

duelle de la vésicule ombilicale commune, sont arrivés à se trouver secondairement unis par l'ombilic : il y a omphalopagie.

Le groupement des monstres doubles soit en Tératadelphes, Tératopages et Tératodymes, selon Geoffroy Saint-Hilaire, ou en groupes figurés par les lettres **A**, **X**, **V**, comme nous venons de le faire, a été également suivi par Förster⁽¹⁾, qui donne les trois classes suivantes : les *Terata anadidyma*, ou monstres doubles par en haut, dans lesquels il comprend non seulement les divers Tératodymes de Geoffroy Saint-Hilaire, mais encore les Ischiopages, et de plus les Pygopages, dernier détail qui ne nous paraît pas bien en rapport avec les données tératogéniques ; les *Terata catadidyma*, ou monstres doubles par en bas, dans lesquels il a soin de faire entrer les Céphalopages et les Métopages, réunis sous le nom commun de *Cranio-pages* ; enfin les *Terata anacatadidyma*, ou monstres doubles par en haut et par en bas, c'est-à-dire ce que nous avons désigné comme monstres en **X**. Conformément à cette classification, Rauber ajoute aux trois groupes précédents celui des *Hemididyma*, ou monstres doubles dans la partie moyenne des corps, avec soudure et fusion aux deux extrémités. Ces dernières formes ont été rencontrées chez les Poissons (Lereboullet) et chez les batraciens ; mais elles constituent des types trop spéciaux et trop mal connus pour que nous puissions nous y arrêter. Nous nous contenterons de dire que la production de ces *Hemididyma* est également due à certaines dispositions des lignes primitives, ou plutôt de leur équivalent, le blastopore, ainsi que Hertwig a cherché à le montrer dans une étude récente sur la tératogénie de l'œuf des batraciens⁽²⁾.

Mais il est un fait de tératogénie comparée que nous devons au moins indiquer sommairement. C'est que, chez les Poissons osseux, les formes de diplogenèse observées se rapportent presque exclusivement au type en **V**, aux Tératodymes, ou *Terata anadidyma*. Ce fait est la conséquence du mode de développement de la ligne primitive. Tandis que chez les Oiseaux, ainsi que nous l'avons démontré⁽³⁾, il se produit une division du travail dans l'évolution du blastopore, c'est-à-dire qu'après avoir formé la ligne primitive, les bords du blastoderme continuent, indépendamment de celle-ci, à envelopper l'énorme masse du jaune, chez les Poissons osseux cette division du travail n'a pas lieu, et la formation de la ligne primitive s'achève seulement en même temps que l'enveloppement du jaune, que la fermeture du blastopore. Il en résulte que, tandis que chez les Oiseaux et les Mammifères, deux lignes primitives nées sur un même blastoderme peuvent demeurer indépendantes par leurs extrémités postérieures, chez les Poissons osseux, ces deux lignes primitives arriveront fatalement à se confondre par ces extrémités lors de l'occlusion du blastopore dont elles

(1) AUGUST FÖRSTER, Die Missbildungen der Menschen. Jena, 1861.

(2) O. HERTWIG, Urmund und Spina bifida. *Archiv für mikr. Anatomie*, 1892, XXXIX, p. 355.

(3) MATHIAS DUVAL, La formation du blastoderme dans l'œuf d'oiseau. *Annales des sciences naturelles*, 1882. — DU MÊME, La signification morphologique de la ligne primitive. *L'Homme, journal des sciences anthropologiques*, 1884.

dépendent, c'est-à-dire que toujours la formation d'un monstre double, chez les Poissons, doit aboutir au schéma que nous avons donné dans la figure 15 ; par suite sera toujours réalisée la soudure des deux embryons à leur région postérieure ou anale, vu la forme et le volume de l'œuf ; le plus souvent, cette soudure se produira seule et donnera lieu à la *tératodymie simple* ; mais si, par exception, une autre forme de diplogenèse (céphalopagie, par exemple) s'est produite, elle arrivera toujours à se compliquer ultérieurement de *tératodymie* ; dans la diplogenèse des Poissons osseux, la tératodymie est fatale, de même que nous avons vu l'omphalopagie compliquer toute diplogenèse des Oiseaux. Peut-être cette tératodymie, compliquant une autre forme de soudure antérieure, est-elle l'une des formes complexes décrites sous le nom de *Terata hemididyma*, comme il a été dit ci-dessus.

c. *Conditions déterminantes de la production et de la morphologie des monstres doubles parasitaires.* — Jusqu'à présent nous n'avons parlé que des cas où les deux sujets, formés sur un même blastoderme, en partant de deux lignes primitives, se développent également, de sorte que les deux embryons, étant placés de la même manière, par rapport au centre du blastoderme, ne peuvent se trouver en contact que par les parties homologues de leur corps, c'est-à-dire obéissent à la prétendue loi de l'union des parties similaires, ce qui est caractéristique des monstres doubles *autositaires*. Mais il peut se faire que l'un des sujets ait un développement moindre que l'autre ; il est facile de comprendre qu'alors la soudure se fera par des parties non homologues, et qu'ainsi prendront naissance les diverses formes de monstres doubles hétérotypiens et hétéraliens. Nous ne saurions insister ici sur ces processus de diplogenèse hétérotypique⁽¹⁾. Pour en signaler quelques cas des plus frappants, faisons encore remarquer que le sujet dont le développement est moindre peut même être résorbé dans une certaine partie de son étendue et n'être plus représenté que par un fragment d'individu inséré sur l'autre ; ainsi les *Epicomes* sont des monstres doubles craniopages, dont l'un des sujets n'est plus représenté que par une tête rudimentaire soudée à la tête du sujet principal ; chez les *Hypognathes*, on trouve une tête rudimentaire soudée à la mâchoire inférieure du sujet principal, et les diverses formes, souvent si bizarres, de polygnathisme, ne présentent plus de difficulté d'interprétation depuis qu'Ahlfeld a montré que la localisation singulière de cette monstruosité est liée à la flexion de l'extrémité céphalique de l'embryon et rendu compte de ses différentes variétés (tératomes de la voûte palatine, de la paroi postérieure du pharynx, de l'hypophyse)⁽²⁾ ; enfin les monstres *polymèles* nous montrent de même une série de cas où nous passons des soudures entre parties homologues, comme chez les

(1) PAUL GERVAIS, Description anatomique d'un nouveau cas d'hétéradelphie suivie d'un résumé des caractères propres à ce genre de monstruosité. Paris, 1877.

(2) FR. AHLFELD, Die Missbildungen des Menschen, Abschnitt I. Leipzig, 1880 (voy. p. 49 les très intéressantes figures relatives à la production du polygnathisme).

Pygomèles, aux soudures tout à fait hétérogènes, par le simple fait de non concordance des deux embryons, comme chez les *Notomèles* et les *Céphalomèles*.

La production des *Endocymiens*, c'est-à-dire de l'inclusion fœtale abdominale, reconnaît les mêmes causes, et mérite de nous arrêter un instant. Cette question a été également étudiée avec soin par Ahlfeld (*op. cit.*, p. 57). Sans entrer dans l'examen des cas divers, nous emprunterons à Repin (*op. cit.*, p. 64) l'exposé du cas suivant : Supposons, comme précédemment, deux embryons disposés sur un même blastoderme, mais de développement inégal et assez éloignés l'un de l'autre pour que les deux amnios puissent se produire d'une manière indépendante. Supposons de

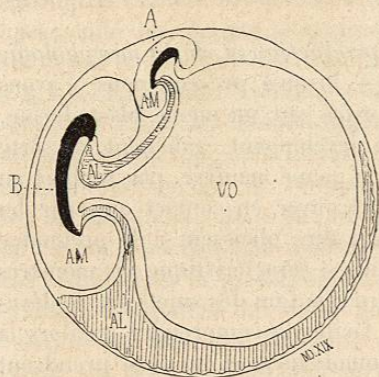


Fig. 19. — Schéma de la production des monstres Endocymiens.

plus que le développement de A soit en retard sur celui de B (fig. 19). Lorsque l'allantoïde de A se forme et s'engage dans le cœlome extra-embryonnaire, les surfaces externes des deux amnios pourront être déjà arrivées au contact, ainsi que cela est représenté dans la figure, et ainsi une barrière infranchissable s'opposera à ce que l'allantoïde de A puisse atteindre la surface de l'œuf, le chorion. Cette allantoïde, ainsi emprisonnée entre les deux amnios d'une part, et le sac vitellin d'autre part, ne pourra que gagner la cavité pleuro-péritonéale de B, où elle rencontrera deux larges surfaces d'implantation sur l'intestin primitif et sur le mésentère. Il est donc facile de concevoir que cette allantoïde contracte avec ces parties des adhérences qui se transforment bientôt en anastomoses vasculaires. A partir de ce moment, le sort de l'embryon retardataire est définitivement arrêté; il est facile de comprendre qu'il sera graduellement attiré dans la cavité abdominale du sujet plus développé, c'est-à-dire que l'inclusion abdominale se produira. Il est très remarquable que Wolff ait déjà prévu ce mécanisme à une époque où les connaissances embryologiques commençaient à peine à fournir quelques données à la tératogénie. Wolff, en effet, a expressément indiqué, à propos de certains cas de gemellité, que si les deux embryons étaient inégaux dans leur développement, le frère mal développé serait absorbé par son frère complètement développé. Il est vrai que Wolff faisait allusion à l'œuf de la poule, et que, chez les Oiseaux, l'embryon ne se séparant pas du jaune qui rentre peu à peu dans la cavité abdominale, où il se trouve complètement renfermé lors de l'éclosion, il est évident que si un second embryon, plus petit, atrophié, rudimentaire, est formé sur le même jaune, en même temps qu'un embryon normal, il sera peu à peu absorbé par celui-ci et

dégluti, pour ainsi dire, dans son orifice ombilical. Puisque, dit Wolff, les intestins de ces deux fœtus s'insèrent sur un seul et même vitellus, chacun de ces fœtus s'efforcera d'attirer ce vitellus dans son abdomen, et je suis sûr que si l'un des fœtus est normal et l'autre tout petit, le premier absorbera le second tout entier avec le vitellus.

Après inclusion, le sujet inclus peut être soumis à une résorption partielle, de sorte que chez les Endocymiens on retrouvera des formes incomplètes rappelant celles des Hétérotypiens ou des Hétéraliens (sujet parasite réduit à une tête, à une mâchoire, à un rudiment imparfait). Cette résorption des éléments de l'un des sujets d'un monstre double a pu être suivie dans toutes ses phases pour les Hétérotypiens, chez les Poissons, où l'absence d'enveloppes fœtales rend l'observation si facile. On possède notamment pour les Hétérodymes un cas singulièrement instructif, rapporté par A. d'Audeville⁽¹⁾. Il s'agit d'un Ombre-Chevalier qui était éclos avec deux têtes d'égales dimensions et munies de tous leurs organes complets; mais peu à peu cette monstruosité tératodyme s'est effacée, la tête de droite prenant définitivement le dessus, tandis que celle de gauche s'atrophiait de manière à n'être plus représentée finalement que par un petit mamelon charnu, à la surface duquel on ne distinguait plus aucune trace d'organes des sens. Comme aperçu de tératologie générale, dans ses rapports avec la physiologie, il nous paraît intéressant de reproduire ici les réflexions dont l'auteur fait suivre cette observation. « Les Poissons, dit-il, sont donc doués non seulement, comme les animaux plus élevés, du pouvoir de guérir leurs infirmités et de cicatriser leurs plaies, mais aussi de la faculté de corriger, pour ainsi dire, les défauts de leur corps, en supprimant à la longue les monstruosité les mieux caractérisées, comme celles dont il est ici question. A mesure qu'elle descend dans l'échelle des êtres vivants, la nature semble avoir rendue plus forte la vie végétative et n'avoir pas renfermé dans un cercle aussi restreint les lois rigoureuses du développement normal: le poisson supprime sa monstruosité, le Crustacé voit repousser non seulement sa carapace, mais la chair même et les muscles de ses membres amputés. »

d. *Théories de la diplogénèse.* — Nous avons exposé les processus tératogéniques de la diplogénèse, aussi bien pour les monstres doubles autositaires que pour les parasites, d'après des faits révélés par l'observation et non d'après des hypothèses. Ces faits d'observation nous ont montré que les monstres doubles résultent, à la suite d'une hyperfécondation, de deux lignes primitives sur un même blastoderme, c'est-à-dire en un seul et même œuf. Mais est-ce là le seul processus tératogénique auquel les monstres doubles puissent devoir leur origine? Et d'autre part l'hyperfécondation, l'apparition de deux lignes primitives donne-t-elle nécessairement lieu à la soudure ou fusion des deux sujets ainsi produits?

⁽¹⁾ A. D'AUDVILLE. Un cas singulier de tératologie sur un salmonide. *Bull. de la Société d'acclimatation*, 1888, 4^e série, t. V, n^o 20, p. 990.

Ce sont deux questions que nous allons examiner en même temps que nous jetterons un coup d'œil sur les plus célèbres théories de la diplogénèse, question qui a si particulièrement exercé la sagacité de tous les tératologistes. Ces théories peuvent se grouper sous deux titres : *théorie de la soudure* et *théorie de la division ou bifurcation*. Car nous laisserons de côté, comme de nature trop peu scientifique et se rattachant à la vieille doctrine de la préexistence des germes, la théorie qui considérerait les monstres doubles, aussi bien que toutes les autres monstruosité, comme préformés dans l'œuf.

Par *théorie de la soudure* on a toujours compris la coalescence de deux embryons distincts, provenant *chacun d'un œuf particulier*; c'est seulement peu à peu et relativement tard, que, de par les résultats de l'observation, on a conçu la possibilité de la présence de deux embryons dans un même œuf, puis sur un même blastoderme. Donc, dans la théorie de la soudure par dualité primitive, la production de monstres doubles était liée nécessairement à la gémellité, dont elle serait un cas particulier. Remarquons donc aussi que la gémellité a été pendant longtemps considérée comme résultant de l'existence de deux embryons développés toujours dans deux œufs distincts, mais que les progrès de l'obstétrique ont montré que la gémellité peut se produire dans des conditions bien différentes, sur l'une desquelles nous nous expliquerons plus loin. C'est Lémery, en 1724, qui formula le premier d'une manière complète l'hypothèse de la soudure de deux embryons. On lui objecta ce fait curieux que la monstruosité double est souvent plus fréquente chez les espèces unipares que chez les multipares; que par exemple l'espèce bovine, qui est ordinairement unipare, présente autant de monstruosité doubles que le chat et beaucoup plus que le chien. Mais, sans nous arrêter ici aux objections ou aux confirmations théoriques de cette hypothèse, voyons ce que les recherches expérimentales ont donné à cet égard. Les œufs de la poule présentent parfois une disposition bien favorable à cet égard; ce sont les œufs à deux jaunes, c'est donc dire dans lesquels deux ovules parfaitement distincts sont inclus dans une même masse albumineuse, dans une même coquille; les deux embryons seront donc dans des conditions de rapprochement, de compression étroite, singulièrement favorables à leur soudure, s'il est vrai que puisse se produire la soudure de deux sujets provenant de deux œufs distincts. Aristote avait déjà émis l'hypothèse que les œufs à deux jaunes devaient donner des monstres doubles. C'est pourquoi de nombreuses expériences d'incubation d'œufs à deux jaunes ont été faites déjà par Harvey, puis par Allen Thomson, Valenciennes, Panum et enfin par Broca et Dareste⁽¹⁾. Or tous ces observateurs ont constaté que jamais, dans ces conditions, il ne s'est produit de monstre double. Les deux embryons se développent indépendamment l'un

(1) BROCA, Expériences sur les œufs à deux jaunes. *Ann. des sciences nat. (zoologie)*, 4^e série, t. XVII, p. 78.

de l'autre; seulement, comme l'espace leur manque, il arrive d'ordinaire que l'un des deux périt avant l'éclosion. Ces faits nous suffisent pour condamner la théorie de Lémery, du moins pour ce qui est relatif aux Vertébrés, car nous devons ajouter que chez les Invertébrés les conditions sont bien différentes et que Lacaze-Duthiers a montré, de la manière la plus nette, la diplogénèse produite par la soudure de deux vitellus distincts dans un mollusque gastéropode⁽¹⁾.

D'autre part l'étude du développement des Poissons, les expériences de pisciculture, avaient montré des monstres doubles évidemment développés sur un seul et même œuf, dans des conditions où il était impossible de supposer l'accolement d'embryons provenant d'œufs différents. En présence de ces faits prit naissance la *théorie de la fissuration* d'un germe, ou d'un premier rudiment embryonnaire unique. Le nom de Valentin est surtout attaché à cette théorie. Comme les monstres doubles sont relativement fréquents dans l'élevage artificiel des Poissons, on pensa qu'ils pouvaient être produits artificiellement par diverses manœuvres de cet élevage, notamment par le brossage auquel on soumet ces œufs pour les débarrasser de divers dépôts; pendant le brossage un germe pourrait être traumatiquement subdivisé en deux parties qui se développeraient ensuite d'une manière indépendante. Les très nombreuses recherches de Lereboullet ne confirmèrent pas cette manière de voir et l'amènèrent à cette conclusion que les influences extérieures sont étrangères à la production de la diplogénèse. Cependant, à une époque récente, la théorie de la fissuration a encore trouvé des défenseurs dans Knoch (1875), A. Rauber et Gerlach (1882)⁽²⁾. Nous nous contenterons de renvoyer le lecteur aux justes critiques que Dareste a faites des observations de ces auteurs et de dire que toutes les tentatives expérimentales, si elles aboutissent à la formation de monstres simples, se sont toujours montrées impuissantes à produire des monstres doubles. « L'impossibilité, conclut Dareste (*op. cit.*, p. 467), où se trouve actuellement la tératogénie de créer la diplogénèse, a pour moi une telle importance que, même en l'absence de tous les faits que j'ai recueillis, je n'hésiterais pas à rejeter complètement la *théorie du dédoublement*. »

Si la diplogénèse ne résulte pas de la soudure d'embryons provenant de deux œufs distincts, si le monstre double se forme sur un seul et même œuf et si cependant il ne résulte pas du dédoublement d'un embryon simple, c'est donc que la cause de la diplogénèse est à chercher dans l'œuf lui-même avant toute apparition de l'embryon. Ce raisonnement et certains faits d'observation qui vinrent l'appuyer ont produit une théorie mixte, qui devait peu à peu, avec la découverte du processus de la fécondation, conduire à la notion de la diplogénèse, telle que nous l'avons

(1) LACAZE-DUTHIERS, Sur la formation des monstres doubles chez les Gastéropodes. *Arch. de zool. expér.*, 1876, IV.

(2) A. RAUBER, Giebt es Stockbildung (*cormi*) bei der Vertebraten. *Morphol. Jahrbuch*, Bd. V, Heft 1, p. 167, 1879.

exposée. Déjà en 1840, Allen Thomson pensa que, si les monstres doubles naissent dans un seul œuf, d'un seul blastoderme, c'est qu'il y a primitivement sur ce blastoderme deux centres de développement. Or Coste constata que l'œuf de la lapine peut offrir cette anomalie de présenter deux vésicules germinatives; Laurent fit la même observation sur l'œuf de limaçon, Thomson sur celui de la chatte, Serre et Panum sur celui de la poule, Kœlliker sur celui de la femme⁽¹⁾. Dès lors une théorie rationnelle de la diplogenèse vit le jour. Un ovule à deux vésicules germinatives possède un double centre formateur; il doit donner naissance à deux cicatricules, qui, très voisines l'une de l'autre, pourront se fusionner et donner naissance à deux embryons, si voisins l'un de l'autre, se développant aux dépens de parties tellement communes, que les soudures auront lieu dès le début, que la fusion sera primitive. Or l'existence de deux cicatricules sur un seul jaune, chez la poule, avait déjà été signalée par Fabrice d'Aquapendente; puis elle a été observée et figurée par Panum; enfin Dareste en a donné plusieurs cas. Dès 1840, Allen Thomson, partant de cette origine de la diplogenèse par deux cicatricules sur un même œuf, cherche à expliquer, par le rapprochement ou l'éloignement supposé des axes embryonnaires, la fusion plus ou moins complète des deux embryons, et, par l'obliquité de ces axes, la fusion des extrémités antérieures ou postérieures des deux corps. Davaine reprend avec une admirable lucidité ces interprétations en 1861⁽²⁾. Il examine ce qui doit se passer lorsque deux blastoderms sont assez rapprochés, sur un seul jaune de l'œuf de poule, pour qu'ils s'unissent symétriquement, soit par l'extrémité de leur axe, soit latéralement. Dans l'œuf de poule, dit-il, l'axe du blastoderme a généralement une direction déterminée: l'embryon est transversalement placé au grand axe de l'œuf; si l'axe virtuel du germe possède ainsi une direction primordiale déterminée, deux germes distincts, sur un même vitellus, doivent avoir l'un et l'autre une direction semblable; par conséquent les deux ébauches embryonnaires qui se développeront, se rencontreront fatalement par des parties similaires. On voit que déjà il expliquait par de simples considérations géométriques ces faits qui avaient amené Geoffroy Saint-Hilaire à sa fameuse loi de l'attraction et union des parties semblables. Bien d'autres passages seraient à citer de ce remarquable travail de Davaine. Les considérations qu'il indique sur les rapports des axes des germes ont depuis été développées d'une manière plus complète par Rauber⁽³⁾, qui cette fois précise davantage, grâce aux connaissances révélées par l'embryologie sur la ligne primitive et ses rapports avec le corps du futur embryon. Rauber fait

⁽¹⁾ Plus récemment une observation semblable a été faite sur l'ovule du surmulot. Louis BLANC, Un cas d'ovule à deux noyaux chez un Mammifère. *Comptes rendus de la Soc. de biol.*, 18 juin 1892, p. 565.

⁽²⁾ DAVAINÉ, Mémoire sur les anomalies de l'œuf. Paris, 1861.

⁽³⁾ A. RAUBER, Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren. *Morpholog. Jahrbuch von Gegenbauer*, 1879, p. 661; 1880, p. 1 et 129; voir particulièrement, dans cette dernière partie du mémoire, le chapitre intitulé : *Achsenvermehrung*.

remarquer que la ligne primitive est toujours placée d'une certaine façon sur le blastoderme; elle se développe sur cette membrane au point de séparation de l'aire transparente et de l'aire opaque, son extrémité céphalique se dirige vers le centre du blastoderme. Or s'il arrive que deux ou trois lignes primitives se produisent sur un même blastoderme, elles seront disposées comme les rayons d'un cercle; c'est de ces dispositions que Rauber fait le point de départ d'une théorie générale de la diplogenèse, qu'il désigne sous le nom de *théorie de la radiation*. C'est de ces conceptions, plus tard étendues et modifiées par Gerlach⁽¹⁾, que nous nous sommes inspiré pour établir, avec une connaissance plus précise de la signification et du mode de formation de la ligne primitive, les schémas tératogéniques que nous venons de donner pour les divers types de diplogenèse.

Il résulte donc de cet historique que l'observation directe n'a permis de concevoir la production de monstres doubles que dans deux ordres de circonstances: d'une part lorsqu'un seul disque blastodermique donne lieu à la production de deux lignes primitives, disposition que Siegenbek⁽²⁾ a cherché à rattacher à une anomalie de la segmentation et que nous savons aujourd'hui attribuable à la polyspermie, c'est-à-dire à l'entrée dans l'œuf de deux noyaux mâles; d'autre part lorsqu'un œuf présente deux disques blastodermiques, ce qui est le résultat de la présence dans l'œuf de deux vésicules germinatives, c'est-à-dire de deux noyaux femelles. On voit que les deux ordres de faits sont entièrement homologues; mais les résultats de l'observation nous montrent que le second cas est rare, presque théorique, peut-être réalisable seulement chez les Vertébrés qui ont un gros vitellus, comme les Oiseaux, les Reptiles et les Poissons cartilagineux. Au contraire l'apparition de deux lignes primitives, la polyspermie sont des phénomènes relativement fréquents et dont on a pu suivre l'évolution vers les diverses formes de diplogenèse. Si nous ajoutons que dans le cas de deux vésicules germinatives, il a fallu sans doute deux spermatozoïdes pour les féconder, nous voyons que toujours, en définitive, la diplogenèse a pour facteur essentiel la polyspermie et on conçoit pourquoi nous avons rangé sous ce titre l'étude de la production des monstres doubles. Insistons encore sur ce fait que toutes les données expérimentales nous montrent que la production des monstres doubles doit être rapportée à des accidents de la fécondation: chez les Poissons la fécondation artificielle produit un plus grand nombre de diplogèneses que la fécondation naturelle; et, parmi les procédés de fécondation artificielle, on a constaté que la fécondation par la méthode sèche donne une proportion plus considérable de diplogèneses que la fécondation par la méthode humide. C'est que sans doute la méthode sèche met ces œufs dans des conditions plus favorables à l'introduction de deux éléments

⁽¹⁾ LEO GERLACH, Die Entstehungsweise der Doppelmissbildungen. Stuttgart, 1882.

⁽²⁾ SIEGENBECK, Een Dubbelmonster. *Med. Tijdschr. voor Geneeskunde*, 1887. — *Voy. Journ. de l'anat. et de la phys.*, 1887, p. 524.