantoïde est mis en connexion avec une involution de feuillet corné du repli cutané sous-caudal, pour la formation de l'orifice ano-génital.

* *a*, Cavité de l'amnios très développée; — *o*, vésicule ombilicale presque complètement atrophiée; — *al*, vésicule allantoïdienne proprement dite; — 15, ses villosités vasculaires complètement développées et formant le troisième chorion ou chorion vasculaire tout autour de l'œuf. (Voy. l'explication de la figure 191, pour la valeur des lignes pleines, ponctuées et à traits interrompus.) (Kölliker, *Embryologie ou traité du développement de l'homme et des animaux supérieurs*.)

membrane caduque, dont nous avons précédemment étudié la formation (V. fig. 188, p. 668). C'est pour cela que quelques auteurs donnent le nom de troisième *chorion* ou *chorion vasculaire*, à cette membrane formée par l'allantoïde devenue la plus externe des enveloppes propres à l'œuf, en se revêtant des restes du deuxième chorion (fig. 194 — 15).

Mais de ces formations produites par l'allantoïde, la plus grande partie ne persiste que peu de temps, surtout dans l'espèce humaine. Nous avons déjà vu que les parties de l'allantoïde les plus voisines du fœtus forment successivement la vessie et l'ouraque (V. p. 608); quant à la partie qui, par son étalement, a produit le troisième chorion (15, fig. 194), elle ne demeure pourvue de vaisseaux que sur la portion qui correspond à la *caduque sérotine* (V. p. 667); et où se forme la placenta; partout ailleurs les anses vasculaires des villosités s'atrophient, et, en ces points, les enveloppes fœtales ne subissent plus de changement jusqu'à la naissance (fig. 195).

Il nous est donc facile d'établir, d'après les données précédentes, le nombre, la nature et la disposition des *enveloppes de l'œuf parfait*; ces enveloppes sont partout les mêmes, excepté au niveau du placenta, où elles présentent une disposition que nous préciserons bientôt. On trouve, en allant de dehors en dedans (fig. 195): 1° la *caduque*, ou plutôt les *caduques* (V. p. 667), car, en raison du développement qu'a acquis l'œuf, la *caduque fœtale* est arrivée au

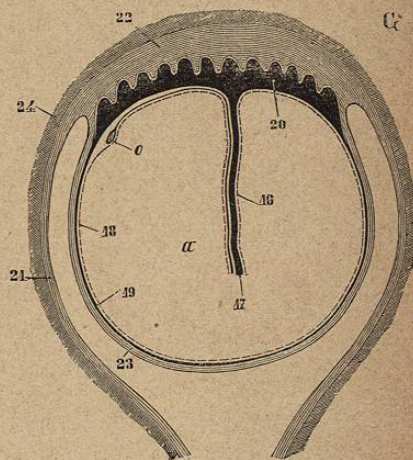


Fig. 195. — Enveloppe de l'œuf parfait, — placenta *.

* *a*, Cavité de l'amnios (on n'a pas représenté le corps du fœtus; — le cordon ombilical, 16, est coupé au point où il s'attache à l'ombilic; en 17); — *o*, reste de la vésicule ombilicale; — 18, amnios; — 19, chorion définitif; — 20, placenta fœtal; — 21, muqueuse ou *caduque utérine*; — 22, placenta maternel; — 23, *caduque fœtale*; — 24, tissu musculaire de l'utérus; comparer avec la figure 188, p. 668

contact de la caduque maternelle (c, fig. 188), et les deux membranes se sont à peu près confondues; cependant on peut encore les séparer par la dissection, et l'on trouve parfois entre elles une certaine quantité de liquide (*hydropérion* de Velpeau) (21 et 23, fig. 195). 2° Vient ensuite le chorion (deuxième et troisième chorions confondus: 19, fig. 195), dont les cellules et les villosités, après la disparition des vaisseaux, se sont soudées et fusionnées de manière à former une membrane homogène, plus ou moins granuleuse, parsemée de noyaux (Robin). 3° Au-dessous du chorion, on trouve, comme vestige du corps même de l'allantoïde, une couche de cellules irrégulières, étoilées, mêlées de quelques fibres connectives, et plongées dans une substance demi-liquide; c'est le *magma réticulé* des auteurs. 4° Enfin on rencontre l'*amnios* formant la *poche amniotique*, qui contient le liquide du même nom (fig. 195 — 18). La membrane amnios rappelle par sa structure celle de la peau, avec laquelle elle se continue et dont elle partage l'origine (feuille externe du blastoderme); elle se compose en effet d'une couche épithéliale à cellules pavimenteuses, et d'une sorte de derme, formé de tissu cellulaire et renfermant quelques éléments musculaires lisses.

Placenta, nutrition du fœtus. — Le rôle essentiel de l'allantoïde est de former, au point où ses villosités persistent et où elles prennent même un développement exagéré (au niveau de la *caduque sérotine*), l'organe principal de la nutrition du fœtus, le *placenta*. A ce niveau, en effet, les villosités *chorio-allantoïdiennes* se développent, se ramifient (*placenta frondosum*) et plongent dans la caduque sérotine (fig. 195 — 20 et 22), qui, à ce même niveau, subit une hypertrophie caractérisée par la présence de villosités tout aussi vasculaires et tout aussi ramifiées. Ces villosités, d'origine opposée, vont à la rencontre les unes des autres, s'enchevêtrent et constituent finalement ce gâteau plus ou moins circulaire, d'apparence compacte, qui forme le lieu d'échange entre l'organisme fœtal et l'organisme maternel (fig. 195 — 20)¹.

¹ Chez les animaux à placenta diffus (jument), les villosités chorales, qui revêtent la surface de l'œuf sur toute son étendue, sont reçues dans des cavités ou cupules de la muqueuse utérine: ces cupules ne sont pas des glandes hypertrophiées; c'est ce que H. Planteau s'est attaché récemment à démontrer; ces cavités de réception résultent de ce que la muqueuse s'est très épaisse, poussant vers l'intérieur de la cavité utérine des prolongements en forme de cloisons qui circonscrivent des cupules: l'étude de ces cupules est particulièrement intéressante, vu les nombreuses interprétations auxquelles elles ont donné lieu; aussi H. Planteau s'attache-t-il à établir que ces cupules ne sont pas des cavités creusées dans le tissu préexistant de la

La figure 196 fait mieux comprendre que toute description quelle idée il faut se faire du mode selon lequel s'effectuent les échanges entre la mère et le fœtus. C'est par échange endosmotique au travers des capillaires de chaque villosité que le fœtus, à cette période de son existence, emprunte et rejette les matériaux nutritifs; par là se font la *nutrition* et la *respiration*. Mais il n'y a pas communication directe des vaisseaux de la mère avec ceux du fœtus. (A une certaine époque, les globules rouges de l'embryon sont autrement conformés que ceux de la mère. La proportion des globules au liquor n'est pas la même dans le sang de l'embryon et dans celui de la mère, etc. D'autre part, une femme grosse succombant à une hémorragie traumatique, tandis que son cadavre est exsangue et ses vaisseaux vides, le système circulatoire de l'embryon sera trouvé, au contraire, normalement rempli de sang.)

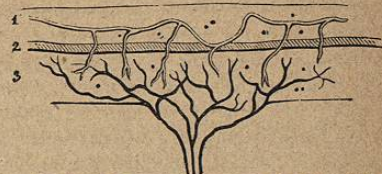


FIG. 196. — Schéma des vaisseaux du placenta *.

muqueuse, mais résultent de ce que la muqueuse utérine a fait saillie dans les intervalles des villosités chorales; qu'au niveau de ces cupules et de leurs cloisons, l'épithélium est devenu pavimenteux et irrégulièrement stratifié; que jamais les glandes ne viennent s'ouvrir au fond de ces cupules, mais bien sur les plis saillants qui en dessinent les interstices. Ces faits étaient importants à constater, car, si depuis longtemps il est démontré que les glandes utérines ne jouent aucun rôle chez la femme soit dans la placentation, soit dans la nutrition du fœtus, on a souvent (Sharpey, Turner) avancé que chez les animaux à placenta diffus, les glandes utérines sécrèteraient un liquide spécial, un prétendu lait utérin. Pour ce qui est des glandes, les faits anatomiques sus-indiqués les mettent suffisamment hors de cause, et on peut encore signaler ce fait remarquable que, chez les ruminants, dès la naissance, les points où iront s'insérer plus tard les cotylédons placentaires sont déjà marqués par des caroncules fongiformes qui deviendront les cotylédons maternels, et que précisément la muqueuse qui les recouvre cesse, au niveau de leur base, de renfermer aucune espèce de glande. Restent les cupules que Planteau a décrites avec soin, et qui, d'après Ercolani, représenteraient des glandes de nouvelle formation. Mais le développement de ces cupules, dit l'auteur, est tel qu'aucune assimilation de ce genre n'est possible, et, du reste, ces cupules, pas plus que les glandes proprement dites, ne sécrètent un liquide particulier pendant la gestation. (V. H. Planteau, *Recherches sur la muqueuse utérine de quelques animaux à placenta diffus*; mémoire accompagné de deux planches, *Journal de l'anat. et de la physiol.*, juillet 1881.)

* 1, Utérus; — 2, tissu intermédiaire; — 3, placenta (caduque sérotine) où se ramifient les vaisseaux maternels et fœtaux. (Chaillay-Honoré.)

La *respiration fœtale* s'effectue par le placenta; nous avons déjà insisté sur ce fait (V. p. 433), et l'analyse exacte du rôle du sang dans la respiration nous a permis de comprendre que la différence entre la respiration de l'adulte et celle du fœtus se réduisait à la présence d'un intermédiaire de plus, d'une station de transit de plus chez le second que chez le premier, entre les tissus et le milieu extérieur. La nécessité de la respiration placentaire est, du reste, mise en évidence par les accidents graves qui résultent de la suppression des fonctions du placenta. Quand la circulation du cordon, qui relie le placenta au fœtus (V. *Circulation fœtale*), est interrompue, le fœtus périt, non par défaut de nourriture, mais par une véritable asphyxie : à la naissance, le cordon ne cesse de battre que quand l'enfant a respiré par le poumon, parce qu'alors cette nouvelle forme de respiration remplace définitivement celle qui a lieu par le contact utéro-placentaire.

La *nutrition* du fœtus, à l'époque placentaire de son existence, se borne aussi à un échange de matériaux entre le sang fœtal et le sang maternel, au niveau des villosités du placenta. C'est ici encore l'organisme maternel qui fait tous les frais des actes préparatoires de l'assimilation (digestion, absorption); les matériaux arrivent au placenta, et, par suite, au sang et aux tissus de l'embryon, dans un état tel que ces derniers peuvent les employer directement à leur formation. Du reste, les rapports qui unissent, chez l'adulte, la nutrition et la respiration sont beaucoup plus simples chez le fœtus; l'adulte consomme surtout des matériaux qu'il brûle pour produire des forces (V. *Équivalent mécanique de la chaleur*, p. 138) et de la chaleur. Le fœtus n'a pas de travail à produire, pas de force à dépenser; il n'a pas à produire de chaleur, qu'il emprunte à la mère. Il ne prend des matériaux alimentaires que pour produire ses tissus et développer ses organes (V. p. 519). Aussi les combustions, les oxydations sont-elles très peu prononcées dans son organisme; la différence entre son sang artériel et son sang veineux est loin d'égaliser celle que l'on constate entre le sang artificiel et le sang veineux de l'adulte. Nous avons déjà insisté sur toutes ces particularités en étudiant la respiration des tissus (V. p. 444), et le faible degré des combustions respiratoires au niveau des tissus fœtaux se continuant encore pendant quelques heures après la naissance nous a permis de nous rendre compte de la grande résistance relative du nouveau-né à l'asphyxie.

Cependant des oxydations, quelque faibles qu'elles soient, se produisent chez l'embryon; ainsi son cœur travaille, et doit donner lieu à des produits de combustion; du reste, toutes les formations

de tissus s'accompagnent de phénomènes d'oxydation, qui doivent aussi donner lieu à des produits excrémentitiels. Ces produits sont éliminés principalement par le foie et par les organes urinaires (d'abord les corps de Wolff, puis les reins); aussi le foie est-il relativement très développé chez l'embryon, et on est porté à admettre qu'il remplace jusqu'à un certain point le poumon comme organe d'excrétion des déchets organiques. (Nous avons vu, du reste, que chez l'adulte, il joue encore ce rôle relativement à la cholestérine et aux déchets produits par l'activité des centres nerveux. V. p. 366.) D'autre part, on trouve dans la vessie de l'embryon une certaine quantité d'urée, qui est de là versée avec l'urine dans la cavité de l'amnios.

Le liquide de l'amnios contient donc, à la fin de la vie embryonnaire, un grand nombre de produits excrémentitiels, car, à l'urine qui y est versée, il faut joindre les produits de desquamation de la peau, qui fonctionne déjà d'une façon relativement active. La présence de ces produits excrémentitiels dans les eaux de l'amnios doit faire rejeter toute idée que ce liquide, avalé par l'embryon ou pénétrant jusque dans ses poumons, puisse jouer un rôle de quelque importance, soit dans la nutrition, soit, comme l'ont même prétendu quelques auteurs, dans les échanges respiratoires du fœtus.

II. Développement du corps de l'embryon.

La région de la vésicule blastodermique qui doit se transformer en embryon, présente un épaissement qu'on nomme *tache embryonnaire*; cette tache embryonnaire est entourée d'une zone où les feuillets blastodermiques sont plus minces; c'est la *zone transparente* (aire transparente, *area pellucida*) qu'encadre une zone plus foncée, dite *aire opaque*. L'aire opaque est importante en ce qu'elle sera le siège de la formation d'un riche réseau vasculaire, et méritera ainsi plus tard le nom d'*aire vasculaire* (V. ci-après : *Première Circulation*, et fig. 201).

Bientôt l'aire transparente et la tache embryonnaire prennent une forme allongée, ovoïde, dont la grosse extrémité correspond à la future extrémité antérieure de l'embryon. Si maintenant on se reporte à ce que nous avons décrit relativement à la division, par étranglement, de la vésicule blastodermique en vésicule ombilicale et corps de l'embryon, on comprendra que, par le fait de cet étranglement, les bords de la tache ou aire embryonnaire forment en se recourbant des *lames latérales* et des *capuchons céphalique et caudal* (fig. 189, 191, 192), qui tendent à se rejoindre, et constituent ainsi une cavité. Cette cavité est tout à fait comparable à la cavité

d'un soulier, et communique avec celle de la vésicule ombilicale, comme nous l'avons indiqué précédemment (fig. 191, p. 673). Telle est la *cavité primitive de l'embryon*, ou plutôt sa cavité intestinale (fig. 189 — 12). Comment de cette première et grossière ébauche naissent ensuite (aux dépens des trois feuilletts qui entourent cette cavité) et les divers tissus et les organes de l'embryon, nous l'avons

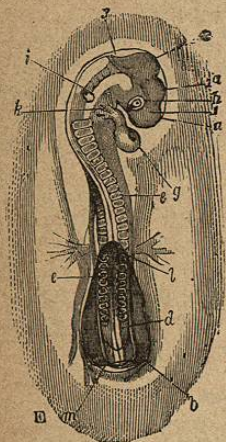


Fig. 197. — Embryon de poulet au troisième jour de l'incubation*.

déjà étudié à propos de ces tissus et de ces organes en particulier; nous nous sommes aussi déjà arrêté sur la formation de l'allantoïde comme bourgeon du tube intestinal (p. 607 et 675). Les descriptions de détail ne seraient pas ici à leur place. Nous nous contenterons donc de renvoyer le lecteur aux figures 197 et 198 qui représentent l'ensemble du développement d'un poulet, et, pour compléter cette esquisse embryologique, nous étudierons la formation de deux grands systèmes : le *système nerveux* et le *système de la circulation*;

* a, Extrémité antérieure de la tête, première vésicule cérébrale; — b, extrémité postérieure du corps; — d, parties non encore divisées en protovertèbres; — e, e, protovertèbres; — g, cœur; — h, œil; — i, oreille; — k, arcs branchiaux et fentes branchiales; — l, m, plis antérieur et postérieur de l'amnios non encore réunies au-dessus du corps.

** 1, Vésicule d'hémisphère cérébral; — 1, a, vésicule des couches optiques, — 2, vésicule des tubercules bijumeaux; — 3, vésicule du cervelet; — h, œil; — k, arcs branchiaux; — n, o, rudiment des membres; — All, allantoïde; — Am, amnios; — Um, vésicule ombilicale.

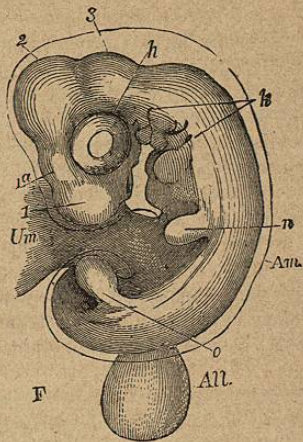


Fig. 198. — Embryon de poulet au cinquième jour**.

l'étude de ce dernier nous est indispensable pour compléter les notions sur la nutrition et la respiration du fœtus.

a) — *Système nerveux central*. — Dès que la tache embryonnaire (ou aire embryonnaire) a pris la forme d'une tache allongée (d'un biscuit ou d'une semelle de soulier), on voit apparaître en son centre un épaississement longitudinal, appelé *ligne primitive*, en avant duquel se forme une gouttière, qui donnera naissance au système nerveux central (*gouttière médullaire* ou *nerveuse*)¹. Cette gouttière (fig. 199) est circonscrite par deux soulèvements (*crêtes médullaires*, fig. 199, 3) s'accroissent de plus en plus et tendent à se rejoindre en circonscrivant un canal, le *canal médullaire* (représenté en coupe dans la fig. 163, p. 602). Le vestige de ce canal se retrouve chez l'adulte dans le canal central de la moelle, dans le quatrième ventricule et dans les ventricules du cerveau (et l'aqueduc de Sylvius). Les éléments histologiques propres au système nerveux central se développent aux dépens des parois de ce canal c'est-à-dire de la partie du feuillet externe du blastoderme qui a été ainsi englobée dans le canal médullaire; à ce compte, les cellules nerveuses ont donc une origine épithéliale (ectodermique). C'est à tort qu'on a longtemps prétendu que le feuillet externe (parois du tube médul-

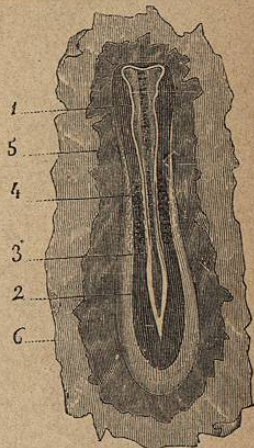


Fig. 199. — Origine du système nerveux*.

¹ La *ligne primitive* (qui se creuse bientôt en *gouttière primitive*) a été longtemps confondue avec la *gouttière médullaire*. C'est sur cette distinction que nous avons insisté dans notre Mémoire sur la *ligne primitive* (*Annales des sciences naturelles*, 1879, t. VII). La *gouttière primitive* n'a pas de rapport direct avec la formation du système nerveux : sa signification morphologique se rattache à la théorie générale de la *gastrula* et du *blastopore* (Voy. p. 18), question que nous ne saurions aborder ici (Voy. Mathias Duval, *De la formation du blastoderme dans l'œuf d'oiseau*. *Annales des sciences naturelles*, 1884, t. XVIII).

¹ * Gouttière médullaire; — 2, élargissement inférieur de la gouttière médullaire (sinus rhomboidal); — 3, 4, crêtes ou lames médullaires; — 5, feuilletts moyen et externe du blastoderme; — 6, feuillet interne du blastoderme (Bischoff).

laire primitif) forme seulement l'épithélium du canal central de la moelle (et des ventricules cérébraux, — épithélium vibratile), et

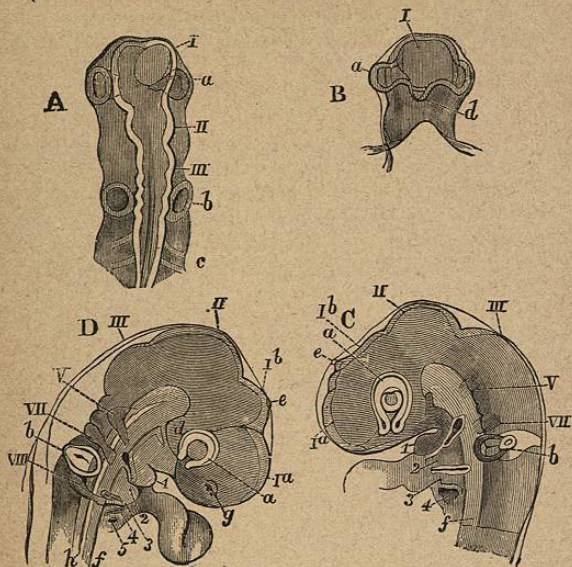


FIG. 200. — Degrés successifs du développement des vésicules cérébrales (chez le poulet); leurs rapports avec les autres parties de la tête*.

que les éléments nerveux proviendraient de la partie du feuillet moyen sous-jacente à cet épithélium.

La partie supérieure du tube médullaire forme la masse encé-

* A, Moitié antérieure, vue de dos, d'un embryon de poulet à la fin du second jour de l'incubation; — I, II, III, les trois vésicules cérébrales; — a, vésicule oculaire; — b, vésicule auditive; — c, une protovertèbre.

B, Extrémité antérieure des mêmes parties, vue par la face antérieure; — I, vésicule cérébrale antérieure; — a, vésicule optique; — d, infundibulum (origine du corps pituitaire).

C, Tête, vue latérale, au troisième jour de l'incubation; — Ia, vésicule de l'hémisphère cérébral; Ib, vésicule des couches optiques; — II, vésicule cérébrale moyenne; — III, vésicule cérébrale postérieure; — V, origine du nerf trijumeau; — VII, origine du facial; — a, vésicule optique; — b, vésicule auditive; — c, origine de la glande pinéale; — 1, 2, 3, 4, arcs branchiaux.

D, Même partie, au commencement du quatrième jour; — mêmes lettres, de plus: — VIII, nerfs glosso-pharyngien et pneumo-gastrique; — g, fossette olfactive; — h, corde dorsale; — a, infundibulum; — 5, cinquième arc branchial; ;

phalique; à cet effet, cette partie se renfle en trois vésicules (vésicules ou cellules cérébrales), que l'on nomme, en allant d'avant en arrière, la cellule ou vésicule cérébrale antérieure, moyenne et postérieure (fig. 200). — 1^o La vésicule cérébrale antérieure se divise elle-même en deux parties, dont la plus antérieure (cerveau antérieur) forme, en recouvrant la suivante, les hémisphères cérébraux avec le corps calleux, etc., et la postérieure (cerveau intermédiaire) constitue les couches optiques, avec le troisième ventricule (suite du canal médullaire). 2^o La vésicule cérébrale moyenne reste indivise (cerveau moyen) et constitue la région des tubercules quadrijumeaux, avec l'aqueduc de Sylvius (suite du canal médullaire). — 3^o La vésicule cérébrale postérieure se divise comme l'antérieure en deux parties, dont l'une, la plus rapprochée du cerveau moyen, formera la protubérance et le cervelet (cerveau postérieur), et l'autre, en continuité directe avec la moelle (arrière-cerveau), constituera le bulbe; c'est à ce niveau que la paroi du tube médullaire, très mince en arrière et en haut, s'épaissit en bas et en avant où elle constitue le plancher du quatrième ventricule.

Quant aux nerfs périphériques, ils se forment, au moins pour leurs parties essentielles (les cylindres-axes), par des végétations provenant du système nerveux central.

b) — *Circulation de l'embryon.* — La circulation de l'embryon est en rapport avec son mode de nutrition. D'après ce que nous avons vu précédemment, la nutrition de l'embryon s'effectue successivement selon trois modes différents: 1^o par simple assimilation directe des liquides albumineux au milieu desquels baigne l'œuf; à ce mode de nutrition ne correspond aucun système circulatoire; 2^o par assimilation du contenu de la vésicule ombilicale; ce contenu est apporté à l'embryon par un système circulatoire qui constitue la première circulation ou circulation omphalo-mésentérique; 3^o par échange avec le sang maternel au niveau du placenta; à ce mode de nutrition correspond la seconde circulation ou circulation placentaire.

1^o L'appareil de la première circulation commence à se développer par le cœur; cet organe paraît être représenté tout d'abord par une double masse de globules embryonnaires (cœur double primitif, Dareste), qui prend ensuite la forme d'un cylindre unique et médian; bientôt les globules périphériques s'organisent en fibres musculaires, tandis que ceux du centre subissent une fonte partielle et constituent le premier liquide sanguin. En même temps, le cœur, qui, de longitudinal, s'est tordu en S (fig. 201).