

SERIE A. N° 22

N° D'ORDRE

373

H. F. u. 8 034 1 45  
**THÈSES**

PRÉSENTÉES

**A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS**

POUR OBTENIR

**LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES**

PAR

**A. DASTRE**

Ancien élève de l'École normale supérieure  
Agrégé des sciences physiques et naturelles

**1<sup>re</sup> THÈSE** — RECHERCHES SUR L'ALLANTOÏDE ET LE CHORION DE QUELQUES  
MAMMIFÈRES.

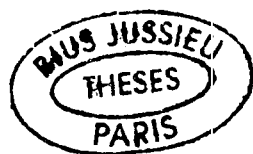
**2<sup>e</sup> THÈSE.** — DES CORPS BIRÉFRINGENTS DE L'ŒUF DES OVIPARES.  
PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

**Soutenues le 3 mars 1876 devant la Commission d'examen.**

MM. MILNE EDWARDS  
DUCHARTRE  
P. BERT

*Président.*

*Examineurs.*



**PARIS**

**G. MASSON, ÉDITEUR**

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

PLACE DE L'ÉCOLE-DE-MÉDECINE

1876

# ACADÉMIE DE PARIS

## FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

<b>Doyen</b> . . . . .	MILNE EDWARDS, Professeur.	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
<b>Professeurs honoraires</b> }	DUMAS.	
	BALARD.	
	PASTEUR.	
	DELAFOSSÉ	
<b>Professeurs</b> . . . . .	CHASLES . . . . .	Géométrie supérieure.
	LE VERRIER. . . . .	Astronomie.
	P. DESAINS. . . . .	Physique.
	LIOUVILLE . . . . .	Mécanique rationnelle.
	PUISEUX . . . . .	Astronomie.
	HÉBERT. . . . .	Géologie.
	DUCHARTRE. . . . .	Botanique.
	JAMIN. . . . .	Physique.
	SERRET. . . . .	Calcul différentiel et intégral.
	H. SAINTE-CLAIRE DEVILLE.	Chimie.
	DE LACAZE-DUTHIERS . . . .	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	BERT. . . . .	Physiologie.
	HERMITE . . . . .	Algèbre supérieure.
	BRIOT . . . . .	Calcul des probabilités, Physiq. mathématiq.
BOUQUET. . . . .	Mécanique physique et expérimentale.	
TROOST. . . . .	Chimie.	
WURTZ . . . . .	Chimie organique.	
N. . . . .	Minéralogie.	
<b>Agrégés</b> . . . . .	BERTRAND . . . . .	} Sciences mathématiq.
	J. VIEILLE . . . . .	
	PELIGOT . . . . .	} Sciences physiques.
<b>Secrétaire</b> . . . . .	PHILIPPON.	

A

# M. CLAUDE BERNARD

Hommage de respectueuse reconnaissance.

# PREMIÈRE THÈSE

---

## RECHERCHES

sur

## L'ALLANTOÏDE ET LE CHORION DE QUELQUES MAMMIFÈRES

---

### AVANT-PROPOS.

L'embryon des Vertébrés vit d'une vie extérieure et en quelque sorte excentrique. Ses principaux organes sont en dehors de son corps, dans ce que l'on a appelé les *annexes fœtales*. La physiologie de la vie embryonnaire a donc pour objet, ou tout au moins pour préambule, l'étude de ces annexes. C'est pour rassembler les notions éparses que l'on possède à ce sujet et pour les étendre davantage que nous avons entrepris ce travail. Nous avons dû le borner à l'étude de deux de ces annexes, l'*allantoïde* et le *chorion*, négligeant les deux autres, l'*amnios* et la *vésicule ombilicale*; l'*amnios*, parce que les admirables recherches de Baër nous ont appris du premier coup presque tout ce que le physiologiste a besoin d'en savoir; la *vésicule ombilicale*, parce qu'elle joue un rôle effacé et extrêmement éphémère dans la vie des Vertébrés les plus élevés en organisation. Nous avons limité nos recherches aux Mammifères, et, parmi eux, nous avons choisi comme type les Ruminants, en ayant soin, toutes les fois que cela nous a été possible, d'établir des comparaisons avec les animaux des autres ordres.

### PREMIÈRE PARTIE.

#### VÉSICULE ALLANTOÏDE.

##### I. — ANIMAUX CHEZ LESQUELS L'ALLANTOÏDE EXISTE.

La vésicule allantoïde est l'un des organes annexes de l'embryon. Galien paraît l'avoir connue. C'est lui qui le premier a

employé le nom (*αλλαντοειδης*) sous lequel elle est encore désignée. Elle existe chez les Vertébrés et seulement dans les classes des Mammifères, des Oiseaux et des Reptiles ; elle fait défaut dans les deux autres classes, c'est-à-dire chez les Batraciens et les Poissons. Le nom d'*Allantoïdiens* et d'*Anallantoïdiens*, donnés par M. Milne Edwards à ces deux groupes, rappellent cette particularité distinctive.

On a cherché récemment à atténuer la valeur absolue du caractère fourni par la présence ou l'absence de l'allantoïde. Selon quelques observateurs, des animaux, considérés jusqu'ici comme dépourvus d'allantoïde, présenteraient cet organe à l'état rudimentaire. On sait que la poche allantoïdienne subit à une certaine époque, chez les Vertébrés du premier sous-embanchement, un étranglement au niveau de l'orifice ombilical ; par là, elle se trouve divisée en trois portions, une dilatation extra-fœtale qui est l'*allantoïde proprement dite*, une dilatation intra-fœtale qui forme la *vessie urinaire* et un canal rétréci qui fait communiquer ces deux cavités, l'*ouraque*. Il est manifeste que la partie extra-fœtale n'existe pas chez les Batraciens et les Poissons qui se développent à découvert dans l'intérieur de la membrane vitelline ; au contraire, la portion intra-embryonnaire, qui est l'antécédent de l'organe tout entier, et qui après la naissance en demeure le vestige ou la partie permanente, aurait son homologue chez les Poissons. Vogt (1) le premier, a signalé, chez certains poissons, une dilatation vésiculeuse qu'il n'hésite pas à considérer comme un rudiment d'allantoïde. Cette interprétation est appuyée sur deux arguments : l'identité des connexions de cette poche et de l'allantoïde, et l'analogie de leur situation. La poche observée par Vogt et qui avait échappé à l'attention de ses prédécesseurs, von Baër et Rathke, est en effet, comme la vessie urinaire, en rapport avec l'urèthre, dont elle constitue une sorte de diverticulum, et en second lieu ce diverticule occupe précisément la région la plus inférieure du conduit. A la vérité l'on n'aperçoit point sur la dilatation en

(1) Vogt, *Embryologie des Salmones*: Neuchâtel, 1842.

question le réseau sanguin que les vaisseaux ombilicaux répandent ordinairement sur l'allantoïde. Mais cette objection élevée par Reichert contre l'interprétation de Vogt est dénuée de valeur, si l'on considère, comme M. Claparède en fait la remarque, que la vascularisation caractérise seulement la portion extra-pelvienne de l'allantoïde. D'ailleurs nos observations sur la structure de cette membrane, dont il sera rendu compte plus loin, tendent, comme on le verra, à restreindre la signification de cette couche vasculaire.

Le fait signalé par Vogt a été confirmé par Lereboullet (1). Parlant du corps de Wolff, il s'exprime ainsi : « En arrière, le » tube excréteur forme une dilatation ovoïde très-distincte dans » la Perche et dans le Brochet, qui existe sans doute aussi dans » la Truite, quoique je ne l'ai pas observée, et dont M. Vogt a » constaté la présence dans la Palée. »

C. Kupfer (2) a donné une attention particulière à l'examen de la question. En étudiant le développement des *Spinachia* (Épinoches de mer) et des *Gobius*, Kupfer a vu dans l'épaisseur du blastoderme, entre l'extrémité de la chorde dorsale et le *trou vitellinaire*, une vésicule dont les rapports de position ne tardent pas à changer. D'abord dirigée en dehors, elle est bientôt refoulée vers l'intérieur du vitellus par l'envahissement de la chorde dorsale. La surface interne de cette poche membraneuse est tapissée d'un épithélium plat à éléments réguliers. Elle serait le point de départ de l'uretère, confondu ici avec le conduit de Wolff; elle constituerait le premier état de la vessie urinaire.

Ces observations laissent encore un large champ à l'interprétation. Il ne faut pas se dissimuler, en effet, qu'elles sont en contradiction avec la description donnée depuis Remak de l'ap-

(1) Lereboullet, *Recherches d'embryologie comparée* (Ann. des sc. nat., 4<sup>e</sup> série, t. XIX, p. 26).

(2) C. Kupfer, *Untersuchungen, etc., Recherches sur le développement du système génito-urinaire*. — Schultze's *Archiv für mikrosk. Anatomie*, t. I, p. 233, t. II, p. 473. — *Beobachtungen...*, *Observations sur le développement des Poissons osseux*, 1869, t. IV, p. 209.

parition de l'allantoïde chez le Poulet. Le désaccord porte sur deux points principaux : d'abord sur la forme primitive de l'organe allantoïdien qui est une masse pleine, selon Remak, creusée au contraire selon Kupfer : en second lieu, sur les connexions de ce bourgeon avec l'intestin qui lui enverrait un diverticule, suivant Remak, tandis que, d'après la description de Kupfer, il posséderait dès le début une indépendance complète par rapport au tube intestinal. Ajoutons qu'Cellacher n'a pas trouvé la confirmation de ces faits en étudiant les Salmones. Néanmoins, l'accueil qu'ils ont reçu de quelques zoologistes nous obligeait à les mentionner. C'est ainsi que Huxley (1), dans sa diagnose des Ichthyopsidés (Batraciens et Poissons) s'exprime en ces termes : « L'embryon n'a pas d'amnios et à peine un rudiment d'allantoïde. » En tous cas, il importait de signaler l'état de la question, et la possibilité d'une solution qui ferait disparaître une des barrières élevées par les premiers embryologistes entre les deux sous-embranchements des Vertébrés.

Quant à notre travail particulier, il n'embrasse point l'étude de l'allantoïde dans tous les animaux qui la possèdent à l'état distinct ou à l'état rudimentaire, mais seulement dans les Mammifères et plus spécialement chez les Ruminants, les Pachydermes et les Rongeurs.

## II. — ORIGINE DE L'ALLANTOÏDE.

L'origine de l'allantoïde est un des points les plus controversés de son histoire. Un très-grand nombre de recherches ont eu pour objet d'éclaircir cette question obscure. C'est particulièrement sur l'embryon du poulet qu'ont porté les investigations. Aucun autre animal ne présente pour cette étude d'aussi grandes facilités ; les procédés de l'incubation artificielle et naturelle permettant pour ainsi dire la continuité de l'observation. Chez les Mammifères, au contraire, l'observation est soumise au hasard et presque fatalement discontinuée. C'est la

(1) Huxley, *Lectures on the Elements of Comparative Anatomy*, édit. franç., 1875, p. 117.

raison pour laquelle ces animaux ont fourni peu de lumières dans la controverse qui s'est élevée à propos des premiers développements de l'allantoïde. On a toujours conclu de l'Oiseau au Mammifère.

Trois opinions ont été émises au sujet de l'origine de l'allantoïde. On l'a fait naître : 1° de la portion terminale de l'intestin ; 2° des corps de Wolff ; 3° directement des parois de la cavité pelvienne par une expansion du feuillet moyen du blastoderme unie au feuillet interne.

De ces trois opinions, les deux premières avaient perdu tout crédit dans ces dernières années : la seule qui subsistât depuis les travaux de Remak consistait à regarder l'allantoïde comme une production des parois pelviennes. Nous ne citerons donc les deux premières que pour mémoire.

1° De Baër pensait que l'allantoïde était une production née par bourgeonnement de la paroi antérieure du rectum. Rathke et Valentin acceptèrent cette façon de voir. Pour eux l'allantoïde apparaît « comme une exsertion creuse de la portion terminale, en train de se développer, du tube intestinal (1). »

Si l'on se demande sur quels fondements était établie cette théorie de Baër, on ne trouve qu'un fait, qui n'a rien de décisif. Il s'agit des rapports que l'allantoïde naissante affecte avec l'intestin. A une certaine époque du développement la communication de l'allantoïde avec l'intestin terminal est de toute évidence : tous les embryogénistes l'ont observée. Mais ce fait n'est d'aucun poids pour résoudre le problème de l'origine, la communication entre deux cavités n'exigeant pas nécessairement qu'elles soient nées l'une et l'autre.

2° Reichert (2) a considéré l'allantoïde (chez le Poulet) comme une dépendance des corps de Wolff, apparaissant à l'extrémité de ces organes embryonnaires et communiquant avec leur conduit excréteur. Cependant cette interprétation est proposée avec de telles restrictions que Kölliker en la criti-

(1) Bischoff, *Traité du développement de l'Homme et des Mammifères*, 1843, p. 128.

(2) Reichert, *Entwicklung's*, p. 186.



quant (1) reconnaît que Reichert ne s'est point compromis d'une façon catégorique à ce sujet.

Quant aux fondements de cette opinion, ils consistent uniquement dans l'observation de la continuité qui existe à une époque reculée entre la cavité de l'allantoïde et les conduits de Wolff. Reichert a vu cette communication chez le Poulet. Bischoff l'a retrouvée chez le Lapin, dès le moment où l'allantoïde a pris nettement la forme vésiculeuse; il l'a vue toute formée, mais il avoue ne pouvoir dire comment elle a pris naissance.

Ces deux théories si faiblement étayées tombent devant le fait observé par Coste (2) et constaté par Bischoff chez l'embryon du Lapin, à savoir que les premiers linéaments de l'allantoïde sont distincts à une époque où il n'existe encore rien de la portion terminale de l'intestin et où le microscope ne permet de découvrir aucune trace des corps de Wolff.

3° L'allantoïde ne peut donc naître de l'un ou l'autre de ces organes, intestin et corps de Wolff, puisque son apparition précède la leur. Il ne reste plus qu'une origine possible, la paroi pelvienne, dont l'allantoïde sortirait par un processus que Remak décrit avec détail de la manière suivante :

Le feuillet moyen du blastoderme se dédouble en deux lames qui se séparent l'une de l'autre à la périphérie du corps de l'embryon. L'une de ces lames, la plus externe, appelée *lame cutanée* du feuillet moyen (*Hautplatte*) va former la couche fibreuse de l'amnios; l'autre, *lame fibro-intestinale* (*Darmfaserblatt*), se continue sur le conduit vitellin et la vésicule ombilicale.

C'est au point où ces lames, accolées jusque-là pour former la paroi pelvienne, commencent à se séparer, que se montre le rudiment allantoïdien. Quoiqu'il apparaisse dans une région où les deux lames sont encore bien rapprochées et dans le voisinage du point où elles se confondent, cependant il est possible de s'assurer que c'est la lame cutanée (*Hautplatte*) qui fournit

(1) A. Kölliker, *Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere*, p. 107. Leipzig, 1861.

(2) Coste, *Embryogénie comparée*, p. 141. Paris, 1837.

à la formation nouvelle. Celle-ci se montre comme un double mamelon plein, dirigé vers l'intérieur de la cavité blastodermique. Tel est le premier état.

Mais bientôt ces deux mamelons se confondent en un bourgeon unique qui contracte des rapports avec la lame fibro-intestinale. C'est à ce moment que le feuillet interne ou glandulaire pousse un diverticulum, un repli aveugle, dans le bourgeon allantoïdien encore solide et plein. La néoformation organique a pris dès lors la forme vésiculeuse et se trouve en communication avec l'intestin. La croissance continue, les parois s'amincissent ; l'allantoïde est définitivement constituée.

Kölliker (1), dans son *Traité du développement*, qui est l'ouvrage le plus complet, quoique déjà un peu ancien, que l'on possède sur la matière, accepte entièrement les conclusions de Remak. Néanmoins, il fait ressortir tout ce qu'il y a de singulier et de remarquable dans cette marche évolutive ; il insiste, en premier lieu, sur la séparation si complète de l'allantoïde d'avec la paroi pelvienne qui lui a donné naissance ; en second lieu, sur l'établissement d'une connexion nouvelle et tout à fait provisoire avec le rectum qui vient creuser le bourgeon solide et lui cède un revêtement épithélial.

C'est là, en effet, un mode embryogénique tout à fait exceptionnel. Si, par exemple, on compare l'allantoïde à la vésicule ombilicale, formations homologues selon les auteurs, puisque l'une et l'autre sont constituées par l'épanouissement de la lame fibro-intestinale du feuillet blastodermique moyen unie au feuillet interne ; on voit que pour aboutir à ce résultat commun les deux organes suivraient un processus bien différent ; direct dans le cas de la vésicule ombilicale, très-détourné, indirect dans le cas de l'allantoïde.

Depuis l'année 1861, où Kölliker acceptait la théorie de Remak comme l'expression de faits sur la réalité desquels on ne saurait élever de doutes, des recherches nouvelles ont été jugées nécessaires. Avant de se rallier définitivement à l'opinion

(1) Kölliker, *op. cit.*, 1861, p. 108.

de Remak, les embryogénistes ont exigé un complément d'informations et de vérifications.

Dobrynin (1) sous la direction de Schenk a porté ses investigations sur les premiers développements du Poulet, qui avait été précisément l'objet des observations de Remak. L'auteur est amené à contredire la théorie régnante sur deux points essentiels : d'abord, au lieu de constituer une masse primitivement solide et pleine, l'allantoïde serait creusée dès le début : elle serait formée par un repli du feuillet intestino-glandulaire, à un moment où celui-ci n'a pas encore affronté ses bords pour clore l'intestin terminal. On ne manquera pas de rapprocher cette manière de voir de celle que Coste (2) a anciennement exprimée, lorsqu'il considérait que « l'allantoïde est un cul-de-sac de la vésicule blastodermique ».

Le second point sur lequel Dobrynin se trouve en désaccord avec Remak, est relatif à la duplicité originelle du rudiment allantoïdien. Dobrynin a vu le repli allantoïdien unique et impair dès le début. Ce repli est d'abord dirigé de bas en haut ; plus tard, lorsque la portion terminale de l'intestin affecte la forme d'un cul-de-sac, le repli se dirige d'avant en arrière et semble, suivant la comparaison de His, une seconde branche du tronc intestinal.

Dans un travail plus récent, Gasser (3) admet également la formation de l'allantoïde aux dépens d'un repli du feuillet intestino-glandulaire. En cela, il se trouve en accord avec Dobrynin et les autres contradicteurs de Remak : mais il s'en sépare en ce qu'il accepte, conformément à ses observations, le fait de la duplicité primitive de l'allantoïde, qu'il a vu apparaître sous l'aspect de deux tubérosités séparées au début, mais bientôt après confondues en un corps impair et médian.

Enfin, un observateur qui appartient à cette même école des

(1) P. V. Dobrynin, *Ueber die erste Anlage der Allantois* (Wiener Acad. Sitzungsber. Juli 1871).

(2) Coste, *Embryogénie comparée*, p. 141.

(3) E. Gasser, *Ueber Entwicklung der Allantois, der Müllerschen Gänge und des Afters*. (Centralblatt, 1874, p. 852. Francfort, 1874).

embryogénistes de Vienne, Olivetti (1), a dans un travail spécial confirmé les assertions de Dobrynin et de Gasser et conclu que l'allantoïde se montre comme une cavité creusée, dès le second jour de l'incubation chez le Poulet.

En résumé, l'explication de Remak a joui d'une faveur universelle parmi les embryogénistes, jusqu'au moment encore tout récent où s'est fait jour un principe général, qui se trouvait contredit par le mode de développement attribué à l'allantoïde. Ce principe embryogénique, cette loi du développement d'abord entrevue par Pander, a été énoncée par His (*Faltenwurf der Keimshcibe*) (2). « Le développement du corps et de chacun » de ses organes a toujours pour origine un repli de la membrane blastodermique ou de ses feuilletts. »

Les recherches dont nous venons de parler aboutissent à la vérification de cette loi, qui, si elle n'a point contribué à les inspirer, fixe au moins leur signification et leur portée.

Nous acceptons ce qu'il y a de commun dans tous ces résultats : c'est-à-dire la formation primitive de l'allantoïde au moyen d'un repli blastodermique. La théorie de Remak, réformée sur ce point, doit être considérée comme l'expression de la vérité dans ses autres parties. Nous figurons (voy. pl. 3) schématiquement, d'après les dessins de Schenk et Dobrynin, et les résultats de nos propres observations, le développement et l'évolution de l'allantoïde dans les premiers temps de la vie fœtale.

### III. — DISPOSITION DE L'ALLANTOÏDE : EN GÉNÉRAL, CHEZ LES RUMINANTS, CHEZ LES AUTRES MAMMIFÈRES.

L'allantoïde une fois formée croît rapidement et fait de très-bonne heure saillie hors du corps de l'embryon. A sa surface externe rampent les artères ombilicales ou allantoïdiennes, divisions de l'aorte descendante qui subsisteront après la nais-

(1) M. Olivetti, *Ein Beitrag zur Kenntniss der Allantoisbildung* (*Wiener medicin. Jahrb.*, 1874, p. 447).

(2) His, *Ueber die Aufgaben und Zielpunkte der Wissenschaftlichen Anatomie*. Leipzig, 1872.

sance à l'état de branches des hypogastriques. Par l'accroissement des lames viscérales, l'ombilic se trouve bientôt constitué; la vésicule offre alors un étranglement qui correspond au rétrécissement ombilical. Elle présente une partie intra-fœtale qui devient ultérieurement la vessie urinaire; une cavité extra-fœtale, l'allantoïde proprement dite, un canal plus ou moins étroit, l'*ouraque*, qui les fait communiquer. Ce canal, dont les limites ne sont pas bien précisées, entre dans la constitution du cordon ombilical. A une époque plus ou moins avancée du développement, il devient imperméable, et, dans les derniers temps de la vie fœtale, il est transformé en un cordon ligamenteux.

L'allantoïde proprement dite suit une évolution morphologique qui est différente chez les différents ordres des Mammifères; et qui doit être étudiée à part pour chacun d'eux. Cette étude a été faite d'une manière trop complète par les embryogénistes pour qu'il soit utile d'y revenir ici. Nous en rappellerons seulement le résultat le plus général. On a expliqué la configuration et l'évolution morphologique de la vésicule allantoïde par la configuration et l'évolution d'un autre organe embryonnaire, le placenta. La forme de l'allantoïde serait déterminée par celle du placenta; ou, pour parler plus exactement, ces deux formes se correspondraient exactement.

Bischoff (1), en 1843, exprimait clairement cette pensée dans le passage suivant :

« Le mode du contact (entre le système vasculaire de la mère » et celui de l'embryon), la forme de la matrice et celle de l'œuf » paraissent être les causes déterminantes de la configuration et » de la durée de cette vésicule. Ce que ce mode de contact offre » de particulier dans l'œuf des Ruminants et des Pachydermes » correspond parfaitement au grand développement de l'allan- » toïde et à sa distension par une plus grande quantité de liquide. » Le même accord peut être démontré chez les Carnassiers, les » Rongeurs, et enfin l'Homme, entre le développement de l'al-

(1) Bischoff, *Traité du développement de l'Homme et des Mammifères*, 1843, p. 501.

» lantoïde et le mode de formation et de développement du  
» placenta. »

M. Milne Edwards (1) avait bien saisi la dépendance morphologique de ces deux organes embryonnaires, l'allantoïde et le placenta, comme cela apparaît dans le mémoire où l'éminent naturaliste appliquait, l'un des premiers, la notion embryogénique à la classification.

La liaison des deux organes, implicitement ou explicitement reconnue depuis par tous les auteurs, pourrait être exprimée par la formule suivante : « L'allantoïde est un sac membraneux, en forme de cône, dont le sommet est à l'ombilic fœtal, et qui a pour base l'aire du placenta. »

Cette conception, universellement admise pendant longtemps, ne saurait cependant être érigée en loi absolue. Elle est sujette à des exceptions. L'allantoïde de l'Éléphant, pour ne prendre qu'un exemple, s'étend au delà des limites restreintes du placenta : elle tapisse le chorion bien en dehors de la bande ou zone placentaire. Lorsque l'on cherche à définir le placenta histologiquement on le voit souvent s'étendre et se continuer, comme cela a lieu chez les Rongeurs, au delà de ses limites apparentes, et ne plus correspondre à la base de l'allantoïde. La dépendance morphologique de l'allantoïde et du placenta a donc seulement la valeur d'une loi de tendance, d'une loi limite, sans rigueur absolue.

Le placenta ne correspond pas uniquement à la base de l'allantoïde, et, dans quelques cas (Rongeurs), il semble qu'on doive admettre l'existence d'un placenta ombilical à côté du placenta allantoïdien. Outre la forme de l'allantoïde, qui est la condition principale, des conditions d'importance secondaire exercent aussi leur influence sur la forme du placenta. « La » forme du placenta, dit H. Hollard (1), est une résultante, » et trois facteurs concourent à la déterminer : le chorion, l'allantoïde et la muqueuse utérine. Le chorion fournit ce qu'on » peut appeler la matière première du placenta fœtal, les villosités

(1) Milne Edwards, *Considérations sur quelques principes relatifs à la classification naturelle des Animaux* (Ann. des sc. nat., 3<sup>e</sup> série, Zool., 1844, t. I).

» sités ; la seconde donne les vaisseaux qui complètent l'orga-  
 » nisation de celles-ci, font des villosités les éléments d'un  
 » placenta et relie ces éléments entre eux ; enfin, l'utérus  
 » fournit à ces derniers non pas seulement une surface d'attache,  
 » mais un placenta maternel. »

Les vues exprimées dans ce passage ont été suggérées aux zoologistes par quelques difficultés résultant de l'application des caractères tirés du placenta à la classification des Mammifères. Nous ne faisons que rappeler, par exemple, les inconvénients d'un rapprochement entre les Ruminants et les Édentés, entre le Daman et les Carnivores, et la position intermédiaire entre les Carnivores et les Pachydermes que la forme du placenta assigne à l'Éléphant, qui s'écarte par ses autres caractères de l'un et de l'autre groupe. Quelques-unes de ces difficultés disparaîtraient, d'ailleurs, si l'on substituait à la considération des formes placentaires la considération des formes allantoïdiennes, qui ne sont pas équivalentes.

Nos observations nous conduisent à nier la théorie régnante qui fait intervenir une membrane allantoïdienne dans la constitution du chorion. L'allantoïde, comme nous le verrons, fournit seulement à l'enveloppe de l'œuf des vaisseaux sans support membraneux continu ; ceux-ci, par un développement centrifuge que nous décrirons plus loin, s'étendent à des régions de l'enveloppe de l'œuf qui ne sont pas et n'ont jamais été en rapport direct avec l'allantoïde. Cette indépendance, existant dans une certaine mesure entre l'allantoïde et ce que l'on appelait la couche des vaisseaux allantoïdiens, explique les écarts entre la forme du placenta et celle même de l'allantoïde. Elle explique qu'une même forme placentaire puisse changer de signification, et que, par exemple, un placenta zonaire représentant toute l'allantoïde, comme c'est le cas chez les Carnivores, se distingue d'un autre placenta zonaire qui, tel que celui de l'Éléphant, n'occupe qu'une partie de la surface correspondant à l'allantoïde (2).

(1) H. Hollard, *Recherches sur le placenta des Rongeurs* (Ann. des sc. nat., 4<sup>e</sup> série, 1863, t. XIX, p. 225).

(2) H. Hollard, *loc. cit.*

*Allantoïde chez le Mouton.* — Vers le quinzième jour après la fécondation, on commence à apercevoir dans l'œuf le premier rudiment de l'embryon. L'œuf est composé, à cette époque, de la membrane vitelline et de la membrane blastodermique; il occupe toute la cavité de l'utérus, aussi bien de la corne où il s'est arrêté primitivement que de l'autre corne utérine qu'il a ensuite envahie. En un point de la membrane blastodermique apparaît, sous forme d'un nuage ou d'une tache circulaire, le rudiment embryonnaire. Ce point, selon la très-juste remarque de Coste à laquelle nous n'avons pas trouvé d'exception, correspond à la *ligne vasculaire* ou *mésométrique* de la matrice.

C'est après seize jours et quinze heures, alors que l'embryon a une longueur de 5 millimètres, que la vésicule allantoïde se laisse apercevoir distinctement. Au dix-septième jour, la vésicule a pris l'aspect d'un sac allongé, bicorné, disposé transversalement par rapport à l'axe de l'embryon. Coste (1), dont nous n'avons pu que vérifier la très-exacte description, la compare, pour donner une idée de sa forme, à une ancre de navire enfoncée par sa tige dans l'ombilic embryonnaire. Cette tige, creusée en entonnoir, forme ce que nous avons appelé l'*infundibulum* de l'allantoïde, auquel fait suite le conduit de l'ouraque. Au dix-huitième jour, l'ancre allantoïdienne a pivoté sur sa tige : la ligne des bras, d'abord perpendiculaire à l'axe de la corne utérine, lui devient parallèle; le bord concave est en rapport avec le bord externe ou mésométrique de la matrice. A partir de ce moment, la forme ni la disposition de l'organe n'éprouvent plus de changement; seules, les dimensions varieront et iront en s'accroissant très-rapidement.

A la fin de la troisième semaine, l'embryon a une longueur d'environ 8 millimètres; la membrane amniotique est très-rapprochée du corps embryonnaire; la cavité de l'amnios renferme une très-faible quantité de liquide. La petite masse formée par l'embryon coiffé de l'amnios se trouve interposée entre la membrane extérieure de l'œuf, ou membrane vitelline, et l'allan-

(1) Coste, *Embryogénie comparée. Ovologie de la Brebis*, p. 436.



toïde; elle sépare donc dans une étendue restreinte ces deux membranes qui, sur tous les autres points, sont contiguës.

Dans le courant de la quatrième semaine (1) (longueur du fœtus, 8 à 22 millimètres), l'allantoïde a envahi toute la cavité de l'œuf et doublé la membrane extérieure dans tous les points, sauf dans la région amniotique.

C'est à ce moment que Coste décrit une disposition qui ne paraît pas avoir de réalité. « Vers le vingt-cinquième ou vingt-sixième jour, dit-il, on voit cette double voûte (que l'embryon se creuse dans l'allantoïde) se fermer derrière l'embryon comme une bourse, en un point que M. Dutrochet a désigné sous le nom de *point de conjonction*. Ainsi, l'embryon de la Brehis se trouve recouvert par son allantoïde, comme nous verrons que celui du Lapin l'est par sa vésicule ombilicale. »

Cette description ne correspond à aucun fait; elle est en contradiction avec l'observation directe; elle entraînerait, en second lieu, cette conséquence que l'amnios devrait avoir sur sa face externe le même revêtement que l'allantoïde possède à sa face interne, ce qui n'est pas vrai. La disposition décrite par Dutrochet et par Coste a été acceptée seulement à cause de son accord avec une conception théorique de la formation du chorion, dont nous aurons plus loin à démontrer l'inexactitude.

Nous avons observé précisément plusieurs de ces fœtus, dont la longueur varie entre 1 et 2 centimètres. En opérant avec les précautions convenables, l'embryon étant immergé dans le liquide allantoïdien provenant d'un fœtus plus avancé, on peut arriver à faire passer de l'air dans la poche allantoïdienne. Ce procédé d'insufflation permet de connaître la forme et les limites de l'allantoïde. En chassant l'air légèrement par la pression d'un pinceau dans les parties voisines de la région amniotique, on n'aperçoit ni le *point de conjonction* de Dutrochet, ni rien qui ressemble à un *ombilic allantoïdien*. La membrane a dès lors la forme qu'elle conservera pendant toute

(1) A partir de ce moment nous avons apprécié l'âge du fœtus par sa longueur, en acceptant les données du tableau de Gurlt, reproduit dans l'ouvrage de Colin, *Traité de physiologie comparée des animaux*, 1873.

la durée de la vie embryonnaire : sa disposition ne varie pas, et, dans la région qui correspond au corps de l'embryon, l'amnios est directement accolé au chorion, sans interposition d'un double feuillet allantoidien, comme l'exigerait la description précédente. Il n'y a pas, en un mot, contrairement aux propres paroles de Coste (1), « de feuillet allantoidien qui reste libre pour envelopper l'embryon en se réfléchissant sur lui de toute part ».

La question des rapports de l'allantoïde avec le chorion, en particulier à l'extrémité des cornes, sera examinée en détail un peu plus loin et nous fournira l'occasion de faire connaître la nature de l'accolement qui se produit entre ces membranes. Disons, dès à présent, que la séparation en devient de plus en plus facile, et qu'elle ne présente plus aucune espèce de difficulté à partir de la cinquième semaine, lorsque le fœtus a une longueur de 2 à 3 centimètres, à la condition toutefois que l'on ait insufflé la cavité allantoidienne après en avoir fait écouler le contenu. On peut, en détruisant les tractus d'un tissu conjonctif muqueux, isoler l'allantoïde de l'amnios comme on l'a isolée du chorion.

*Allantoïde chez le Porc.* — La disposition générale et la forme de l'allantoïde sont les mêmes que chez les Ruminants ; la seule particularité que nous ayons à signaler est relative aux rapports qu'affectent les membranes allantoidiennes chez les fœtus d'une même portée. La gestation gémellaire est fréquente chez la Brebis ; dans ce cas, les deux allantoïdes se rencontrent, s'adosent d'une manière plus ou moins complète, mais cette union n'altère pas la structure de la membrane, ni son aspect. Le développement de chaque sac est seulement moins considérable du côté où se fait la rencontre, c'est-à-dire vers le point de jonction des deux branches de l'utérus ; la corne allantoidienne ne présente alors ni le collet rétréci, ni la forme effilée, qui lui sont habituels.

Chez la Truie, l'utérus gravide loge toujours plusieurs fœtus :

(1) Coste, *op. cit.*, p. 443.

il n'est pas rare d'en trouver huit dans chaque corne utérine. L'allantoïde, gênée dans son développement, affecte alors une disposition irrégulière à ses extrémités : de chaque côté elle se met en rapport avec l'allantoïde du fœtus voisin. Le contact a lieu, non par la partie la plus externe et la plus atténuée du sac, mais par une région dont la position n'ayant rien de constant ne saurait être prévue. Dans ce point, la poche allantoïdienne présente un diverticule en doigt de gant, une sorte d'appendice cæcal, entièrement comparable au cul-de-sac par lequel se termine l'allantoïde des Ruminants.

A ce diverticule correspond précisément un diverticule pareil de l'allantoïde voisine. Les deux sacs s'accolent : dans ce conflit, l'un d'eux refoule l'autre, le retourne comme un doigt de gant, et s'y invagine. Les membranes, ainsi enchevêtrées, forment une sorte de cordon membraneux, flétri et mortifié, qui relie chaque fœtus au suivant. La simple insufflation suffit à détruire l'invagination et à révéler la nature de la disposition anatomique que nous venons de décrire. A côté de ce cul-de-sac principal on en trouve souvent un autre, moins développé, quelquefois même tout à fait rudimentaire ; c'est un îlot de la surface externe de l'œuf où le chorion et les vaisseaux ombilicaux se sont atrophiés, et qui se trouve par là ramené à la même structure que le diverticule principal et que la corne allantoïdienne des Ruminants.

La zone de l'utérus qui entoure le cordon de communication se distingue, par son aspect, des zones qui sont en rapport avec les parties vivantes et vascularisées de l'œuf : les glandes muqueuses utérines y sont développées et sécrètent un mucus abondant qui enrobe le cordon.

*Allantoïde chez le Lapin.* — Cuvier (1), Baër et Coste ont été les premiers à reconnaître l'existence de l'allantoïde chez les Rongeurs, et spécialement chez le Lapin ; seulement Cuvier a pensé que son développement s'arrêtait de très-bonne heure et qu'elle ne dépassait que de très-peu le niveau de l'ombilic.

(1) Cuvier, *Mémoires du Muséum*, vol. III.

Coste (1) en a examiné avec soin l'évolution : les détails qu'il a donnés ont été confirmés par Bischoff (2).

Vers la fin du huitième jour de la gestation, ou au commencement du neuvième, selon la description de Coste, on voit apparaître, vers l'extrémité caudale de l'embryon, un renflement pédiculé, d'un volume très-restreint, couvert d'un lacis vasculaire. Quelques heures après son apparition, l'allantoïde se dévie vers le côté droit de l'embryon ; l'extrémité se dirige vers la membrane vitelline et se met en rapport avec elle dans la région qui correspond à la ligne mésométrique : la place du contact est indiquée antérieurement au moment où il a lieu par la disposition particulière qu'affectent les villosités. Le placenta occupera précisément le disque qu'elles dessinent d'avance.

Le fond du sac allantoïdien s'étend au-dessous du placenta composé de deux ou trois lobes ou cotylédons, quelquefois davantage. Vers la fin de la gestation, c'est-à-dire vers le trentième jour, on peut encore apercevoir la membrane allantoïdienne parfaitement isolée, étendue comme un pont dans l'intervalle des lobes placentaires. C'est-là qu'il la faut étudier, ou bien encore à son point de réflexion. Partout ailleurs son isolement est difficile ou impossible : dans la portion pédiculée les vaisseaux ombilicaux dépriment sa surface, s'en enveloppent plus ou moins complètement de manière à former des espèces de replis mésentériques. La poche allantoïdienne forme à ce moment une sorte de cavité virtuelle qui ne contient point de liquide.

Chez le Cobaye la disposition de l'allantoïde est la même que chez le Lapin.

#### IV. — STRUCTURE DE L'ALLANTOÏDE EN GÉNÉRAL.

*Historique.* — La structure de l'allantoïde a été plutôt déduite de considérations théoriques que fondée sur des observations directes. Suivant l'origine que les auteurs lui attribuaient, ils imaginaient une composition appropriée.

(1) Coste, *Embryogénie comparée ; Ovologie du Lapin*, p. 469.

(2) Bischoff, *Histoire du développement de l'œuf du Lapin*, p. 684.

Baër, faisant naître l'allantoïde de l'intestin, ne pouvait pas imaginer que cet organe se formât aux dépens du canal intestinal d'autre façon que les organes de même origine, comme le foie et les poumons (1).

Il a donc attribué à la membrane allantoïde la même constitution histologique qu'à la paroi intestinale. Selon lui, elle possède « deux feuilletts : l'un externe, vasculaire ; l'autre interne, » dépourvu de vaisseaux ; celui-là est la continuation du feuillet » vasculaire de la vésicule blastodermique ; celui-ci du feuillet » végétatif ou muqueux de cette vésicule ». Bischoff (2) a essayé de donner une consécration expérimentale à cette supposition purement théorique de Baër. « Je fus longtemps, dit-il, sans » pouvoir distinguer les deux feuilletts l'un de l'autre ; mais j'ai » fini par me convaincre, sur un très-petit fœtus de Vache, que » la portion de l'allantoïde qui ne s'unit pas avec le chorion » offre réellement deux feuilletts, dont l'externe porte les vais- » seaux.

» Dès que l'application au chorion a eu lieu, et pendant » qu'elle s'effectue, ce feuillet disparaît, et l'on ne peut plus le » séparer du chorion qui, par là (chez les pachydermes), devient » très-riche en vaisseaux et s'épaissit notablement. » Mais nous verrons qu'il n'y a point de feuillet vasculaire proprement dit venant s'appliquer au chorion ; d'autre part, le feuillet muqueux de l'allantoïde, prétendue continuation du feuillet interne du blastoderme, s'en distingue par ses caractères morphologiques ; il existe, en un mot, une différence importante et originelle entre la structure du revêtement intestinal et celle du revêtement allantoïdien.

C'est également d'après l'idée qu'il se formait du développement de l'allantoïde aux dépens de la membrane blastodermique tout entière que Coste a décrit trois couches à l'allantoïde : une couche externe en continuité avec la peau de l'embryon ; une couche interne en continuité avec la couche intestinale, et enfin, une couche vasculaire intermédiaire aux deux précédentes.

(1) Kölliker, *Entwicklungsgeschichte*, p. 107.

(2) Bischoff, *op. cit.*, p. 131.

Nous verrons ce qu'il faut penser de cette histologie à priori.

Plus récemment la structure de l'allantoïde a donné lieu à des travaux particuliers. Cependant les études histologiques, par exemple celles de de Gasser et de Dobrynin, ont été faites surtout chez le Poulet, et ordinairement bornées aux premières phases du développement.

Comme on vient de le voir par l'examen critique des opinions émises au sujet de l'allantoïde, on s'est peu préoccupé jusqu'à présent de sa structure. Les investigations des histologistes, si minutieuses à propos de tous les autres organes de l'adulte ou même de l'embryon, ont négligé ce terrain. Nous avons essayé de combler cette lacune. Nous avons employé à l'étude de l'allantoïde les méthodes nouvelles dont l'application a eu pour résultat de modifier si profondément les opinions des histologistes sur quelques tissus, en particulier sur les membranes. Un travail de ce genre était devenu nécessaire; il permettra plus tard à la physiologie d'aborder fructueusement le problème de la vie fœtale. De ce travail nous avons essayé de déduire ce qu'il est convenu d'appeler la *signification* de l'organe, c'est-à-dire d'indiquer le rang et la formule qui lui conviennent parmi les membranes telles qu'on les classe actuellement.

Nous prendrons pour base de notre description l'allantoïde des Ruminants (Mouton, Veau), en lui comparant, quand il y aura lieu, l'allantoïde des autres Mammifères. Nous ferons ressortir les conséquences de ces études au point de vue des théories du développement, du rôle physiologique des organes et des principes de l'histologie générale.

Pour faciliter la compréhension des résultats auxquels nous sommes parvenus, nous les exposerons dans un ordre méthodique, de la manière suivante. Nous décrirons :

1° La *face interne* de la membrane, ou face libre, baignée par le liquide allantoïdien.

2° La *face externe*, en rapport avec le chorion, qui se moule sur elle dans une grande partie de son étendue, en rapport

aussi avec l'amnios, qui lui est adossé, et qui la sépare du chorion.

A propos de la face externe de l'allantoïde et de ses rapports avec les organes voisins, nous examinerons le tissu conjonctif par le moyen duquel s'établissent ces rapports.

3° Les *pôles de l'allantoïde*, ou extrémités par lesquelles la vésicule se termine dans les cornes utérines.

4° Le *pédicule de l'allantoïde* : ses connexions avec l'ouraqué et la vessie urinaire.

1° Surface interne ou libre du sac allantoïdien.

*Aspect général.* — L'allantoïde ouverte et développée se présente sous l'aspect d'une membrane parfaitement lisse. Cette surface rappelle tout à fait, à la vue et au toucher, le poli des séreuses; elle est partout continue, et sans orifice apparent, sauf celui qui fait suite à l'infundibulum et conduit dans la cavité vésicale de l'embryon : elle est humectée par le liquide allantoïdien.

Le poli de cette surface interne est dû à un épithélium. Pour en prendre une bonne idée, on doit employer la méthode de l'imprégnation d'argent.

*Méthode d'observation.* — On insuffle le sac allantoïdien par l'une des cornes. Lorsqu'il est distendu il devient extrêmement facile à séparer du chorion qui le revêt. On peut alors introduire dans la portion du sac que l'on veut étudier et que l'on comprend entre deux ligatures, la solution de nitrate d'argent à  $\frac{1}{300}$ . Il est préférable, cependant, d'inciser immédiatement l'allantoïde, puis d'étaler et de tendre sur l'ouverture d'un vase ou d'une capsule la partie que l'on veut soumettre à l'examen. On lave rapidement à l'eau distillée pour enlever les éléments du liquide allantoïdien déposés à la surface, après quoi on laisse tomber goutte à goutte, au moyen d'une pipette, le réactif argentique. On expose la membrane pendant quelques secondes à la lumière directe. On lave de nouveau à l'eau distillée pour enlever l'excès du réactif.

La membrane ainsi traitée est prête pour l'examen; cepen-

dant, si l'on veut rendre plus visibles les noyaux des cellules de l'épithélium, on portera la membrane dans la solution d'hématoxyline : on l'y laissera séjourner un temps variable de quelques minutes à une heure ; on la soumettra à un nouveau lavage ; on l'étalera sur la plaque de verre ; on l'examinera alors dans la glycérine. Dans le cas où l'on voudrait avoir une préparation plus facile à conserver, on plongera dans l'alcool dilué, puis absolu, et enfin dans l'essence de térébenthine bien rectifiée, la préparation sortant de l'hématoxyline : on l'étalera sur la plaque et on la couvrira avec le baume du Canada, sur lequel on déposera la lame de verre mince.

Si nous décrivons ce procédé, qui est d'un usage courant dans les laboratoires d'histologie, c'est pour éviter le reproche adressé aux zoologistes de ne pas indiquer les moyens qui leur ont servi à apercevoir les faits qu'ils ont découverts, et par là d'en rendre la vérification plus laborieuse.

*Forme.* — Préparée comme nous l'avons dit, la membrane allantoïdienne laisse voir un élégant et fin réseau de lignes noires qui établissent la limite des cellules épithéliales. Cet épithélium est à une seule couche ; on s'en assure facilement en faisant varier le plan focal. La forme de ces cellules diffère beaucoup de l'une à l'autre : leurs lignes de séparation sont presque toujours droites ; elles représentent un dallage formé de polygones ayant, suivant les cas, quatre, six ou huit côtés.

*Étendue.* — De même que leur forme, l'étendue de ces cellules est très-variable ; il est fréquent d'en rencontrer de contiguës dont les surfaces sont dans le rapport de un à trois, quatre, et même davantage.

*Disposition.* — Quant à la disposition de ces éléments les uns par rapport aux autres, elle ne paraît avoir rien de régulier. Elle peut cependant suggérer deux remarques qui ont leur importance. On voit, de place en place, des cellules disposées avec ordre autour d'un point central d'où elles semblent rayonner : au centre du cercle il y a, d'autres fois, une lacune ou une plaque noirâtre, ou enfin une cellule plus petite. Ces figures rayonnées nous paraissent se rapporter à ce que les auteurs ont



décrit sous le nom de *stomates* ou de *pores* des séreuses, et qu'ils considèrent comme mettant en communication transitoire ou permanente les cavités séreuses avec le système lymphatique. Ici, autour de l'allantoïde, les vaisseaux lymphatiques font défaut : la communication, si elle existe, ne peut donc se faire qu'avec le tissu conjonctif qui double la face externe du sac allantoïdien. En étudiant plus loin ce tissu conjonctif, nous verrons qu'il renferme un très-grand nombre d'éléments semblables aux cellules lymphatiques, c'est-à-dire de *cellules migratrices*. Il nous sera permis de signaler incidemment l'accord de ces observations avec la théorie nouvelle qui affirme l'identité du tissu séreux avec le tissu conjonctif.

*Noyaux.* — La seconde remarque relative à la disposition du revêtement épithélial, c'est que, de place en place, une grande cellule allongée apparaît entourée d'éléments plus petits dans leurs dimensions et plus réguliers dans leur forme. Les préparations colorées montrent, à l'intérieur de l'élément ainsi agrandi, deux et souvent trois noyaux. Ceux-ci offrent assez fréquemment des formes étranglées qui indiquent une division en train de s'effectuer.

Quant aux autres éléments de l'épithélium, ils possèdent ordinairement un ou deux noyaux.

*Évolution.* — On sait que la durée de la gestation chez la Brebis est de vingt et une semaines, c'est-à-dire de cinq mois, à deux ou trois jours près. Au point de vue du développement du fœtus cette durée a été partagée en (1) sept périodes : la première comprend les deux premières semaines (fœtus plus petit que 2<sup>mm</sup>, 2) ; la seconde comprend les troisième et quatrième (fœtus plus petit que 10 millim.) ; la troisième comprend la cinquième et la sixième semaines ; la quatrième correspond aux septième et huitième semaines (fœtus < 94 millim.) ; la cinquième correspond aux neuvième, dixième et onzième (fœtus < 162 millim.) ; la sixième comprend les douzième, treizième, quatorzième, quinzième, seizième, dix-septième et dix-huitième

(1) Gurlt, voy. F. Leyh, *Anatomie des animaux domestiques*, p. 566. Paris, 1870.

semaines (fœtus < 325 millim.); la septième comprend les trois dernières semaines de la gestation, dix-neuvième, vingtième et vingt et unième (fœtus < 490 millim.).

Les caractères que nous venons d'indiquer se constatent nettement chez l'embryon du Mouton à partir de la cinquième période. Chez les sujets plus jeunes les éléments cellulaires sont moins aplatis; ils ne présentent pas aussi distinctement la forme typique de l'endothélium. En second lieu, ces éléments prennent, sous l'action du sérum iodé, une coloration d'un brun assez foncé. L'interprétation de ces faits sera donnée quand nous aurons exposé les particularités relatives aux Porcins.

*Pachydermes.* — Chez le Porc, la réduction du sel d'argent est moins accusée que dans les préparations de l'allantoïde des Ruminants (Agneau et Veau). Cependant les limites des cellules sont encore bien marquées et formées de lignes droites. Ces cellules sont beaucoup plus petites que chez les Ruminants; elles possèdent un noyau non nucléolé, rarement deux; elles ont une épaisseur appréciable, ce dont on peut s'assurer en les examinant à plat avec un objectif à plan focal bien délimité que l'on relève et que l'on abaisse successivement, ou mieux encore en soumettant à l'étude des coupes de la membrane. Pour préparer ces coupes on plonge une portion de la membrane fraîchement séparée dans le liquide de Müller, après avoir eu la précaution de la tendre sur un cadre de liège; après un ou deux jours de macération, on la retire pour la placer dans une solution épaisse de gomme, après quoi on la laisse séjourner dans l'alcool. En comprenant la membrane ainsi préparée entre deux demi-cylindres de moelle de sureau on peut en faire des coupes qui se prêtent à l'examen microscopique.

On voit alors que le revêtement cellulaire a une épaisseur sensible et s'éloigne conséquemment du type des cellules plates proprement dites. Les éléments de ce revêtement renferment un protoplasma abondant qui remplit la cellule.

Le contenu de ces cellules offre une autre particularité. On y rencontre, d'une manière régulière et constante, tantôt une

seule, tantôt deux granulations arrondies et brillantes : leur dimension est de 1 à 2  $\mu$ . Elles ne font jamais défaut. Leur nature nous est restée inconnue, car elles résistent à tous les réactifs qui auraient pu nous renseigner à cet égard ; en effet, elles ne se colorent point par le carmin et ne se détruisent point par l'acide acétique, à la façon du protoplasma nucléaire (nucléine ?) ; elles ne se colorent point par le bleu de quinoléine, à la façon des graisses ; elles ne brunissent point par l'iode, comme le fait la matière glycogène.

Lorsque l'on traite la membrane allantoïde du Porc par le sérum fortement iodé, elle prend une teinte d'un rouge vineux faible qui passe, au bout d'un instant, au brun acajou. Examinée après ce traitement, elle montre les cellules colorées en brun dans toute leur étendue, sauf le noyau et la granulation réfractaire dont nous venons de parler. Elles sont séparées les unes des autres par des lignes marginales incolores correspondant probablement à une membrane cellulaire.

La conclusion de ces observations, c'est que le revêtement cellulaire de l'allantoïde du Porc offre à tous les âges de la vie fœtale les caractères que les Ruminants présentent seulement au début. Il est constitué par un épithélium aplati à une seule couche. Chez le Porc, plus encore que chez le Veau et le Mouton, ce revêtement reste longtemps composé d'éléments jeunes, assez riches en protoplasma ; il n'acquiert que vers la fin de la gestation les caractères morphologiques de l'endothélium proprement dit. Peut-on voir un rapport entre la jeunesse persistante de ces éléments chez le fœtus du Porc et la rapidité du développement de cet animal ? La durée de la gestation est de 70 jours ; elle est terminée à une époque où le fœtus du Mouton a encore à parcourir la moitié de son évolution, et le fœtus de la Vache les trois quarts de la sienne. Ce serait là une explication purement *finaliste*, c'est-à-dire sans lien immédiat avec le fait auquel elle s'applique.

*Comparaison du revêtement allantoïdien avec le revêtement amniotique.* — Au sujet du revêtement cellulaire de l'allantoïde nous ferons encore deux remarques : l'une sur la réaction qu'il

présente avec le réactif iodé; l'autre sur la signification embryogénique donnée au mot endothélium.

Cl. Bernard (1) a découvert la nature et donné la signification des plaques et villosités que l'on observe à la surface interne de l'amnios chez les Ruminants. Ces plaques sont formées par des cellules glycogéniques : elles brunissent et noircissent même complètement par le réactif iodé.

Chez le Mouton, au début du développement, l'épithélium allantoïdien se colore également dans toutes ses cellules. L'épithélium amniotique, au contraire, ne se colore point, sauf dans les villosités ou plaques. Ces productions sont formées de cellules différentes de celles qui les avoisinent; on voit à leur base une couronne nette de cellules glycogéniques qui deviennent absolument noires sous l'action du réactif, tandis que la bordure de cellules endothéliales contiguës reste absolument incolore. Ainsi le revêtement amniotique proprement dit ne se colore pas et n'est pas glycogénique; L'endothélium allantoïdien se colore; c'est là une différence qui doit être signalée au point de vue de la comparaison entre l'amnios et l'allantoïde.

Chez le Pore, la différence est encore plus frappante, car l'amnios ne présente aucune espèce de production glycogénique ou brunissant par l'iode, tandis que ce caractère est net pour l'allantoïde. En l'absence d'autre contrôle, la coloration par l'iode ne nous permet pas à elle seule d'affirmer la présence du glycogène dans l'allantoïde. Il est seulement vraisemblable que cette substance existe à l'état diffus dans les cellules. Si la question était résolue positivement elle apporterait une bien curieuse confirmation à la loi établie par Cl. Bernard, et qui lie le dépôt de matière glycogène dans les annexes de l'embryon à la distribution des vaisseaux allantoïdiens. Quoi qu'il en soit, nous présentons ce caractère comme un moyen microchimique qui permettrait à la rigueur, à l'histologiste, de se reconnaître au milieu des débris des enveloppes fœtales.

(1) Cl. Bernard, *Comptes rendus de l'Académie des sciences*.

On sait que His, Rindfleisch et Thiersch ont établi une distinction profonde entre tous les épithéliums d'une part, et, d'autre part, la variété lamellaire à une seule couche, appelée *endothélium*, qui tapisse les séreuses et les vaisseaux.

His (1) classe les épithéliums proprement dits (cylindrique, à cils vibratils, pavimenteux..., etc.) dans la même catégorie que les tissus nerveux et musculaire, sous le nom de *tissus archiblastiques* ou primitifs. Les endothéliums forment, avec les tissus conjonctifs, un groupe tout à fait distinct : les *tissus parablastiques* ou accessoires.

Si l'on adopte les vues de His on devra conclure que le revêtement allantoïdien a son origine dans le parablaste, ou, ce qui revient au même, dans le feuillet moyen du blastoderme. La question de l'origine de l'allantoïde, qui a soulevé tant de controverses, serait ainsi résolue.

Mais la loi de His, qui assimile les endothéliums aux tissus conjonctifs et les fait provenir de la même origine, subit des exceptions. Ranvier (2) a fait remarquer que tous les épithéliums nés du feuillet moyen ne sont pas toujours réduits à une seule couche ; exemple : l'épithélium stratifié des franges synoviales. D'autre part, il y aurait peut-être un endothélium, celui des alvéoles pulmonaires, qui ne proviendrait pas du feuillet moyen ; il est probable, en effet, mais non certain, que cet endothélium provient du feuillet interne. Robin (3) oppose d'autres arguments : il contredit tout rapport de filiation entre les tissus conjonctifs et le revêtement des cavités closes, et rejette le nom d'endothélium. Quoi qu'il en soit, si le principe de His ne peut prétendre au caractère absolu d'une loi, on ne peut nier qu'il ne soit l'expression la plus générale des faits. Il fournit, sinon une certitude, au moins une forte présomption relativement à l'origine blastodermique des revêtements endothéliaux. Pour ce qui concerne l'allantoïde, cette présomption prend d'autant

(1) W. His, *Unsere Körperform...*, in-8°. Leipzig, 1875.

(2) Ranvier, *Dictionnaire de médecine et de chirurgie pratiques*, art. ÉPITHÉLIUM.

(3) Robin, *Anatomie et physiologie cellulaires*, 1873, p. 301.

plus de valeur qu'elle est corroborée par beaucoup d'autres considérations. Laissant de côté la question de l'origine, nous définirons, à la suite de Ranvier, l'endothélium par ses caractères morphologiques. Cellules plates formant une seule couche, tandis que les épithéliums sont formés de couches superposées : ces cellules ne sont pas séparables les unes des autres ; leur ensemble forme une plaque dont les subdivisions sont marquées par une ligne sans épaisseur sensible (ciment intercellulaire). Dans les épithéliums proprement dits, les cellules sont épaisses, séparables, écartées par une bande marginale appréciable. Le réactif argentique se fixe sur le ciment et non sur la cellule : dans les épithéliums il colore tout l'élément. Le liquide de Müller colore difficilement ou pas du tout l'endothélium, tandis qu'il colore les épithéliums. Les endothéliums ne paraissent pas soumis à la mue, à la rénovation continuelle des épithéliums. Ils laissent transsuder le sérum sanguin, la sérine, tandis que l'on ne trouve pas d'albumine dans les cavités épithéliales. Des glandes viennent s'ouvrir sur toutes les surfaces épithéliales, jamais sur les endothéliums.

C'est en nous fondant sur cet ensemble de caractères que nous apprécions la signification du revêtement allantoidien.

En résumé, et comme conclusion des observations précédentes, nous dirons que : *Le revêtement cellulaire de la face interne de l'allantoïde possède tous les caractères de l'épithélium plat à une seule couche, dit endothélium, tel qu'on le rencontre sur la surface libre des membranes séreuses.*

2° Surface externe de l'allantoïde ; couche externe ou vasculaire des auteurs.

*Difficultés de la délimitation.* — Chez les Ruminants, la surface externe de l'allantoïde, bien différente en cela de la surface interne, n'est nulle part limitée nettement : elle adhère au chorion qui la recouvre sur la plus grande partie de son étendue, et à l'amnios qui contracte des rapports avec elle dans les autres points. Ces adhérences sont si faibles que le moindre effort peut les rompre. Il faut, pour cela, faire écouler le liquide allantoidien par une ouverture pratiquée au niveau des cornes, et

distendre, par une insufflation assez forte, le sac membraneux ainsi vidé. On décolle alors, par de légères tractions, la lame choriale; on la sépare, et au-dessous d'elle apparaît la surface externe de l'allantoïde.

Cette délimitation, on le voit, est le résultat d'un artifice de dissection : elle est purement anatomique, dans le sens anciennement attribué à ce mot; elle n'est point histologique. Une membrane est bien limitée histologiquement lorsqu'elle présente un revêtement cellulaire continu. Ici il n'y a point de revêtement cellulaire. Au moment où l'on exécute la séparation de l'allantoïde d'avec le chorion et l'amnios on voit des lames et des cloisons obliquement étendues entre ces organes. Les lames en question (pl. 4, fig. 3) qui apparaissent à l'œil nu comme de véritables brides membraneuses n'ont qu'une existence illusoire et résultent simplement du mode de dissection. Étant donnée dans un point quelconque de l'organisme une masse de tissu conjonctif muqueux, on peut, en la distendant avec des pinces, lui faire prendre de mille manières l'aspect membraniforme. C'est précisément le cas ici. La direction de ces cloisons artificielles est déterminée par le trajet des vaisseaux ombilicaux qui sillonnent la gangue conjonctive interposée entre les anneaux de l'embryon. Deux troncs principaux (artère et veine ombilicale) s'étendent du pédicule à l'extrémité de chaque corne de l'allantoïde en suivant son bord concave ou mésométrique. Ces vaisseaux principaux et leurs branches rampent dans le tissu conjonctif muqueux dont nous parlons, et dirigent leurs terminaisons vers la face profonde du chorion.

Chez les Ruminants, auxquels cette description s'applique plus particulièrement, un certain nombre de branches vasculaires, comprises d'abord dans le tissu muqueux interposé à l'allantoïde et à l'amnios font corps, après un court trajet, avec cette dernière membrane, s'y ramifient et s'y terminent.

*Méthode d'examen.* — Lorsqu'on veut étudier ce tissu conjonctif, et qu'on détache dans une région quelconque des annexes un lambeau comprenant les deux membranes, si l'on suspend ce lambeau par une de ses extrémités on voit le tissu

interposé glisser en totalité et se rassembler à l'autre extrémité sous forme d'une boule d'une transparence parfaite ayant la consistance de la gelée. L'aspect de cette masse rappelle, avec la plus grande exactitude, l'humeur vitrée de l'œil. Elle est d'autant plus abondante que le fœtus est plus jeune.

*Éléments du tissu.* — On excise une portion de cette gelée qui, recueillie sur une lame de verre, s'y laisse tendre et étaler facilement. On l'examine après l'avoir colorée avec le micro-carminé d'ammoniaque ou avec le réactif iodé. Le tissu se montre alors composé de fibres déliées, réunies en faisceaux entrecroisés et des éléments cellulaires du tissu conjonctif muqueux, c'est-à-dire de cellules étoilées à prolongements protoplasmiques et de nombreuses cellules arrondies présentant un ou plusieurs noyaux. Tous ces éléments sont noyés dans une masse liquide de consistance muqueuse, coagulable par l'alcool absolu et par les acides minéraux.

*Disposition de ces éléments.* — Ces fibres et ces cellules se trouvent mélangées dans un ordre déterminé. Pour apprécier leur disposition, on peut durcir par le séjour dans l'acide chromique la double membrane et en faire des coupes. Il est préférable cependant de la laisser quelques heures seulement dans une solution faible d'acide chromique : le tissu interposé prend alors une consistance telle qu'en séparant le chorion de l'allantoïde il reste en grande partie adhérent à cette dernière membrane. Cette particularité permet d'étudier les rapports du tissu muqueux avec le tissu conjonctif propre à l'allantoïde. On voit partir de cette dernière des faisceaux dont l'extrémité opposée est libre ; d'autres fois les faisceaux issus de la membrane retournent s'y insérer après un trajet de longueur variable. Aux deux points d'insertion le faisceau est renflé ; les fibres qui le composent divergent dans tous les sens et vont s'entrecroiser avec celles de la membrane.

On voit, au voisinage immédiat de la membrane, le tissu muqueux passer à un degré plus élevé d'organisation et représenter une ébauche du tissu conjonctif réticulé. En effet, les faisceaux unis dans une partie de leur trajet se séparent et s'ac-



croissent par l'adjonction d'autres faisceaux. Les éléments cellulaires fixes ou cellules étoilées s'appliquent sur ces faisceaux par groupes de trois ou quatre. On voit, entre les faisceaux, des cellules (migratrices) arrondies, associées en plus ou moins grand nombre ; les noyaux de ces cellules présentent des traces d'une division commençante (noyaux en bissac, etc.).

Dans les points où se rencontrent des vaisseaux, le tissu conjonctif se condense autour de leur paroi et les accompagne de ses éléments fibres et cellules.

*Pachydermes.* — Chez le *Porc*, on observe les mêmes particularités que nous venons de décrire à propos du Mouton et du Veau. La seule remarque à ajouter est relative à l'existence, dans les cellules arrondies qui représentent les éléments migrants du tissu conjonctif, de ces mêmes granulations brillantes que nous avons signalées dans le revêtement allantoïdien. Nous répétons ici que l'emploi des réactifs appropriés, acide osmique, bleu de quinoléine, éther, etc., établit sans nul doute que ces granulations ne sont point de nature grasseuse. Le fait méritait d'autant plus d'attention que les anatomistes ont signalé la dégénérescence grasseuse précoce que subit dans l'espèce humaine un tissu (le magma réticulé) que l'on peut considérer comme le représentant de celui qui fait l'objet de notre étude actuelle.

*Conclusion.* — Les détails précédents s'accordent avec ce que l'on connaît de la structure de la gelée de Wharton. La plus simple observation démontre, d'ailleurs, la continuité anatomique du tissu muqueux dans le cordon ombilical autour du pédicule allantoïdien et en dehors du cordon entre l'allantoïde, le chorion et l'amnios. L'assimilation entre ces deux parties est donc tout à fait légitime, et nous devons conclure que :

*Le tissu interposé à l'allantoïde, à l'amnios et au chorion est la continuation du tissu conjonctif muqueux du cordon ombilical.*

A mesure que ce tissu est examiné plus près de ces membranes il semble passer à un degré plus élevé d'organisation ; c'est ainsi qu'il devient trabéculaire, réticulé, puis qu'enfin,

dans la couche la plus profonde qui sert de support à l'endothélium allantoïdien il affecte la forme d'une lame textile.

*Interprétation ancienne.* — C'est à cet ensemble de lames celluleuses et de vaisseaux qu'on a donné le nom de *feuillelet vasculaire* ou feuillet externe de l'allantoïde. Cette désignation et l'idée qu'elle exprime nous semblent fautives. Au sens histologique du mot, il est impossible de prendre pour une membrane une lame de tissu qui n'est point limitée par un revêtement cellulaire; la confusion est tout aussi impossible en se bornant au sens anatomique, puisque le feuillet ne serait isolable qu'artificiellement à sa face interne et pas du tout à sa face externe. La plupart des auteurs qui tiennent pour l'existence de ce feuillet vasculaire de l'allantoïde ont été obligés de chercher dans le développement embryogénique la justification de leur manière de voir. Ils ont dit que le feuillet vasculaire externe était une production précoce qui venait de très-bonne heure s'accoler à la membrane vitelline pour conduire les vaisseaux placentaires, et qui cessait à partir de ce moment d'être isolable. Mais cet ingénieux mécanisme n'a jamais été saisi sur le fait: on l'a imaginé; le feuillet n'a jamais été vu; on n'a jamais observé sa séparation du plan sous-jacent, ni son accolement à la membrane vitelline, de sorte que, dans la réalité, l'histoire du développement ne fournit pas de meilleurs arguments en faveur de son existence que l'étude de la structure actuelle. La seule raison d'être d'une pareille hypothèse est, à ce qu'il nous semble, qu'elle fait comprendre le développement des vaisseaux: au début, les terminaisons de l'aorte abdominale (vaisseaux ombilicaux) forment un réseau à la surface de la formation allantoïdienne; plus tard ces vaisseaux arrivent dans les villosités choriales. Le dédoublement supposé explique bien le transport des vaisseaux, et il fait image en montrant le feuillet externe servant de véhicule pour ce transport. Mais c'est là son plus clair avantage.

Les faits nous semblent commander une autre interprétation.

*Interprétation nouvelle.* - Le tissu conjonctif dans lequel

cheminent les vaisseaux ombilicaux n'est pas une dépendance exclusive de l'allantoïde : il n'en est pas le feuillet externe. De même que la gelée de Wharton ne doit pas être considérée comme le revêtement du pédicule allantoïdien, mais comme une gangue commune à tous les éléments du cordon ; de même le tissu qui lui fait suite peut être regardé comme dépendant, à titre à peu près égal, de tous les organes enfermés dans la cavité vitelline. Chez les Ruminants et les Pachydermes (Porcins), ce tissu enveloppe l'amnios, l'allantoïde, les restes de la vésicule ombilicale, et double le chorion. Nous l'appellerons *tissu muqueux interannexiel*. Il se forme sur place aux dépens du blastoderme : on ne peut pas admettre qu'il ait émigré de l'embryon et qu'il ait été transporté par l'allantoïde, car on le trouve dans toute la cavité de l'œuf à l'époque où l'allantoïde ne la remplit pas encore complètement. Ce tissu consiste en une gangue fluide, transparente, à consistance de gelée, possédant tous les caractères du tissu à forme typique décrit par Virchow dans le cordon ombilical et dans la chambre postérieure de l'œil sous le nom de tissu conjonctif muqueux. Sa charpente est constituée par un réticulum de fibres conjonctives d'autant plus abondantes que l'on considère un fœtus plus avancé : ce réseau est plus serré, plus condensé dans le voisinage immédiat des annexes, plus rare et plus lâche dans leur intervalle. Les fibres sont recouvertes de cellules plates à prolongements et à noyaux vésiculeux ; dans les mailles sont distribuées en petit nombre des cellules embryonnaires analogues aux cellules lymphatiques migratrices (globules blancs).

Ce tissu se confond insensiblement, au niveau du cordon ombilical, avec la gélatine de Wharton qui lui est identique. Les figures données par Renaut (1) dans son travail sur le cordon ombilical conviennent parfaitement à représenter la structure du tissu interannexiel. On sait d'ailleurs que la gelée de Wharton est en continuité avec le péritoine pariétal (2) c'est-

(1) Renaut, *Note sur le tissu muqueux du cordon ombilical* (*Archives de physiologie*, 1872).

(2) Schenk, *Lehrbuch der vergleichenden Embryologie*, p. 158. Wien., 1874.

à-dire avec la partie commune des lames latérales qui viennent se confondre dans la masse des vertèbres primitives (*Urwirbelmasse*, feuillet moyen). Il résulte de ces explications que le tissu muqueux interannexiel doit être considéré comme le prolongement hors de l'embryon du feuillet moyen, origine commune de tous les tissus conjonctifs.

Ainsi, le feuillet moyen du blastoderme n'est pas limité au corps du fœtus ; il s'étend en dehors de celui-ci entre les annexes. Chez les Ruminants cette partie extra-fœtale du feuillet moyen n'est pas divisée en deux couches ou lames, comme la partie intra-fœtale : la séparation s'arrête à l'origine du cordon ombilical, c'est-à-dire aux limites de la cavité pleuro-péritonéale formée par l'écartement des deux lames (*Hautmuskelblatt*, *Darmfaserblatt*). Le feuillet interne du blastoderme se continue dans la vésicule ombilicale, le feuillet externe dans le chorion ; tous les auteurs sont d'accord sur ces faits. On voit donc que la division en trois feuillets est applicable aux tissus extra-fœtaux comme aux tissus fœtaux eux-mêmes ; les feuillets blastodermiques ne s'arrêtent pas à l'ombilic de l'embryon, ils se continuent dans les annexes.

Les observations que nous avons recueillies tendent par conséquent à cette conclusion nouvelle : *Les feuillets du blastoderme se continuent au delà du corps du fœtus*. L'intérêt d'une telle vue n'échappera point au lecteur : elle établit en effet l'homologie des parties intra- et extra-fœtales, et fournit une règle précieuse pour leur comparaison.

*Rongeurs.* — Les *Rongeurs* présentent une disposition qu'il importe de signaler. La vésicule allantoïde est très-réduite et forme en quelque sorte une cavité virtuelle. Il existe un espace libre entre les organes qui sont logés à l'intérieur de l'enveloppe vitelline sans la remplir. Cet espace qui, chez les Ruminants et les Pachydermes, est très-restreint et d'ailleurs comblé par le tissu conjonctif muqueux interposé, ici est considérable et rempli par un véritable liquide séreux ; nous y avons constaté, comme Kölliker l'a indiqué (1), la présence de l'albumine caracté-

(1) Kölliker, *Entwicklungsgeschichte*, p. 164.

ristique de tous les liquides séreux, et, de plus, la présence du sucre de glycose en grande abondance. Ce liquide extra-allantoïdien est donc très-analogue au liquide intra-allantoïdien des autres Mammifères. On n'a point donné de nom à la cavité qui le renferme; nous proposons, pour cette séreuse supplémentaire, le nom de *cælome externe*.

Pour Cuvier (1) c'était la cavité même de la vésicule ombilicale. Mais Cuvier et les auteurs de son époque se sont mépris sur la signification de l'œuf des Rongeurs. Ils considéraient la vésicule ombilicale comme une membrane double recouvrant d'une part l'amnios et doublant de l'autre le chorion, présentant par conséquent une voûte choriale ou externe et une voûte immédiatement appliquée à l'amnios : ces deux parties se continueraient l'une avec l'autre par le faisceau vasculaire omphalomésentérique; celui-ci, au sortir de l'ombilic, percerait la voûte fœtale et traverserait l'espace qui la sépare de la voûte externe ou choriale.

L'explication de Cuvier n'a pas été confirmée par les auteurs qui ont étudié après lui le développement des Rongeurs. Déjà de son temps Hochstetter et Emmert regardaient la vésicule ombilicale comme un sac aplati dont les deux parois seraient accolées entre elles et au chorion au lieu d'être écartées et distantes comme le voulait Cuvier. Bischoff a démontré la réalité de cette disposition.

L'observation nous a appris que cette cavité est tapissée par un revêtement endothélial qui peut être imprégné au moyen du nitrate d'argent, et qui nous a paru (cobaye) analogue à celui de l'allantoïde. Ce revêtement existe à la face interne du chorion et se continue sur la face externe de l'amnios et du cordon de la vésicule ombilicale. C'est particulièrement sur la face interne du chorion qu'il est facile à observer. La comparaison avec l'endothélium allantoïdien est difficile, car on sait que la cavité allantoïdienne est extrêmement réduite; les vaisseaux ombilicaux la dépriment et s'en enveloppent : on ne trouve la membrane libre que dans un point où elle n'est pas

(1) Cuvier, *Mémoires du Muséum*, vol. III, p. 114, 1816.

facilement accessible, c'est-à-dire au pourtour du gâteau placentaire, ou dans l'intervalle des lobes placentaires, quand il y en a plusieurs. Elle passe en effet, alors, à la manière d'un pont, de l'un à l'autre. La conclusion de cet examen est que : les membranes amniotique, allantoïdienne, choriale, qui, chez les Ruminants et les Pachydermes ne présentent qu'un seul revêtement cellulaire, en présentent deux chez les Rongeurs : l'un externe, l'autre interne.

L'existence de la cavité séreuse et des revêtements externes particuliers aux Rongeurs rompent en apparence les homologues entre l'œuf de ces animaux et celui des Ruminants. Il importe donc à l'embryogénie comparée que ces particularités reçoivent une interprétation, qu'elles soient appréciées dans leur valeur morphologique. Or, la signification que nous avons donnée plus haut au tissu conjonctif muqueux des annexes nous permet de ramener au même type ces deux formes en apparence si différentes de la cavité vitelline des Rongeurs et des Ruminants. Il nous suffit d'imaginer, ce qui est d'ailleurs tout à fait conforme aux règles de l'histologie générale, que le tissu conjonctif qui, chez les Ruminants, relie les annexes de l'embryon, se condense davantage autour des organes contenus dans l'enveloppe vitelline, chez les Rongeurs, et que se raréfiant au centre, il se creuse d'une cavité séreuse, le *cœlome externe*.

### 3° Membrane allantoïdienne ; stroma.

Le revêtement cellulaire interne du sac allantoïdien est supporté par un stroma du tissu conjonctif lamellaire ou membraneux.

On peut étudier cette couche membraniforme de deux manières, en l'examinant de champ ou sur des coupes.

*Méthode d'examen.* — Pour l'examiner de champ, on sépare la membrane des parties voisines, amnios, et chorion : on les colorera avec le micro-carminate d'ammoniaque, puis on l'étalera sur la plaque de verre, la face interne étant tournée vers le bas, la face externe regardant en haut. On pourra alors observer la préparation dans le glycéine avec un objectif à

plan local bien déterminé et juger ainsi de l'ordre de stratification des éléments constitutifs.

En second lieu, prenant un lambeau de membrane adhérent au chorion, on le fera durcir par les procédés connus, après l'avoir bien tendu ; puis on en pratiquera des coupes.

Ainsi préparée, l'allantoïde montre trois plans d'éléments cellulaires séparés par deux plans au moins de fibres fines rapprochées les unes des autres et réunis par une substance unissante. Les trois plans cellulaires sont formés d'éléments différents. C'est d'abord le revêtement cellulaire interne ou endothélium, continu, à noyaux régulièrement espacés ; il a été étudié précédemment. En second lieu, un plan de cellules aplaties, isolées les unes des autres, formant en conséquence un revêtement discontinu. Les noyaux de ces cellules sont elliptiques et entourés d'une zone granuleuse.

Enfin, en dernier lieu, vers la face externe de la membrane, on rencontre un réseau de cellules étoilées à prolongements protoplasmiques en connexion avec les minces faisceaux du tissu conjonctif qui constituent le feuillet vasculaire de l'allantoïde.

Quant aux deux plans de fibres, le premier, qui constitue le stroma proprement dit, est réparti à la face profonde entre les cellules endothéliales. Le second appartient à la face externe : il est mêlé aux cellules étoilées et sert à établir, comme nous l'avons vu, les rapports entre l'allantoïde et les membranes voisines.

Les coupes montrent ces éléments disposés dans l'ordre suivant de superposition :

1° Le revêtement épithélial interne au contact avec le liquide allantoïdien.

2° Le stroma de fibrilles conjonctives.

3° La couche de cellules plates.

4° Le tissu conjonctif de la face externe, fibres et réseau de cellules étoilées.

4° Cornes de l'allantoïde.

Chez les Ruminants, l'allantoïde a, comme nous savons, la forme d'un sac qui va s'atténuant à ses deux extrémités. Ces

terminaisons effilées en pointe se logent vers le sommet des cornes de l'utérus et portent le nom de cornes ou pôles de l'allantoïde. Elles se trouvent en rapport avec une masse de substance jaunâtre, adhésive, filante, d'aspect et de consistance muqueuse qui occupe le fond des cornes utérines et obstrue l'orifice des trompes. Si l'on examine l'œuf entouré de ses membranes, on constate un brusque changement d'aspect au niveau de ses extrémités. Le chorion, qui forme le revêtement extérieur de l'œuf, semble s'arrêter brusquement à quelque distance des extrémités suivant un ligne circulaire qui constitue une sorte d'étranglement ou de *collet*. Au delà de ce collet, la membrane allantoïdienne paraît être à nu ; il est généralement admis qu'à ce niveau le cul-de-sac allantoïdien « perce le chorion et vient se mettre en contact immédiat avec la muqueuse utérine (1) ».

Cette opinion, généralement adoptée, n'est pas exacte. Elle s'appuie seulement sur une observation superficielle.

Lorsqu'on examine, en effet, un fœtus du mouton ou de veau, dans la 4<sup>e</sup> ou la 5<sup>e</sup> période de son développement ou encore au delà, on voit le réseau vasculaire du chorion s'arrêter brusquement au collet dont nous avons parlé. L'injection colorée poussée par une artère ombilicale montre que les vaisseaux éprouvent une réflexion véritable à ce niveau : ils forment des anses anastomotiques allongées suivant l'axe du sac allantoïdien. La membrane choriale présente une adhérence intime avec la membrane allantoïde : par là se trouve constituée une sorte de gouttière dans l'épaisseur de laquelle le tissu conjonctif interposé aux deux membranes devient fort abondant.

Pour juger la question de savoir comment les membranes de l'œuf se comportent dans ces points extrêmes, il est nécessaire d'examiner des fœtus peu avancés dans leur développement, pendant la seconde période de la gestation par exemple. A cette époque reculée de la vie embryonnaire, l'allantoïde et le chorion ne présentent ni soudure ni étranglement analogue

(1) Colin, *Traité de physiologie comparée*, t. II, p. 821. Paris, 1873.



au collet qu'on observera plus tard. Les deux membranes glissent l'une sur l'autre et sont séparables dans toute leur étendue. Le chorion est vasculaire jusqu'à son extrémité, et celle-ci, dans le fond de la corne utérine, n'est encore recouverte que par une couche peu abondante de mucosités.

On peut, en prenant pour sujets d'observation des fœtus d'âge successivement croissant, voir se former des adhérences de plus en plus intimes entre les portions terminales des deux membranes : dans les points où cet accollement s'accroît davantage le chorion se flétrit : on passe ainsi par gradations à la disposition définitive, sans jamais observer de déchirure de la membrane choriale livrant passage au prolongement allantoïdien.

L'examen histologique donne la clef du véritable mécanisme par lequel se produit la transformation des cornes allantoïdiennes. Au niveau du collet, un tissu fibreux dense unit les deux membranes choriale et allantoïdienne de manière à rendre à peu près impossible leur séparation ; mais au delà de ce point rétréci, il est toujours possible et quelquefois facile, d'isoler deux couches distinctes, l'une profonde, non vasculaire qui est la continuation évidente du stroma allantoïdien, l'autre superficielle. Celle-ci contient des vaisseaux atrophies, en partie oblitérés, renflés de distance en distance et contenant des globules du sang mortifiés, mais encore très-reconnaissables ; les vaisseaux presque entièrement réduits à des cordons fibreux sont en rapport de continuité avec le réseau vasculaire qui s'épanouit en deçà du collet ; mais il ne sont nullement perméables, et l'injection ne dépasse jamais l'étranglement fibreux. La membrane qui les supporte et les relie est la membrane même du chorion ; mais le tissu fibreux du collet, en étranglant les vaisseaux, a amené l'atrophie des éléments choriaux les plus délicats, c'est-à-dire des éléments cellulaires. On trouve en effet dans la matière muqueuse qui enveloppe la corne allantoïdienne, des éléments épithéliaux atrophies identiques à ceux du chorion, des noyaux et des débris cellulaires. Il y a donc une véritable mortification qui atteint toutes les parties à

la suite des vaisseaux; le revêtement interne de l'allantoïde n'y échappe pas plus que le revêtement externe du chorion : les cellules ont changé de caractère : elles sont devenues granuleuses : souvent les noyaux font défaut et le ciment intercellulaire ne réduit plus le nitrate d'argent.

Ces observations jugent la question de savoir si l'allantoïde est susceptible de se montrer à nu hors de l'œuf et de venir directement au contact des organes maternels. Les choses ne se passent jamais de cette manière. Ce n'est point, selon l'opinion des auteurs, l'allantoïde qui, par un phénomène mécanique, ferait éclater l'extrémité du chorion et se dégagerait en faisant hernie hors de son ouverture. Il y a là un processus atrophique qui porte sur l'ensemble des deux membranes à partir d'une ligne circulaire déterminée. Ce processus est consécutif à l'oblitération complète des vaisseaux qui se produit à ce niveau.

Chez le Porc, les cornes allantoïdiennes présentent une disposition et des particularités très-analogues et par conséquent inutiles à décrire de nouveau. Nous rappellerons seulement que leur situation sur le sac allantoïdien est susceptible d'éprouver quelques variations. Elles ne font pas toujours suite à la portion la plus rétrécie du sac; le plus souvent, elles sont disposées au voisinage de cette portion dans une direction inclinée par rapport à l'axe de l'œuf. Autour du collet, le chorion est aminci, ses vaisseaux sont écartés, comme si le développement exubérant du sac allantoïdien avait distendu mécaniquement l'enveloppe qui le recouvre. Néanmoins il n'y a d'atrophie et de mortification qu'à partir d'un collet nettement limité. Nous avons déjà signalé plus haut l'existence assez fréquente d'un ou deux îlots supplémentaires également frappés d'atrophie et circonscrits par une ligne assez nette.

La théorie qui avait cours jusqu'à présent attribuait à une origine mécanique un effet qui reconnaît pour cause un processus nutritif particulier. Elle supposait que le maximum de l'effort exercé par l'allantoïde sur le chorion qui la contient a lieu vers les pôles de l'œuf. Cette explication doit être modifiée, comme nous l'avons dit. Elle était d'ailleurs en contradiction

avec d'autres faits qui montrent l'accolement des deux membranes souvent moins intime aux extrémités de l'œuf que dans sa partie moyenne. Turner (1) a montré que chez les Cétacés (dont les annexes fœtales offrent les plus grandes analogies avec celles des Ruminants et des Pachydermes) la vésicule allantoïde persiste comme un sac élargi qui s'étend vers les deux pôles de l'œuf, mais sans en atteindre les extrémités. Nous-même nous avons observé un fœtus de mouton à la deuxième période du développement chez lequel la membrane allantoïde n'atteignait pas l'extrémité de la corne choriale, tandis que, sur tous les autres points elle était très-rapprochée de cette enveloppe externe de l'œuf et lui semblait intumement unie.

#### 5° Pédicule de l'allantoïde.

*Dispositions générales.* — La cavité de l'allantoïde se continue, au moins pendant la plus grande partie de la vie intra-utérine, avec la cavité vésicale. La communication est établie par un canal dont la partie externe, évasée chez les Ruminants et les Pachydermes, constitue l'*infundibulum*. Ce canal occupe la partie centrale du cordon ombilical ; il est en rapport en avant avec le pédicule flétri de la vésicule ombilicale (conduit vitello-intestinal) et sur les côtés avec les vaisseaux ombilicaux et omphalo-mésentériques. Il est entouré par la gelée de Wharton. Son calibre diminue en approchant de la paroi abdominale où il offre son plus petit diamètre. Il se prolonge de l'autre côté de cette paroi pour atteindre le sommet de la vessie dans laquelle il débouche par une ouverture à peu près aussi étroite qu'au niveau de l'ombilic. Entre ces deux points rétrécis, il offre un léger renflement et porte le nom d'*ouraque* (urachus). Le pédicule de l'allantoïde comprend ces deux parties, l'ouraque et l'*infundibulum*. Dans son trajet intra-abdominal, le pédicule est cotoyé de chaque côté par les artères ombilicales : les veines, comme on le sait, remontent

(1) Turner, *De la placentation des Cétacés comparée à celle des autres Mammifères* (Journal de zoologie de Gervais, t. I).

immédiatement vers le foie, dès qu'elles ont franchi l'orifice ombilical, sans affecter de rapports avec l'ouraue.

*Portion externe : Infundibulum.* — Des deux portions du pédicule, l'externe ou *infundibulum* présente les mêmes rapports et la même structure que le sac allantoïdien. Un seul point nous semble mériter mention. L'*infundibulum* est entouré d'un lacis vasculaire très-fin et serré qui l'accompagne dans toute l'étendue du cordon ombilical. La présence de ce réseau vasculaire est d'autant plus intéressante à noter que partout ailleurs l'allantoïde ne possède pas de capillaires, les vaisseaux ombilicaux se terminant presque exclusivement dans le chorion, sauf les branches qui, chez les Ruminants, se ramifient dans l'amnios. Chez un Veau arrivé à la dernière période de la gestation, le réseau était extrêmement développé; il remontait jusqu'au point de réflexion de l'amnios; mais il était facile de constater, en séparant cette dernière membrane, qu'il ne lui était point destiné et qu'il épuisait ses ramifications dans les organes du cordon ombilical.

Une autre raison nous engage à signaler cette disposition. C'est l'opinion exprimée par Kölliker (1), à propos du cordon ombilical dans l'espèce humaine :

« En dehors des gros troncs vasculaires, qui possèdent, » d'après une remarque que j'ai faite depuis longtemps, une » couche musculaire exceptionnellement développée, le cordon » ombilical ne possède pas de vaisseaux propres et spécialement » aucun capillaire; ceci prouve que, dans des circonstances » particulières, les gros vaisseaux sont eux aussi capables de » fournir les matériaux nécessaires à la nutrition et à l'accrois- » sement des parties. Parmi ces circonstances, il faut com- » prendre la mollesse et la perméabilité toutes particulières de » la paroi des vaisseaux ombilicaux. »

On voit, d'après cela, que les embryons des Ruminants et des Pachydermes offrent, au point de vue de la vascularité du cordon, une différence avec l'embryon humain.

(1) Kölliker, *Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere*, p. 152. Leipzig, 1861.

*Ouraque.* — L'ouraque est un conduit musculo-membra-neux qui se continue avec la vessie sans changement essentiel de structure.

Si l'on observe des fœtus de Mouton au commencement de la cinquième période de la gestation, c'est-à-dire vers le milieu de la vie embryonnaire (âge dix semaines, longueur 12 centimètres), on voit l'ouraque présenter très-nettement la constitution histologique de la vessie ; à la surface interne un revêtement épithélial à plusieurs couches : au-dessous une lame conjonctive entourée elle-même d'une couche musculuse formée de fibres-cellules disposées circulairement ; au point d'insertion de l'ouraque sur la vessie, cette couche musculuse se continue avec celle de l'organe.

Notons enfin qu'aux deux points rétrécis, c'est-à-dire au niveau de l'ombilic, et au sommet de la vessie il n'existe pas de valvules.

*Continuité de l'allantoïde avec l'ouraque et la vessie.* — A l'époque du développement que nous examinons, c'est-à-dire à la période moyenne de la vie intra-utérine, la plupart des tissus embryonnaires sont nettement différenciés et présentent les caractères principaux des tissus définitifs. D'autre part, les annexes fœtales sont en plein épanouissement. Le moment est donc favorable pour saisir les rapports de l'embryon et des annexes. En particulier, on peut se demander comment s'établit la continuité de l'allantoïde avec la vessie urinaire.

Le stroma allantoïdien, sans changer de constitution, s'épaissit pour passer sur l'infundibulum et l'ouraque. A cette lame conjonctive se surajoutent au niveau de l'ombilic des fibres musculaires disposées annulairement : ce revêtement se complète par l'adjonction de nouvelles couches, en arrivant à la vessie.

Mais dans l'étude des rapports qu'affectent ces organes qui se font suite, l'allantoïde, la vessie, le point le plus intéressant est relatif à la continuité des revêtements épithéliaux de la face interne.

Dans un important travail sur les revêtements muqueux,

Debove (1) a signalé au-dessous de l'épithélium des membranes muqueuses en général et notamment de la muqueuse vésicale, un endothélium immédiatement sous-jacent formant une couche continue. Nous nous sommes demandé si cet endothélium vésical ne serait pas la continuation et le vestige de l'endothélium allantoïdien. Nous avons employé les méthodes recommandées par l'auteur pour mettre en évidence la superposition des couches cellulaires.

Chez un embryon de Mouton, le pédicule de l'allantoïde et la vessie qui lui fait suite sont disséqués, séparés des parties voisines, ouverts et étalés sur une plaque de liège. On opère une première imprégnation d'argent en employant les précautions convenables. L'argentation décèle la présence sur le pédicule et sur la vessie d'une couche continue d'endothélium présentant très-sensiblement les mêmes caractères qu'à la surface interne de l'allantoïde. Seulement, les grandes lignes du réseau argentique ne sont pas les seules qui sillonnent le champ du microscope; de distance en distance on voit des groupes de figures semblables et beaucoup plus petites, comblant l'espace correspondant à une grande cellule qui fait défaut.

Si l'on soumet la membrane vésicale à une deuxième imprégnation et qu'on l'examine de nouveau après lavage à l'eau distillée, on voit le réseau des petites cellules s'étendre d'un îlot à l'autre et devenir continu; le réseau des grandes cellules a disparu par places. Ces résultats démontrent que la couche des grandes cellules plates est superficielle, tandis que la couche des petites cellules est plus profonde. Si l'on examine la préparation avec un objectif fort, à grand angle d'ouverture, on peut se convaincre qu'il en est véritablement ainsi et que la couche endothéliale est superficielle.

Il nous a été impossible d'imprégner jamais au-dessous de l'épithélium à petites cellules aucun autre épithélium distinct. Nous avons multiplié les imprégnations, en regardant chaque

(1) Debove, *Mémoire sur la couche endothéliale sous-épithéliale des membranes muqueuses* (Travaux du laboratoire d'histologie du Collège de France, 1874, p. 15).

fois la préparation par transparence et nous avons été assez loin pour déceler l'épithélium des vaisseaux superficiels de la muqueuse, sans parvenir à rencontrer un second endothélium sous-jacent cette fois aux strates formées par la couche des petites cellules.

Ces observations nous permettent de conclure que : *le revêtement cellulaire endothélial de l'allantoïde se continue avec une couche endothéliale située à la surface de la vessie et présentant les mêmes caractères de forme, de dimensions et d'arrangement des cellules.*

Au-dessous de ce revêtement continu s'étend l'épithélium ordinaire stratifié.

L'existence de cet endothélium allantoïdien superposé à l'épithélium de la muqueuse offre un véritable intérêt.

La nature endothéliale du revêtement allantoïdien a été établie précédemment sur trop de preuves pour que l'on puisse conserver des doutes à cet égard. D'autre part, nous venons de voir que pendant la vie intra-utérine ce revêtement endothélial de grandes cellules plates se continue et se prolonge sur la surface de la vessie sans offrir de changement. Il semble donc que la communication de la muqueuse vésicale et de la séreuse allantoïdienne, au lieu de se faire par continuité, se fasse par superposition. Après la naissance, cette couche persiste sans modification de forme ni de position, comme un vestige du revêtement allantoïdien primitif. Quelque interprétation que l'on veuille donner à ces faits, et lors même que l'on admettrait pour les épithéliums le métamorphisme le plus étendu, on ne peut nier qu'ils ne servent à éclairer les connexions originelles des deux viscères, intestin et vessie.

Cet endothélium *sus-jacent* à la muqueuse de la vessie, nous l'opposons à l'endothélium décrit par Debove dans les voies respiratoires et dans le tube digestif, celui-ci étant *sous-jacent* au revêtement muqueux. Il y a là, tout au moins, une distinction morphologique entre les muqueuses vésicale et intestinale, qui, à un moment de la vie intra-utérine, ont pourtant communiqué librement l'une avec l'autre.

## V. — LIQUIDE DE L'ALLANTOÏDE.

*Historique.* — La vésicule allantoïde contient un liquide dont l'étude a préoccupé un grand nombre de chimistes et de physiologistes. Mais cette étude n'a point été dirigée d'une manière méthodique ; les auteurs ont seulement signalé quelques points particuliers de son histoire.

La première analyse que l'on possède des liquides fœtaux est due à Vauquelin et Buniva (1). Les recherches de ces chimistes ont porté sur un mélange des eaux de l'allantoïde et de l'amnios et non pas sur un liquide déterminé et isolé avec soin. Ils découvrirent, en opérant sur un tel mélange fourni par un fœtus de vache, la substance que l'on appelle l'*allantoïne* et qu'eux-mêmes désignèrent sous le nom d'*acide amniotique*, parce qu'ils croyaient opérer sur du liquide amniotique pur.

Un peu plus tard, en 1817, Dulong et Labillardière (2) eurent l'occasion d'analyser le liquide allantoïdien, cette fois bien isolé, provenant d'un fœtus de vache au septième mois de la gestation. L'examen chimique entrepris en dehors de toute vue personnelle de la part de Dulong et de son préparateur, et sur une sollicitation étrangère, ne devait pas fournir de résultats bien nouveaux. Les auteurs de l'analyse trouvent les substances suivantes :

Urée,  
Huile colorante,  
Benzoate de soude,  
Carbonates terreux et alcalins,  
Chlorure de sodium,  
Sulfate de soude.

Ils ne signalent pas la présence de l'acide amniotique (allantoïne).

(1) Buniva et Vauquelin, *Mémoire sur l'eau de l'amnios de Femme et de Vache* (*Ann. de chim.*, 1799, t. XXIII, p. 269).

(2) Dulong et Labillardière, *Des fluides contenus dans les membranes qui servent d'enveloppes au fœtus* (*Journ. gén. de méd.*, 1817, t. LXIII).



Bientôt après (1821), Lassaigne (1) reprenait la question et cette fois en y apportant le soin et l'esprit de critique nécessaires. Il signalait dans l'allantoïde de la vache de l'albumine, de l'osmazome (?), du mucus, du lactate de soude, du chlorhydrate d'ammoniaque, du chlorure de sodium, du sulfate de soude, des phosphates de soude, de chaux et de magnésic. Enfin, et c'est là le point qui nous intéresse spécialement, Lassaigne retrouve la substance particulière découverte par Vauquelin et Buniva : il constate qu'elle fait défaut dans l'eau de l'amnios et lui impose en conséquence le nom d'*acide allantoïque*.

A partir de ce moment, l'*acide allantoïque* est considéré comme une substance caractéristique du liquide allantoïdien. Son appellation seule est changée ; Wöhler et Liebig substituent au nom d'acide allantoïque celui d'*allantoïne* qui a été conservé.

Un second élément du liquide allantoïdien mérite une mention particulière. C'est le sucre de glycose qui intervient dans sa composition pour une part notable. La présence de la glycose a été signalée en 1850 par Cl. Bernard (2) et retrouvée par tous les observateurs qui ont suivi, Stas, Schlossberger, Majewski (3). On doit à ce dernier observateur l'étude la plus complète et la mieux coordonnée qui ait été faite des liquides fœtaux, sans toutefois que son travail signale quelque fait absolument nouveau.

En résumé, le liquide allantoïdien contient des substances salines parmi lesquelles le chlorure de sodium est en proportions notables. Les substances salines n'offrent pas actuellement un intérêt physiologique bien vif. Ce sont les mêmes, aux proportions près, que l'on rencontre dans tous les liquides organiques.

(1) Lassaigne, *Nouvelles recherches sur la composition des eaux de l'allantoïde et de l'amnios de la Vache* (Ann. de phys. et de chim., 1821, t. XVII, p. 295).

(2) Cl. Bernard, *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 1850, t. XXXI, p. 659.

(3) Majewski, *Dissertatio Inauguralis*. Dorpat, 1858. (*Journ. prat. chem.*, t. LXXVI, p. 99).

Au contraire, en dehors des matières minérales, il y a quatre corps dont la présence dans le liquide allantoïdien peut fournir des renseignements précieux sur les mécanismes de la vie fœtale. Ce sont l'albumine, le sucre, l'urée et ses dérivés, l'allantoïne.

Nous les examinerons en indiquant les quelques renseignements que nous ont fournis nos recherches.

*Liquide allantoïdien : quantité.* — La quantité du liquide contenu dans la vésicule allantoïde est variable. Cette variation dépend de diverses circonstances parmi lesquelles l'âge du fœtus est l'une des plus importantes. On peut avancer, d'une manière générale, que la quantité absolue de ce liquide va en augmentant pendant toute la durée de la vie fœtale chez les Ruminants.

Quant à la manière dont varient les proportions de ce liquide par rapport au poids du fœtus, on peut distinguer trois périodes :

Dans une première période, qui, chez le Mouton, se termine vers la sixième semaine du développement, la quantité du liquide allantoïdien est considérable, relativement au poids du fœtus (proportion  $> 10/1$ ).

Ex. : Fœtus. Longueur, 2<sup>c</sup>,7.

Poids, 3 grammes.

Liquide allantoïdien, 60 gramm.

Age, environ 35 jours.

Dans une seconde période, qui se termine vers la fin du quatrième mois, la proportion du liquide allantoïdien s'abaisse graduellement (de 8/1 à 4/1) (nombres de Colin). Enfin, dans la troisième période qui comprend le dernier mois de la gestation, le poids du fœtus est supérieur au poids du liquide allantoïdien.

Ces nombres n'ont rien d'absolu; ils conviennent seulement à représenter le sens général des variations.

*Coloration.* — Pendant les premiers temps de la gestation, le liquide est incolore et transparent. Il prend ensuite et successivement une teinte ambrée, puis jaune qui se fonce de plus

en plus, au moins chez les Ruminants. En même temps, la liqueur se trouble légèrement : des granulations diverses, des globules blancs, des débris cellulaires y flottent librement ; ces matières se précipitent sous l'influence d'un repos prolongé.

*Réaction.* — La réaction est toujours alcaline.

*Densité.* — La densité varie. Chez le Mouton nous l'avons trouvée de 1,010 vers le milieu de la vie embryonnaire, de 1,020 vers la dix-septième semaine, c'est-à-dire vers la fin de la gestation.

*Propriété émulsive.* — Nous avons reconnu au liquide allantoïdien une propriété remarquable qui pourrait présenter une signification physiologique de quelque importance.

*Le liquide allantoïdien jouit à un haut degré de la propriété d'émulsionner les graisses. Son pouvoir émulsif est comparable à celui du suc pancréatique artificiel.*

Il faut, pour constater cette propriété, prendre un fœtus de Mouton à la période moyenne de son développement. Une petite portion du liquide est mise dans le fond d'un tube de verre : on verse de l'huile qui surnage sans se mêler à la couche du fond. On porte le tout à la température de 40 degrés, voisine de celle de l'organisme, pendant quelques instants. On agite. Le mélange se prend en une masse tellement consistante que l'on peut retourner le tube sans que le contenu s'écoule. L'émulsion est persistante.

Si l'on répète comparativement l'épreuve avec le liquide amniotique, on n'observe rien de pareil. L'émulsion n'est ni consistante, ni persistante.

On peut se demander à quelle circonstance le liquide allantoïdien doit cette propriété. On opère sur un liquide filtré, par conséquent dépourvu de la plus grande partie du mucus qu'il pourrait contenir ; d'ailleurs, la présence même de la mucine est très-contestable. On neutralise la liqueur qui était alcaline avec quelques gouttes d'acide acétique ou chlorhydrique. On étend le liquide avec une petite quantité d'eau, de manière à abaisser sa densité. La faculté émulsive subsiste après ces

épreuves et ne doit conséquemment pas être attribuée au mucus, ni à l'alcalinité.

Mais si l'on vient à chauffer pendant quelques minutes le tube à la température de 80 à 90 degrés : la propriété émulsive a disparu. Cette épreuve nous avait amené à conclure que la propriété en question était attachée à l'existence d'une substance albuminoïde, coagulable par la chaleur, à la façon des ferments solubles. Nous avons cherché à isoler ce ferment supposé, par la méthode de Wittich, mais sans y réussir. Le fait subsiste donc, sans toutefois qu'on puisse le rattacher à la théorie des ferments digestifs autrement que par le frêle lien de l'hypothèse. Quoi qu'il en soit, on observe que le pouvoir émulsif va en diminuant à mesure que le développement avance et qu'il disparaît du liquide allantoïdien lorsqu'il apparaît dans le pancréas.

On pourrait être tenté d'interpréter cette corrélation autrement que comme une simple coïncidence, et d'y voir une substitution de fonctions. Nous croyons qu'il y aurait quelque imprudence à conclure ainsi. Deux raisons nous retiennent. La première, c'est que nous n'avons pas réussi à isoler le ferment ; la seconde, c'est que l'émulsion des matières grasses ne s'accompagnant point ici de la saponification de ces substances, on pourrait la rapporter à l'action physique des substances albuminoïdes mélangées au liquide. En conséquence, la faculté émulsive nous apparaîtra jusqu'à nouvel ordre comme une particularité de l'histoire physique et non de l'histoire physiologique du liquide allantoïdien.

*Composition chimique* : 1° *Albumine*. — Depuis le premier moment jusqu'à la fin de l'incubation, chez tous les animaux sur lesquels ont porté nos expériences, nous avons trouvé de l'albumine dans le liquide allantoïdien : l'ébullition amène une coagulation plus ou moins abondante.

Ce fait n'a rien de nouveau : nous avons vu que Lassaigne le signalait dès 1821 ; sa signification sera appréciée tout à l'heure.

En revanche, et c'est le point sur lequel nous appelons l'at-

tention, le liquide amniotique ne renferme point d'albumine. Si l'on a ouvert l'utérus avec précaution, sans le soumettre à des pressions exagérées, si l'on opère sur des animaux tout récemment sacrifiés, et qu'on retire le liquide amniotique par aspiration, on constate qu'il ne fournit pas de coagulum sous l'action de la chaleur aidée des acides. Lorsqu'on s'écarte un peu de ces conditions, que l'on s'expose par conséquent à détruire le revêtement épithélial de l'amnios, alors on observe un trouble extrêmement léger, mais jamais de coagulum.

Nous tenons donc pour certain le résultat suivant : Le liquide allantoïdien renferme toujours de l'albumine, le liquide amniotique n'en renferme pas durant les premiers âges du développement ; à peine en offre-t-il des traces à la fin de la gestation. Le fait est très-facile à vérifier chez les Ruminants. Aussi sommes-nous surpris de trouver des assertions contraires chez le plus grand nombre des auteurs, et de voir Majewski en particulier doser l'albumine dans le liquide amniotique du Mouton et ne point la signaler dans le liquide allantoïdien !

La valeur de ce résultat n'échappera pas au lecteur qui voudra se souvenir que la présence de l'albumine est caractéristique de toutes les sérosités véritables (1). Les cellules endothéliales des séreuses jouissent de cette propriété refusée aux cellules épithéliales de laisser transsuder le sérum sanguin. On trouve donc dans les cavités séreuses la sérine et les phosphates. Ce sont précisément les deux ordres de substances que nous rencontrons dans le sac allantoïdien et qui font défaut ou n'existent qu'à l'état de traces dans le sac amniotique des Ruminants.

2° *Allantoïne* ( $C^4H^6Az^4O^8$ ). — L'allantoïne est-elle un principe caractéristique du liquide allantoïdien ?

Cette substance a été découverte, comme nous l'avons vu, dans le liquide allantoïdien du Veau. On ne l'a signalée depuis chez aucun autre animal. Lassaigne insiste spécialement sur son absence chez la Jument. Chez le Mouton, en employant la

(1) La seule exception est présentée par le liquide cérébro-spinal.

méthode connue, qui consiste à profiter de la faible solubilité dans l'eau froide ( $\frac{1}{100}$ ) de la substance que l'on cherche, à la faire cristalliser, après décoloration, dans de l'eau légèrement acidulée, nous ne sommes pas arrivé<sup>3</sup> à rencontrer ses cristaux prismatiques caractéristiques. Ce résultat négatif aurait peut-être besoin d'être répété, en opérant sur de plus grandes quantités de liquides que celles que nous réservions à ces recherches. S'il ne nous est pas permis de conclure en toute rigueur qu'il n'y a point d'allantoïne dans le liquide allantoïdien des Moutons, au moins pouvons-nous affirmer qu'il n'y en a que des quantités extrêmement faibles.

L'existence de l'allantoïne n'offre donc pas le caractère de généralité que l'on pouvait attendre : c'est un produit spécial.

Cette substance est purement excrémentitielle. Elle appartient au groupe de l'urée. Elle paraît être, suivant Pelouze (1), « une espèce particulière de sel dans lequel l'urée préexisterait » toute formée, et dont elle se séparerait facilement, sous la » condition de fournir à la matière à laquelle elle se trouve » unie les éléments d'une certaine quantité d'eau ». Liebig l'a considérée comme un urate d'urée plus de l'eau. Cette manière d'exprimer sa composition qui offre peut-être des inconvénients aux yeux des chimistes, a l'avantage de représenter au physiologiste sa genèse organique par une oxydation des matières albuminoïdes moins avancée que celle qui produit l'urée.

Quoi qu'il en soit, Wöhler (2) a trouvé (en partant de cette idée inexacte que le liquide allantoïdien est l'urine du fœtus) ce fait important, au point de vue physiologique, que l'urine du jeune veau, après la naissance et tant que dure l'alimentation lactée, était riche en allantoïne : elle en contient plusieurs grammes par litre.

3° *Urée*. — Tous les auteurs ont signalé la présence de l'urée à la fois dans le liquide allantoïdien et dans le liquide amniotique : Dulong et Labillardière en 1817 ; Rees en 1839 ; Wöhler en 1845 ; J. Regnaud en 1850 ; Schlossberger en 1857 ; Ma-

(1) Pelouze, *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 1842, t. XV, p. 475.

(2) Wöhler, *Ann. der Chem. und Pharm.*, 1849, t. LXX, p. 229.

jewsky, enfin, ont démontré son existence, ou même tenté son dosage. On constate, lorsqu'on reprend par l'alcool les résidus de l'évaporation de ces liquides, que les cristaux de chlorure de sodium, au lieu de cristalliser en cubes ou en trémies, affectent la forme octaédrique, ce qui est une présomption pour l'existence de l'urée. Les procédés connus, cristallisation du nitrate, de l'oxalate d'urée, transforment facilement cette présomption en certitude. Nous nous sommes assuré que l'urée existait en très-faibles proportions, et que l'on peut accepter les nombres donnés par Majewsky, et qui fixent la quantité d'urée, chez des fœtus jeunes (Mouton et Veau), de 2 à 6 pour 1000 : l'excès est en faveur du liquide allantoïdien.

Nous n'avons pas trouvé d'acide urique en appliquant la réaction de la murexide non plus qu'en essayant la préparation directe.

*Interprétation des résultats précédents.* — Les résultats précédents doivent être interprétés au point de vue du rôle et de la fonction de l'allantoïde.

On a soutenu autrefois que l'allantoïde (Harnsack) était le réservoir de l'urine du fœtus. Bischoff et les auteurs de cette période n'eurent point de peine à démontrer l'exagération dont était empreinte une telle opinion. Il suffisait de mettre en regard du faible développement des corps de Wolff et de la petite quantité de leur sécrétion, en admettant qu'il s'en fasse une, la quantité considérable du liquide allantoïdien.

Bischoff (1) reconnaît donc que le liquide allantoïdien a une autre source que les organes urinaires du fœtus : c'est, pour lui, un produit de la mère. Il admet que la présence de la petite quantité d'urine fœtale qui s'y trouve est un phénomène plutôt accidentel qu'essentiel, et qui ne rend nullement compte de la destination réelle de la vésicule.

On peut dire que cette opinion de Bischoff est celle qui a cours universellement ; nous devons l'examiner à la lumière des faits précédents.

Est-il vrai que l'urine pénètre réellement de la cavité de la

(1) Bischoff, *Traité du développement, etc.*, p. 501.

vessie dans le sac allantoïdien? On a répondu affirmativement à cette question en s'appuyant sur deux ordres de preuves : d'abord la communication entre l'allantoïde et la vessie à travers l'ouraque, communication qui reste libre jusqu'aux derniers temps de la vie fœtale; en second lieu, l'existence dans le liquide allantoïdien des produits excrémentitiels : urée chez le Mouton, allantoïne chez le Veau.

Mais on sait que toutes les sérosités renferment de l'urée, et quelques-unes en proportion comparable à celle que l'on trouve dans le liquide allantoïdien. Il y en a dans le sang, la lymphe, les humeurs aqueuse et vitrée, dans le liquide cérébro-spinal. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce qu'une des principales cavités séreuses, l'allantoïde, en renferme une quantité susceptible d'être dosée. D'ailleurs il serait difficile d'imaginer qu'à la cinquième semaine de la vie fœtale les corps de Wolff du Mouton aient déjà fonctionné assez énergiquement pour produire les  $\frac{4}{1000}$ , soit 30 centigrammes, que Majewsky a trouvés à cette époque. Ainsi, la petite quantité de produits excrémentitiels trouvés dans l'allantoïde n'a pas nécessairement son origine dans les organes urinaires du fœtus. La communication à travers l'ouraque n'est peut-être pas, d'ailleurs, aussi facile qu'on serait tenté de le croire : la torsion du cordon ombilical lui crée un obstacle sérieux. Un fait que nous avons observé viendrait à l'appui de cette manière de voir. Un fœtus de Mouton, à la treizième semaine environ (long. 30<sup>c</sup>,5, poids 1100 gr.), nous a fourni plus d'un demi-centimètre cube (0,55) de liquide urinaire. Ce liquide ne renfermait point d'albumine, tandis que le liquide allantoïdien en contenait notablement. A moins d'imaginer une disposition mécanique qui permettrait le passage de la vessie dans l'allantoïde et empêcherait la communication dans le sens inverse, on est obligé d'admettre que, dans le cas actuel, les liquides urinaire et allantoïdien n'étaient pas mélangés. Et cependant l'ouraque était perméable à l'injection artificielle, après déroulement du cordon, et l'examen anatomique ne montrait ni valvule, ni repli susceptible de déterminer le sens des communications entre les deux cavités.



En résumé, on doit considérer comme mal étayée la théorie qui veut faire de l'allantoïde le réservoir accidentel de la sécrétion des corps de Wolff ou des reins.

*Excrétion urique chez le fœtus.* — Mais une seconde question plus générale domine celle du rôle excrémentitiel de l'allantoïde. *Y a-t-il une excrétion d'urée chez le fœtus? Quel en est l'organe, si elle existe?*

Les physiologistes commencent à peine à pénétrer les mystères de la nutrition chez l'animal adulte : la nutrition du fœtus, de l'être en voie de formation est entourée d'une obscurité profonde. Aussi peut-on faire provisoirement les deux suppositions contraires : qu'il y a ou qu'il n'y a point une excrétion urique chez le fœtus. Nous devons examiner à ces deux points de vue les conséquences des faits précédemment exposés.

1° Dans le premier cas, qui est peut-être le plus probable, l'organe excréteur doit être le chorion et spécialement le placenta.

Chez l'être développé l'excrétion urinaire a pour rôle de débarrasser l'organisme de l'urée et des produits analogues : acides urique, hippurique, allantoïne, etc., qui dérivent d'une oxydation plus ou moins complète des matériaux azotés de l'organisme. La raison de l'excrétion urinaire réside, par conséquent, dans le phénomène nutritif qui leur donne naissance, dans la combustion désassimilatrice des tissus. Le problème revient donc à savoir si cette combustion est un phénomène de la vie adulte seulement, ou s'il appartient à la vie fœtale.

Cl. Bernard (1) a posé la question et l'a discutée avec une grande ampleur de vues. Dans la nutrition il distingue deux ordres de phénomènes : les phénomènes de destruction organique, qui correspondent au fonctionnement des organes; les phénomènes de préparation ou d'élaboration organique. Ces phénomènes *fonctionnels* et *nutritifs* constituent les deux phases du travail physiologique.

Les phénomènes fonctionnels, qui ont pour conséquence

(1) Cl. Bernard, *Leçons orales du Muséum*, 1875; *Considérations sur le rapport des phénomènes fonctionnels et nutritifs*.

l'usure ou la destruction des parties, ont pour mécanisme ordinaire la combustion, l'oxydation de leur substance. On pourrait ranger parmi eux les phénomènes qui donnent naissance à l'urée et aux produits excrémentitiels urinaires.

Or, en l'absence de toute donnée expérimentale contraire, il est permis de regarder les phénomènes fonctionnels (ou d'oxydation) comme à peu près nuls, chez le fœtus. La vie fœtale, dans ses premières périodes au moins, ne comprend qu'une face de la nutrition : elle n'est composée que des phénomènes *nutritifs*. C'est une élaboration silencieuse et cachée qui prépare les matériaux qui devront être ultérieurement oxydés et dépensés dans les manifestations fonctionnelles et saisissables de l'activité vitale.

S'il en est ainsi, la production d'urée et des substances similaires doit être très-peu considérable chez le fœtus. On peut croire que les quatre ou six millièmes que l'on a trouvés dans le liquide allantoïdien représentent bien tout ce qui s'en forme pendant les premiers temps de la vie fœtale. Il n'est pas besoin d'un organe d'élimination : les matières excrémentitielles vont, par transsudation, se rassembler dans les grandes collections liquides des annexes.

Si, au contraire, l'hypothèse est inexacte, la conséquence n'est pas moins intéressante. S'il est inexact que les combustions génératrices de l'urée caractérisent les seuls phénomènes qui n'aient point lieu chez le fœtus, c'est-à-dire les phénomènes fonctionnels, alors on ne comprendrait pas que la quantité en fût si petite. Si l'urée et ses analogues se produisent dans les phénomènes d'accroissement et d'entretien nutritif si actifs chez l'embryon, il n'est pas admissible qu'un tel travail, prolongé pendant toute la vie fœtale, aboutisse à la formation de quelques centigrammes, ou même de quelques grammes de substance. Il faut, dans ce cas, que les matières uriques qui ne se retrouvent point dans le fœtus soient reprises par la mère. Le chorion et le placenta sont des organes urinaires.

Nous avons entrepris des recherches pour soumettre l'une et l'autre hypothèse à l'épreuve expérimentale et pour décider

entre elles. Ces expériences, dont les occasions sont rares et les difficultés nombreuses, consistent à analyser comparativement chez les Mammifères le sang de la veine et de l'artère utérine, celui de l'artère et de la veine ombilicale au double point de vue des gaz du sang et des matières excrémentitielles.

Lorsqu'on cherche dans les auteurs les faits relatifs à ces questions, on n'en trouve aucun qui y soit directement applicable. En rapportant la production d'urée à 1 kilogr. du corps on voit qu'en remontant vers la vie fœtale cette production va continuellement en augmentant. Pour la période de vingt-quatre heures, on trouve dans l'espèce humaine :

Adulte .....	0 <sup>gr</sup> ,5
Adolescent (13 à 16 ans).....	0 <sup>gr</sup> ,6
Enfant (8 à 11 ans).....	0 <sup>gr</sup> ,8
Enfant (3 à 6 ans).....	1 <sup>gr</sup> . (1)

Mais les indications s'arrêtent là et ne nous conduisent pas jusqu'à la vie fœtale. La progression va-t-elle en continuant? Il semble qu'il n'en soit rien, car d'après Robin et Verdeil (1) l'urine des enfants en bas âge ne contient pas sensiblement d'urée.

Les expériences que nous avons entreprises nous paraissent seules en état de lever les doutes et de trancher la question de la sécrétion urinaire chez le fœtus.

4° *Du sucre dans le liquide allantoïdien.* — Cl. Bernard a démontré que le sucre de glycose, élément indispensable à l'existence de l'adulte, remplissait un rôle essentiel dans le développement fœtal. On peut dire, sans exagération, que l'embryon vit dans une solution de sucre. Le liquide allantoïdien, le liquide amniotique, en sont chargés. Cl. Bernard a également signalé son existence dans le liquide qui distend le sac urinaire : divers observateurs l'ont retrouvé dans le contenu de l'estomac.

(1) Uhle, *Wiener medic. Wochenschr.*, 1859.

(2) Robin et Verdeil, *Traité de chimie anatomique et physiologique*, 1853, t. II, p. 500.

Nous nous sommes proposé de suivre ses variations aux différents âges dans le liquide allantoïdien et de les comparer aux variations du liquide amniotique. Nous avons employé la méthode de dosage indiquée par M. Cl. Bernard (1). On se débarrasse des matières albuminoïdes au moyen du sulfate de soude, et l'on fait usage de la liqueur titrée de Peligot. Nous avons opéré uniquement sur des fœtus de Mouton placés autant que possible dans des conditions comparables. La méthode d'analyse ne serait pas applicable sans modification au fœtus de Veau : en effet, au contact des liqueurs alcalines bouillantes l'allantoïne fournit de l'acide oxalique et de l'ammoniaque. Cette dernière substance masque la réaction cuprique.

Le tableau suivant rend compte de nos expériences. Nous y joignons les quelques rares déterminations de ce genre que nous avons rencontrées dans les auteurs :

*Quantités de sucre du liquide allantoïdien et du liquide amniotique aux différentes époques de la gestation (Mouton).*

FETUS DE MOUTON.			LIQUIDE ALLANTOÏDIEN glycose pour 1000.	LIQUIDE AMNIOTIQUE glycose pour 1000.
Age.	Longueur.	Poids.		
4 <sup>e</sup> semaine.	2 <sup>c</sup> ,5	2 <sup>gr</sup>	2,6	1
5 <sup>e</sup> semaine.	»	»	2,4	0,6 (Majewsky)
6 <sup>e</sup> semaine.	6 <sup>c</sup> ,5	16 <sup>gr</sup>	2,6	0,6
7 <sup>e</sup> semaine.	»	»	4,4	1 (Majewsky)
8 <sup>e</sup> semaine.	11 <sup>c</sup> ,5	77 <sup>gr</sup>	»	1
9 <sup>e</sup> semaine.	14 <sup>c</sup>	110 <sup>gr</sup>	3,8	0,7
10 <sup>e</sup> semaine.	16 <sup>c</sup>	178 <sup>gr</sup>	2,6	0,6
11 <sup>e</sup> semaine.	20 <sup>c</sup> ,5	326 <sup>gr</sup>	2,8	1,3
12 <sup>e</sup> semaine.	27	757 <sup>gr</sup>	3	2,7
13 <sup>e</sup> semaine.	28	1040 <sup>gr</sup>	3,3	2,9
14 <sup>e</sup> semaine.	30,5	1100 <sup>gr</sup>	3,7	3,7 (*)
17 <sup>e</sup> semaine.	37	2010 <sup>gr</sup>	2,9	3 (**)

(\*) Urine recueillie, 0,55 de sucre ; pas d'albumine.

(\*\*) Densité du liquide allantoïdien, 1,02 ; densité du liquide amniotique, 1,01.

— Dans l'estomac on trouve 75 grammes de liquide contenant 1 pour 1000 de glucose.

Ce tableau montre que la teneur du liquide allantoïdien en sucre varie peu dans le cours de la gestation. Nous voyons, au

(1) Cl. Bernard, *Revue scientifique*, 1874, n° 19.

contraire, la proportion de sucre augmenter d'une manière continue dans le liquide amniotique, si bien que vers la fin du quatrième mois elle est le triple de ce qu'elle était à la fin du premier. La fixité de composition du liquide allantoïdien vient à l'appui de notre opinion que ce liquide est une sérosité, et que l'accumulation de la sécrétion urinaire ne joue qu'un rôle à peu près nul dans sa constitution.

#### VI. — SIGNIFICATION GÉNÉRALE DE L'ALLANTOÏDE.

Les faits exposés dans cette étude forment les éléments d'une monographie de l'allantoïde. Les conclusions partielles qu'ils comportent ont été exposées chemin faisant.

Permettent-ils une conclusion générale, c'est-à-dire une conception complète de l'allantoïde, de sa signification, de son origine, de son rôle?

L'observateur doit toujours craindre, en répondant trop affirmativement à des questions si controversées, de compromettre l'exactitude des faits par l'incertitude des interprétations. Nous obéissons, cette réserve indiquée, à la nécessité scientifique qui oblige à synthétiser les résultats de détail dans une vue d'ensemble.

1° *Signification.* — L'allantoïde est une séreuse.

Sa structure, les qualités de son contenu, ses connexions le démontrent.

*a* Sa *structure* est celle des séreuses. α Son revêtement présente les caractères morphologiques et chimiques des endothéliums. Il est formé d'une couche unique d'écailles minces; celles-ci ne s'imprègnent point dans leur masse mais se colorent à leurs limites sous l'action du réactif argentique; elles ne sont point sujettes à la mue habituelle aux épithéliums; elles ne s'infléchissent point pour tapisser des tubes glandulaires, ce qui est le cas des épithéliums muqueux; elles laissent transsuder le sérum sanguin.

β Son *stroma* est formé d'une membrane à fibres parallèles à surface régulière peu vasculaire.

γ Sa surface externe est doublée d'un tissu conjonctif lâche

analogue au tissu cellulaire sous-séreux, riche en vaisseaux.

Ce tissu conjonctif est en continuité, par la gelée de Wharton, avec le tissu fibreux du péritoine pariétal, c'est-à-dire de la grande séreuse de l'embryon.

Le liquide allantoïdien a la composition des sérosités; comme elles, il renferme de l'albumine (sérine), et une petite proportion de matériaux excrémentitiels.

Que l'allantoïde soit une séreuse, cela avait été dit, mais non démontré. Les auteurs détruisaient leur propre hypothèse en acceptant des résultats inconciliables avec elle. Ils admettaient deux, ou encore trois couches dans cette formation, dont une couche externe, vasculaire et séparable, qui était considérée comme la plus importante. Chez les animaux à placentation limitée, discoïde ou zonaire, il fallait ajouter à ces couches une nouvelle couche externe, cellulaire, dont l'apparition n'était pas expliquée; nous avons rattaché (par notre théorie du cœlome) cette particularité à la loi générale de la formation des séreuses.

On ne savait point comment la séreuse allantoïdienne s'abouchait avec la muqueuse vésicale; on devait supposer qu'il y avait continuité entre les deux revêtements, tandis qu'il y a superposition. On admettait que l'excrétion urinaire contribuait pour une bonne part à la constitution du liquide allantoïdien, et, en tous cas, que les produits excrémentitiels qu'il renferme venaient de cette origine, ce qui n'est nullement avéré, comme nous l'avons montré dans notre discussion.

2° *Origine et évolution.* — Le feuillet moyen du blastoderme et le feuillet interne sont les origines de l'allantoïde, d'après tous les embryogénistes. La question est de savoir quelle part revient à chacune de ces assises dans la constitution de la vésicule à ses débuts; quelle part leur revient dans la suite de son évolution.

L'intervention du feuillet moyen dans la constitution de l'allantoïde est certaine et claire. Il fournit le stroma sous-jacent à l'endothélium. La part du feuillet interne est obscure. On peut admettre, avec les observateurs récents, Remak, Kölliker,

Schenk, Dobrynin, Gasser, Olivetti, qu'au début il constitue le revêtement cellulaire interne. Mais, que devient-il plus tard ?

Pouvons-nous reconnaître cet épithélium intestinal cylindrique dans les cellules endothéliales que nous avons décrites et qui offrent des caractères tout différents ? Jusqu'à ce qu'une constatation directe ait nettement établi que l'épithélium intestino-glandulaire est bien l'antécédent de l'endothélium allantoïdien, nous serons peu disposés à accepter l'idée d'un changement aussi radical. L'histoire de l'embryogénie nous fournit, à la vérité, selon la remarque de Kölliker, des exemples d'un métamorphisme bien profond, et la diversité des formes histologiques ne prouve pas nécessairement la diversité des origines. Mais ici trop de raisons plaident contre l'identité du revêtement allantoïdien et du revêtement intestinal.

C'est d'abord la différence des formes cellulaires, puis la différence de leurs caractères qui sont ici ceux des séreuses, là ceux des muqueuses ; enfin, la superposition découverte par nous du revêtement allantoïdien au revêtement vésical, lequel pourrait être plus vraisemblablement rattaché à l'épithélium intestinal. Le dernier argument nous est fourni par la comparaison de l'endothélium intra-allantoïdien avec l'endothélium extra-allantoïdien, dans le cas où il y a un cœlome. L'identité de ces revêtements est une présomption de leur identité d'origine ; l'un et l'autre proviendraient du feuillet moyen.

Le rôle du feuillet intestino-glandulaire dans l'évolution de l'allantoïde a été tout au moins exagéré : ce qu'on en a dit doit être reporté au feuillet moyen, au tissu conjonctif *inter-annexiel* qui est le prolongement de ce feuillet moyen (*Urwirtelmasse*). La vésicule allantoïde, au moins dans sa partie extra-fœtale, nous apparaîtra comme une cavité creusée dans ce tissu et transformée en séreuse, selon la loi qui préside ordinairement à la formation des séreuses adventives, des bourses muqueuses, etc. Dans la partie intra-fœtale (vessie) il restera à élucider les rapports de cette séreuse avec la couche intestinale.

Chez les Mammifères à placenta limité ce tissu interstitiel, très-raréfié déjà, pourrait se creuser entre l'allantoïde et les

autres organes extra-embryonnaires, se condenser à leur surface et constituer par le même mécanisme que précédemment, la pseudo-séreuse que nous avons appelée le *cœlome externe* (voy. pl. 10, fig. 1). La loi de His, qui est sujette à tant d'exceptions, recevrait au moins confirmation dans ce cas : l'endothélium naîtrait bien du feuillet moyen.

Nous ne voulons pas transformer en certitude les probabilités de la théorie que nous exposons ici ; nous n'oublions pas que la saine critique scientifique interdit d'attribuer aux interprétations, même les plus vraisemblables, l'autorité qui n'appartient qu'aux faits.

*Rôle.* — Quant au rôle de l'allantoïde, il ne sera bien apprécié que lorsque la physiologie de la vie fœtale sera plus avancée. On peut dire d'une façon générale que cette vésicule a les fonctions des séreuses, et d'une manière particulière qu'elle remplit, pour la vascularisation du placenta, le rôle mécanique de support ou de conducteur que tous les auteurs lui ont toujours reconnu.

## SECONDE PARTIE.

### LE CHORION.

#### I. — DÉFINITION.

Le *chorion* est l'enveloppe externe de l'œuf renfermant tout à la fois le fœtus et ses annexes.

Ce nom a été introduit dans la science par Galien. La forme du sac chorial est celle même de l'utérus sur lequel il se moule exactement, chez les femelles à gestation simple. Chez les femelles dont l'utérus loge plusieurs fœtus, chacun d'eux a un chorion indépendant, qui, dans la plupart des cas, offre seulement des rapports de contiguïté avec les chorions voisins. La configuration générale de ces chorions multiples est celle d'un sac ovoïde.

Le chorion subit dans certaines de ses parties des modifications anatomiques qui le transforment en un organe nouveau, le *placenta fœtal*. C'est par le chorion et le placenta fœtal que



s'établissent les relations entre l'embryon et l'utérus; c'est par là que le jeune animal puise les matériaux de sa nutrition et en rejette les déchets dans l'organisme maternel. Le rôle que jouent ces organes dans l'accomplissement de la vie embryonnaire est donc considérable : cette importance explique l'attention particulière dont le chorion a été l'objet de la part des anatomistes ; elle justifie la nécessité du travail que nous avons entrepris pour en élucider la composition histologique.

## II. — ORIGINE.

Les anatomistes font intervenir dans la constitution du chorion trois éléments : la tunique vitelline primitive, le feuillet externe du blastoderme, la couche externe ou vasculaire de l'allantoïde.

L'accord cesse dès qu'il s'agit de savoir comment ces trois couches participent à la formation de l'enveloppe choriale. Les uns admettent qu'elles coexistent superposées dans le chorion définitif : les autres, avec Coste, qu'elles s'y succèdent. Il y a par conséquent, selon Coste (1), trois chorions successifs : le *chorion primaire* composé de la tunique vitelline garnie de houpes villeuses ; plus tard le *chorion secondaire* formé aux dépens du feuillet blastodermique externe ; enfin un *chorion tertiaire* ou définitif constitué aux dépens de la couche périphérique de l'allantoïde.

Milne Edwards (2) rendant compte de la théorie de Coste, d'après laquelle il y aurait substitution et non coexistence des éléments choriaux, s'exprime ainsi :

« La question me paraît difficile à décider pour ce qui est » relatif à la tunique vitelline ; mais, d'après ce que l'on voit » dans l'œuf de certains Mammifères, les Ruminants par exemple, je pense que la tunique blastodermique au moins est une » des parties constitutives du chorion définitif. »

Cette manière de voir est entièrement justifiée par nos obser-

(1) Coste, *Histoire du développement*, t. I, p. 82.

(2) Milne Edwards, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée*, 1870, t. IX, p. 480.

ventions. Le tissu conjonctif, auquel on a donné le nom impropre de couche externe de l'allantoïde, ne fait que doubler le revêtement cellulaire du chorion définitif et ne saurait en aucune façon lui donner naissance; il ne peut avoir par conséquent qu'une part accessoire et non exclusive dans la formation de l'enveloppe chorale. La même observation s'applique aux Pachydermes. Chez les Rongeurs, le rôle de l'allantoïde dans la formation du chorion est encore plus effacé, sauf pour la partie de celui-ci qui se transforme en placenta; l'explication donnée pour les Ruminants n'est plus applicable, puisque l'allantoïde n'est en contact avec le chorion que sur une petite étendue: il semble que les homologues soient rompues. Mais la considération du tissu conjonctif interannexiel (voy. plus haut) nous amène à faire rentrer ce cas et celui des autres animaux à placenta limité, carnivores, insectivores, primates, dans la même règle générale; c'est toujours le même tissu conjonctif, continuation du feuillet moyen, qui forme le stroma du chorion; que ce tissu paraisse plus dépendant de l'allantoïde comme chez les Ruminants, ou qu'il paraisse plus dépendant de la vésicule ombilicale comme chez les Rongeurs ou les Carnivores, ce sont là de simples particularités qui n'en altèrent ni l'origine, ni la signification.

Il est bien certain qu'au moins en ce qui concerne le troisième chorion, la théorie de Coste est inexacte. La couche allantoïdienne (pour employer le langage courant) ne se substitue point aux couches précédentes, elle s'y superpose.

Pour les deux premiers chorions la difficulté est plus grande. Le second fait-il disparaître le premier? Les faits actuellement connus obligent à admettre cette substitution. Mais avant de parler des rapports réciproques de ces deux couches, il importe d'être éclairé sur leur origine et leur signification individuelles.

La première enveloppe de l'œuf est la *tunique vitelline*. Ce nom de tunique vitelline ne désigne point, comme on le pourrait croire, la même enveloppe extérieure qui limite l'ovule non fécondé et que l'on décrit autour du vitellus sous le nom de *membrane vitelline*. Si celle-ci entre dans sa composition, il y

intervient aussi bien d'autres éléments. Les embryogénistes ont fait de grands efforts pour fixer la nature de ces éléments et leur provenance. On ne devra pas s'étonner de la poursuite à laquelle donnent lieu ces problèmes de détail qui naissent à chaque instant sous les pas de l'observateur : leur importance est amplifiée par l'éloignement de la période vitale à laquelle ils se rapportent, et l'on peut dire avec raison qu'il n'y a point de petites questions à propos de l'ovogénèse.

Certains auteurs considèrent donc la tunique vitelline comme formée de l'épithélium des glandes utriculaires de l'utérus qui s'est accolé à l'ovule : d'autres la considèrent comme le produit de l'épithélium qui entoure l'ovule dans la vésicule de de Graaf. Ed. Van Beneden (1) distingue la membrane vitelline ovulaire, du premier chorion de l'œuf arrivé à maturité : la membrane vitelline est l'enveloppe de l'œuf primordial, formée par solidification de son protoplasma ; le chorion est une membrane anhiste sécrétée par les cellules épithéliales de l'ovaire ou de l'oviducte autour de l'œuf mûr et fécondé.

Le second chorion (substitué au premier) a pour origine la membrane *subzonale* ou *séreuse*, c'est-à-dire la portion du feuillet externe du blastoderme qui ne participe ni à la formation de l'amnios, ni à celle du revêtement cutané de l'embryon. Le feuillet externe comprend en effet trois régions : l'une qui revêt l'embryon ; la seconde qui forme l'amnios proprement dit ; la troisième qui se détache des précédentes pour venir s'accoler à la membrane externe de l'œuf, a été appelée improprement membrane séreuse (*Serose Hülle*, *subzonal Membrane*) et constitue le second chorion.

C'est Baer qui a fait connaître le mode de formation de l'amnios et l'évolution du feuillet blastodermique externe ; cette découverte est le résultat « d'une des observations les plus sub- » tiles et en même temps les plus importantes de toute l'em- » bryologie, car seule elle donne la clef de la constitution de » l'œuf. Cette unique découverte, ajoute Bischoff, suffirait pour

(1) E. Van Beneden, *Recherches sur la composition et la signification de l'œuf*. Bruxelles, 1870.

» lui mériter une place parmi les meilleurs observateurs, quand  
 » bien même elle n'aurait pas été surpassée, chez lui, par d'au-  
 » tres plus importantes encore (1). »

Comment est composée cette *membrane séreuse*? Pour Baër, il n'y avait aucun doute : le feuillet externe seul participait à la formation de l'amnios et conséquemment à celle de la *membrane séreuse* que nous appellerons désormais *chorion secondaire*. Mais, depuis lors, on a constaté que le feuillet externe n'était pas seul engagé dans le repli qui produit l'amnios : il est accompagné par la lame externe du feuillet moyen, lame musculo-cutanée (*Hautmuskelpatte*). Remak, le premier, a signalé cette disposition ; il a vu dans la paroi amniotique quelques fibres musculaires qui témoignaient de la présence de cette lame musculo-cutanée et qui expliquaient les contractions de l'amnios observées chez le Poulet par Baër, et étudiées depuis par Remak, Vulpian et Kölliker.

Le feuillet moyen qui participe par sa lame externe à la constitution de la membrane amniotique, s'arrête-t-il aux limites de cette membrane, à l'ombilic amniotique, ou bien se prolonge-t-il dans le chorion secondaire (*Seræse Hülle*?) Kölliker (2) prétend que la lame musculo-cutanée ne s'étend que sur l'amnios proprement dit et que le chorion secondaire est uniquement formé par le feuillet externe du blastoderme ou feuillet corné.

Schenk (3) a récemment repris l'étude de cette question. Il fait apercevoir une difficulté de l'explication de Remak ; en effet, nulle part dans l'embryon la lame musculo-cutanée ne se transforme en tissu conjonctif, et il devient dès lors improbable qu'en dehors de l'embryon elle donne naissance au tissu conjonctif des parois de l'amnios. Schenk lève cette difficulté en montrant qu'il existe dans la paroi amniotique une troisième couche qui n'avait point été signalée avant lui, c'est le prolon-

(1) Bischoff, *Traité du développement*, p. 670.

(2) Kölliker, *Entwicklungsgeschichte*, etc., p. 104.

(3) Schenk, *Lehrbuch der vergleichenden Embryologie*, p. 151. Wien., 1871.

gement de la partie indivise du feuillet moyen (*Urwirbel masse*), source de tous les tissus conjonctifs.

La constitution du chorion secondaire qui fait suite à la membrane amniotique est-elle la même? Si Schenk ne répond pas directement à cette question, les figures qu'il donne y répondent implicitement (fig. 78 et 79, p. 154 et 155). Elles montrent le prolongement des éléments essentiels de l'amnios dans la portion réfléchie, c'est-à-dire dans le chorion secondaire. On doit donc admettre, contrairement à Kölliker, que, dans cette membrane, le tissu conjonctif du feuillet moyen (*Urwirbel masse*) est représenté.

Cette conclusion est importante à notre point de vue; elle justifie notre conception du tissu conjonctif interannexiel, d'après laquelle ce tissu, au lieu d'être une dépendance exclusive de l'allantoïde, pourrait être rattaché aussi bien aux autres annexes, et aurait, quelle que soit sa situation, pour origine constante le tissu conjonctif de l'*Urwirbelmasse*.

D'après cela, le chorion secondaire passerait graduellement vers sa couche interne ou profonde, au tissu interannexiel de même nature et de même origine que lui. Ce tissu conjonctif muqueux est celui que les auteurs ont rattaché comme couche à l'allantoïde et qui forme le chorion tertiaire de Coste. Le développement de la vésicule allantoïde ne ferait que renforcer et condenser ce tissu.

La discussion critique à laquelle nous venons de nous livrer aboutit, on le voit, à une conception large et compréhensive des rapports des annexes, de leur structure, de leur continuité avec les tissus fœtaux, conception qui est en accord avec les observations des auteurs les plus récents et qui nous a été suggérée par nos propres résultats.

En particulier, nous résumerons nos connaissances sur l'origine du chorion de la manière suivante :

Le chorion primitif est le produit (confondu avec la membrane vitelline) des cellules épithéliales de l'ovaire ou de l'oviducte déposé autour de l'œuf mûr et fécondé.

Le chorion secondaire est formé par la partie du feuillet

externe du blastoderme qui ne participe point à la constitution de l'amnios, ce feuillet étant doublé par un tissu conjonctif peu abondant, prolongement du feuillet moyen (partie indivise, *Urwirbelmasse*). Ce tissu conjonctif est identique à celui que les auteurs appellent le feuillet externe ou vasculaire de l'allantoïde. Il y a continuité histogénétique entre eux. Le développement du sac allantoïdien ne fait que renforcer cette couche et en permettre l'abondante vascularisation. *Il n'y a donc pas de troisième chorion, ou chorion allantoïdien.* Quant à la question de savoir si le chorion secondaire coexiste avec le chorion primaire ou le fait disparaître, nous accepterons, avec Reichert et Kölliker, cette dernière opinion. Ce remplacement d'une membrane par une autre fait évanouir toutes les difficultés que soulève l'idée de leur transformation. On sait que le premier chorion est anhiste, tandis que le second est épithélial (Chien). S'il n'y avait pas substitution de l'un à l'autre on ne comprendrait point par quel métamorphisme les villosités du chorion primaire, prolongements homogènes d'une membrane elle-même anhiste, pourraient se transformer sur place en amas cellulaires et vascularisés, comme le sont les villosités du chorion secondaire et définitif.

Il résulte de là que des trois chorions admis par les anciens auteurs, il n'y en a qu'un seul qui subsiste, c'est le chorion secondaire. C'est à lui, par conséquent, que se rapportera notre description.

### III. — DISPOSITIONS ANATOMIQUES DU CHORION CHEZ LES DIFFÉRENTS ANIMAUX.

Il y a, d'après ce que nous avons dit, chez les Mammifères, deux chorions successifs : l'un éphémère, l'autre définitif. Ils présentent, dans les différents ordres, des caractères que nous devons étudier isolément, pour les comparer ensuite.

1° *Ruminants.* — Le *chorion primaire* ne peut être observé que sur des fœtus très-jeunes. La formation de l'amnios, phénomène très-précoce, comme l'on sait, est le signal de sa disparition. Au vingtième jour, sa résorption est complète chez l'embryon du Mouton.

Si on l'observe, en temps convenable, on aperçoit deux particularités qui distinguent ce chorion primaire de celui de quelques autres animaux, tels que les Carnivores et les Rongeurs. Sa surface est à nu ; elle n'est pas recouverte de cette couche albumineuse épaisse qui entoure l'œuf du Lapin et qui lui fournit peut-être des matériaux pour son premier développement. On pourrait dire encore, dans un autre sens, que ce chorion est nu, glabre ou chauve (*chorion læve*). Il n'offre pas les prolongements vilieux, anhistes, qui forment les villosités primaires à la surface de l'œuf du Lapin et du Chien. L'histoire de cette membrane transitoire est contenue dans ces quelques mots.

Le *chorion définitif* offre au contraire une très-grande importance et comporte des renseignements plus développés.

Si l'on ouvre un utérus de Brebis gravide, on constate que le chorion n'adhère pas à la muqueuse maternelle ; il s'en sépare avec la plus grande facilité, sauf de place en place, où des excroissances appelées caroncules placentaires ou *cotylédons fœtaux* entrent en connexion avec des excroissances correspondantes de la muqueuse utérine ou *cotylédons maternels*. Lorsque l'animal vient d'être sacrifié et surtout lorsqu'il est dans une période avancée de la gestation, les tractions exercées entre les deux membranes sont impuissantes à en amener la séparation sans rupture. Si l'on attend quelques heures ou une journée le dégagement des deux espèces de cotylédons devient possible sans déchirure. Il est d'autant plus facile, toutes choses égales d'ailleurs, que l'âge du fœtus est moins avancé : et chez les plus jeunes, il est aussi aisé que s'il y avait simple accollement et non point pénétration réciproque des tissus cotylédonaire.

Lorsqu'on opère la séparation, on s'assure qu'il y avait une sorte d'intromission du cotylédon fœtal dans le cotylédon maternel : les houppes ou les touffes vilieuses de celui-ci sortent des cryptes alvéolaires du cotylédon utérin, comme le doigt se dégage du gant qui le recouvrait ou, selon la comparaison de M. Weber, comme le sabre sort du fourreau. Après que l'isole-

ment est achevé, les orifices de ces cryptes utérins restent béants : d'autre part, le chorion est complètement séparé et on peut en faire l'étude.

Le chorion apparaît comme un sac fusiforme, bicorné, un peu infléchi pour s'adapter à la forme de l'utérus, et dans lequel on peut distinguer deux parties : les cotylédons, la membrane qui leur est interposée et qui les supporte.

Chez le Mouton, les cotylédons sont des masses arrondies, convexes, tomenteuses. Chez le fœtus de Vache, ces masses sont au contraire creusées en forme de coupe, concaves. Leur constitution sera étudiée plus loin, à propos du placenta fœtal : nous dirons seulement qu'ils résultent de l'assemblage d'une multitude d'arbuscules ou de touffes villoses : on peut s'assurer de cette composition en examinant un cotylédon flottant dans l'eau ou dans un liquide conservateur.

Le nombre de ces appendices est assez variable d'une espèce à l'autre : il y en a une soixantaine environ chez le Mouton. Chez la Biche, Harvey n'en a compté que cinq. Ils sont distribués sans régularité : cependant, on peut admettre qu'ils forment sensiblement quatre séries linéaires étendues à la surface de l'œuf d'un pôle à l'autre. Ils sont plus pressés et plus nombreux vers les extrémités que dans la partie moyenne : ils font défaut dans le voisinage des pôles, vers les points qui terminent l'œuf où l'on croyait, avant nos observations, que le chorion était percé pour donner passage à l'allantoïde. La disposition des cotylédons dépend moins de quelque condition inhérente au fœtus que de conditions particulières à la mère : leur place sur le chorion est déterminée par la position des cotylédons maternels à la surface de l'utérus, car ceux-ci préexistent et survivent à la gestation. Nous verrons en effet que le chorion présente dans un très-grand nombre de points les dispositions vasculaires et autres qui sont essentielles pour la formation des cotylédons : mais ces préparatifs n'aboutissent, pour ainsi parler, que dans les parties qui correspondent à des cotylédons utérins ; partout ailleurs, ils avortent.

Dans l'intervalle des cotylédons, le chorion se montre comme



une membrane opaque ; sa couleur grisâtre tire sur le rouge, dans les points et les circonstances où la vascularisation est abondante. Cette membrane se montre sillonnée de très-nombreux canaux sanguins dont les uns se rendent aux cotylédons tandis que les autres se perdent et se ramifient dans la membrane même. Elle n'est point unie et lisse : elle offre un aspect légèrement tomenteux et présente des accidents de surface que nous devons faire connaître. L'apparence varie d'ailleurs suivant l'époque du développement et ces variations correspondent à l'évolution de certains éléments. Chez les fœtus très-jeunes, la membrane est nettement villose et opaque : les cotylédons ne sont point encore visibles ; mais leur place est indiquée par une formation rudimentaire développée dans l'épaisseur du chorion. Ce sont des îlots ou mieux des archipels formés de petites élevures blanchâtres parsemées sur un espace circulaire ou elliptique qui dessine la base du futur cotylédon. Dans les interstices laissés libres entre ces petites punctuations circulent et se ramifient des vaisseaux sanguins très-ténus, mais déjà très-nombreux.

Un peu plus tard, vers la septième semaine de la gestation, les cotylédons fœtaux sont suffisamment développés pour recouvrir et cacher cette sorte de substruction préalable. Mais dans le nombre il y en a de moins avancés et l'on peut, pour ainsi dire, observer tous les degrés de passage entre ces cotylédons rudimentaires et ceux qui sont constitués. Le chorion présente dans leur voisinage immédiat un aspect particulier : une espèce de zone blanchâtre formée de petits îlots de même nature que les précédents entoure leur base d'implantation. Chez des fœtus plus avancés (huitième semaine) on voit les éléments de cette couronne se continuer avec un réseau délicat offrant le même aspect et s'étendant entre les cotylédons. Vers la quinzième semaine, ce réseau est dans tout son épanouissement. Lorsque l'on ouvre l'utérus, ou qu'on l'observe par transparence, on aperçoit à travers sa paroi cette espèce de réticulum à mailles larges, d'un blanc mat, qui se détache admirablement sur le fond général. Nous n'avons pas connaissance qu'on ait

signalé ce réseau ou qu'on lui ait accordé d'importance. Il mérite pourtant une grande attention, en raison du rôle intéressant qu'il paraît jouer dans la nutrition du fœtus. Nous l'avons appelé *réseau des plaques choriales*. Il sera examiné plus loin.

En dehors de ce réseau remarquable, on aperçoit encore, à l'œil nu, sur la surface du chorion, une très-mince pellicule blanchâtre, opalescente, découpée en mailles assez régulières laissant dans leurs intervalles des lacunes arrondies.

Chez le Veau, cette pellicule a une légère teinte jaunâtre. Les lacunes qu'elle présente correspondraient aux orifices des glandes de l'utérus dont elle-même serait une dépendance. Ercolani (1) prétend en effet que cette pellicule ne serait autre chose que la *caduque*, dont les anatomistes n'admettent point l'existence chez les Ruminants. Seulement cette caduque, au lieu d'adhérer, comme la caduque humaine, à la surface interne de l'utérus, adhérerait au chorion.

Nous ne ferons plus qu'une seule remarque, c'est que le chorion possède essentiellement la même constitution dans toutes ses parties, aussi bien dans la portion qui est en contact avec le sac allantoïdien que dans celle qui se trouve en rapport avec l'amnios.

2° *Pachydermes*. — Le chorion des Pachydermes se différencie de celui des Ruminants par un caractère très-apparent ; il ne présente point de cotylédons ou de placentas fœtaux délimités. Les choses se passent de la même manière chez les Solipèdes, les Chameaux, les Dromadaires, les Lamas et les Cétacés. Ces animaux constituent le groupe des Mammifères à *placenta vilieux ou diffus*.

L'aspect de la membrane choriale diffère aussi de ce qu'il est chez les Ruminants. Elle est épaisse, de couleur rosée, formée d'un tissu qui a l'aspect des tissus infiltrés de l'œdème. On éprouve les plus grandes difficultés à séparer cette membrane des organes qu'elle enclôt, l'amnios, l'allantoïde : sa friabilité

(1) Ercolani, *Mémoire sur les glandes utriculaires de l'utérus*, trad. franç., p. 30. Alger, 1869.

est telle qu'elle se rompt et se détache par lambeaux dans les points où on la saisit. La séparation devient tout à fait impossible vers les extrémités du sac chorial. Dans cette région, le chorion change d'aspect, il cesse d'être aussi épais : il se réduit à une couche vasculaire mince qui semble distendue par le développement exubérant de l'allantoïde sous-jacente.

En somme, la première inspection révèle déjà dans le chorion trois zones différentes : une zone médiane, équatoriale, constituant une membrane épaisse, hypertrophiée, qui est sans doute la partie la plus active physiologiquement comme elle est la plus développée anatomiquement ; au delà et de part et d'autre, une zone mal délimitée d'avec la précédente, moins épaisse, dans laquelle les vaisseaux sont plus écartés et le tissu moins abondant et moins infiltré ; au delà, enfin, les cornes du chorion où la membrane est atrophiée, et constitue des sommets morts.

Cette division se trouve encore confirmée par le mode de distribution des *plaques choriales*. Nous avons trouvé ces plaques chez le Porc aussi bien que chez le Mouton ou le Veau. Cependant elles sont moins évidentes : le contraste est moins net entre les mailles du réseau où elles sont peu condensées et les lacunes où elles font défaut : leur disposition a plus d'uniformité et leur couche mince est dissimulée par l'épaisseur du stroma chorial. En abandonnant à la dessiccation un lambeau de chorion préalablement étendu, on voit les plaques se montrer manifestement, surtout si l'on a eu soin de prendre un fœtus à la période où cette production est dans son entier développement, c'est-à-dire vers le milieu de la vie fœtale. Les plaques choriales existent donc ici ; mais ce que nous voulons faire remarquer, c'est leur disposition : la couche à peu près continue qu'elles forment occupe particulièrement la zone moyenne à l'exclusion des zones extrêmes.

L'étude de la structure fournira une confirmation des vues précédentes, d'après lesquelles il y aurait dans le chorion même du Porc un partie spécialisée, formant ceinture autour du fœtus. On verrait poindre, pour ainsi dire, chez cet animal, qui

est un des types des Mammifères à placenta diffus, une disposition qui s'accroîtra chez l'Éléphant, dont le placenta est presque entièrement zonaire, et qui atteindra son complet épanouissement chez les carnivores. Nous avons pensé qu'il y avait intérêt à signaler le fait, au point de vue zootaxique ; il tend en effet à effacer ou au moins à atténuer les différences embryogéniques signalées entre des animaux assez voisins : en second lieu, il restreint l'importance des caractères placentaires en montrant la continuité des transitions entre les uns et les autres.

En ouvrant l'utérus d'une truie, on s'assure que le chorion n'y adhère nullement, au moins pendant la première moitié de la gestation. Il se produit une adhérence légère dans la seconde moitié de la vie fœtale. Cet état de choses pourrait s'expliquer par le développement plus avancé des villosités choriales. Ercolani (1) l'interprète comme une présomption de plus en faveur de l'existence de la néoformation utérine qu'il a découverte chez tous les Mammifères et qui servirait, selon lui, à loger les villosités choriales. En détachant les deux membranes vers la fin de la gestation, on voit en effet le chorion se détacher comme si les villosités qu'il présente sortaient d'orifices correspondants de la couche tomenteuse de formation nouvelle développée à la surface de l'utérus.

Ajoutons enfin que chez la Truie en gestation on trouve, quelque temps après la mort, une assez grande quantité de ce liquide, interposé entre le chorion et l'utérus, que les auteurs ont appelé le *lait utérin*, et auquel on a attribué le rôle principal dans la nutrition du fœtus.

3° *Rongeurs*. — Chez le Lapin, le *chorion primaire* offre une particularité dont nous avons fait mention ailleurs. Il fait corps avec une épaisse couche d'albumine amassée pendant le trajet à travers la trompe. Bischoff, qui a observé un grand nombre d'œufs à cette époque reculée de leur évolution, dit que cette masse albumineuse possède une texture stratifiée ; elle est

(1) Ercolani, *Mémoire sur les glandes utriculaires de l'utérus et l'organe glandulaire de néoformation*, trad. franç., p. 38. Alger, 1869.

de consistance gélatineuse, élastique, et forme autour de l'œuf une coque véritable quoique mal délimitée extérieurement (1). C'est là sans doute un trait particulier, mais sans grande importance différentielle, car on trouve chez d'autres animaux, chez la Truie et Brebis par exemple, une couche d'albumine autour de l'œuf. Baër même avait noté ce dernier fait. La disposition présentée par l'œuf du Lapin n'a donc de remarquable que son degré plus marqué. Bientôt (vers le sixième jour) cette couche tend à se liquéfier et à disparaître ; la surface de l'œuf offre alors des villosités disposées par groupes irréguliers et épars : chacune d'elles présente des bords garnis de dentelures arrondies. On n'y découvre ni cellules, ni noyaux de cellules : elles sont formées d'une masse transparente, légèrement granuleuse. Bischoff les a représentées dans son atlas (pl. 9, fig. 42 D). Cette absence de structure est, comme nous savons, le trait général des villosités primaires.

Le *chorion secondaire ou définitif* est complètement formé vers le dixième jour. Lorsque ayant ouvert la paroi utérine on en écarte les bords, de manière à observer l'œuf en place, on aperçoit à sa surface une membrane qui n'appartient pas en réalité au fœtus quoiqu'elle le recouvre. Ce sont les strates superficielles de la muqueuse utérine séparées de leur support et adhérentes à l'œuf. Elles s'en détachent du reste très-facilement et permettent d'apercevoir alors le chorion véritable.

Celui-ci apparaît à l'œil nu comme une membrane lisse, transparente et très-mince : un espace arrondi, réservé sur son étendue, ayant la figure d'une sorte de Champignon lobé, constitue le placenta fœtal et adhère intimement au placenta maternel ; celui-ci est plus petit, débordé et comme logé dans le précédent. Le chorion supporte ce placenta fœtal, de configuration discoïde comme chez les Primates, les Insectivores et les Cheiroptères, mais séparé ici le plus souvent en deux ou trois lobes.

En dehors de cet espace, se développe la membrane choriale

(1) Bischoff, *Traité du développement*, p. 603.

proprement dite ou, en d'autres termes, la portion du chorion qui ne répond pas à l'allantoïde. Cette membrane paraît vasculaire dans une partie de son étendue ou quelquefois dans toute son étendue.

A quelles branches sanguines est due cette vascularité? ce n'est point aux vaisseaux allantoidiens, puisque ceux-ci sont limités au placenta; c'est aux vaisseaux omphalo-mésentériques, c'est-à-dire aux vaisseaux de la vésicule ombilicale ou de la première circulation qui persistent ici, tandis qu'ils disparaissent prématurément avec la vésicule elle-même, chez les Pachydermes et les Ruminants. Le fait de la persistance de la vésicule ombilicale, ou mieux de la persistance de ses vaisseaux chez les Rongeurs est bien connu depuis les recherches de Bischoff. Si nous le rappelons ici, c'est en vue de ses conséquences et non pas de sa nouveauté. L'artère omphalo-mésentérique qui conduit le sang dans le département vasculaire et la veine omphalo-mésentérique qui l'en ramène se réunissent en un cordon commun; celui-ci se détache du cordon ombilical proprement dit, à quelque distance de l'ombilic. Il semble au premier abord que cette branche nouvelle soit une simple division du tronc principal; mais on s'aperçoit bien vite qu'elle en est indépendante et que leur relation consiste en un simple accollement. Nous avons réussi, chez un Cobaye parvenu au dernier terme de la vie fœtale, à pousser une injection par l'artère mésentérique prise dans l'embryon; la masse colorée a pénétré dans tout le réseau chorial qui s'est montré extrêmement riche et favorable à l'examen microscopique.

L'injection directe prouve donc à défaut de l'observation continue que ces vaisseaux choriaux sont ceux de la vésicule ombilicale et qu'ils forment un système d'irrigation sanguine très-important, système dont le rôle physiologique doit être en rapport avec le développement anatomique; enfin, elle manifeste l'indépendance de la circulation placentaire et de la circulation choriale. L'injection se limite en effet à un gros vaisseau veineux qui entoure le placenta circulairement, sans lui envoyer aucune branche: c'est le *sinus terminal* (*sinus termi-*

*nalis* de la première circulation) ; il s'alimente dans les ramifications de l'artère de même nom.

C'est donc bien la vésicule ombilicale qui double le chorion et lui fournit des vaisseaux. Le cordon que nous avons mentionné plus haut est constitué par ces vaisseaux unis aux restes du conduit vitello-intestinal oblitéré. La vésicule elle-même est vidée : on admet que ses deux parois accolées se sont confondues avec le chorion en une membrane unique.

Si l'on considère que la vésicule ombilicale a disparu par accolement de ses parois et par résorption de son contenu, tandis que ses vaisseaux omphalo-mésentériques prenaient au contraire une extension exubérante, il devient clair que le chorion est seul intéressé à leur conservation et à leur fonctionnement.

La manière dont se fait l'accolement exigerait quelques éclaircissements nouveaux. Ce serait un utile complément au travail de Bischoff sur le développement de l'œuf du Lapin (1843) et du Cochon d'Inde (1852) et à celui de Reichert sur le même sujet (1861). Il serait particulièrement intéressant pour nous de constater qu'il y a un tissu conjonctif appréciable au-dessous de l'épithélium chorial avant que la vésicule ombilicale vienne s'y appliquer et de suivre la continuité de ce tissu avec le tissu allantoïdien ou interannexiel. Il s'agirait en second lieu de vérifier que des deux parois accolées de la vésicule ombilicale celle qui vient doubler le chorion est dépourvue de vaisseaux, ceux-ci se distribuant, comme on l'a dit, exclusivement à la face qui regarde vers l'embryon et nullement à celle qui touche le chorion.

Dans le cours de nos recherches, nous avons eu l'occasion d'observer, conformément à la donnée précédente, que les vaisseaux sont le plus abondants vers la profondeur de la membrane et qu'il existe entre eux et le revêtement cellulaire une mince assise périvasculaire de tissu conjonctif. La connaissance du processus par lequel se fait l'union des membranes expliquerait en même temps pourquoi il n'y a point de communication entre les vaisseaux utéro-placentaires et omphalo-mésentériques.

En examinant la structure du chorion, plus loin, nous aurons l'occasion de revenir sur ces détails.

4° *Carnivores*. — Nous dirons peu de chose des dispositions générales du chorion chez les Carnivores.

L'œuf de la Chienne et des Carnassiers en général est, à cause de ses dimensions, le plus facile à reconnaître dans l'ovaire. C'est grâce à cette condition favorable que Baër, en 1827, put le découvrir et par là faire rentrer les animaux les plus élevés, les Mammifères, dans la condition qui est celle de toute l'animalité et que Harvey exprimait dans son aphorisme célèbre : *Omne vivum ex ovo*.

On ne s'étonnera pas que l'œuf du Chien soit devenu, à la suite de cette importante découverte, l'objet de recherches répétées. Nous mentionnerons celles de Baër, Sharpey, Coste, E. H. Weber et Bishoff.

L'œuf, fécondé, mobile dans les trompes et dans l'utérus jusqu'au quinzième jour environ, a conservé sa forme sphérique. Il est entouré d'une couche albumineuse moins condensée que celle des Rongeurs. A partir de ce moment, il commence à prendre une forme ellipsoïdale et montre les villosités homogènes du *chorion primaire*. Au vingtième jour environ, l'adhérence est complète. Les villosités primaires sont étendues sur toute la surface de l'œuf.

Bientôt le chorion primaire se résorbe, d'après Reichert et Kölliker. Le *chorion secondaire* apparaît, par suite du développement de l'amnios. Dès la première apparition, si nous en croyons Kölliker (1), le sac chorial est chauve vers les deux pôles, et les villosités nouvelles, cellulaires, sont concentrées dans une zone annulaire qui entoure l'œuf. C'est le premier rudiment du placenta, qui ici nous apparaît sous une forme nouvelle, celle d'une ceinture (*placenta zonaire*). Cette zone correspondra précisément au contact de la vésicule allantoïde avec le chorion.

Nous n'avons pas réussi à vérifier si réellement à cette époque

(1) Kölliker, *Entwicklungsgeschichte*, p. 161.



précoce où les villosités secondaires apparaissent, elles sont déjà distribuées en ceinture, ou bien si cette disposition est un phénomène plus tardif résultant du développement de l'allantoïde à la suite duquel les villosités se conserveraient suivant la ligne équatoriale et s'atrophieraient aux pôles. L'occasion de vérifier ce fait est extrêmement rare; il faut saisir une période très-fugace et d'ailleurs de date irrégulière. L'intérêt de cette observation serait pourtant considérable au point de vue de l'appréciation des rapports entre l'allantoïde et le placenta. Si en effet celui-ci est dessiné d'avance, les vaisseaux allantoïdiens n'interviennent point dans le tracé de sa forme, mais seulement dans l'achèvement de sa structure. La dépendance du placenta et de l'allantoïde ne serait donc pas aussi absolue que les premiers embryogénistes l'avaient pensé. Nous aurions ainsi une confirmation nouvelle d'une pensée que nous exprimions au début de cette étude. C'est précisément à cause du prix que l'on peut attacher à cette conclusion que nous croyons nécessaire d'en mettre la démonstration à l'abri de tout reproche. Nos propres observations ne sont pas suffisantes; la phrase de Kölliker, quoique affirmative, n'indique pas assez une recherche dirigée spécialement vers la vérification de ce fait, pour qu'il soit possible de s'en contenter et de conclure (1).

A partir du vingt-quatrième jour et jusqu'à la fin de la gestation, le chorion du Chien apparaît comme une membrane lisse et mince, transparente, non vasculaire, à laquelle vient s'appliquer la vésicule ombilicale qui persiste chez ces animaux.

Les dispositions et les rapports anatomiques du chorion étant connus, nous passons maintenant à l'étude de sa structure. Il importe de faire ici une observation. Le chorion, comme nous l'avons vu, comprend deux parties : le placenta, la partie extra-

(1) Bischoff ne semble pas favorable à cette manière de voir. Il pense que les villosités sont primitivement distribuées sur toute la surface, sauf l'extrémité des pôles, et que la forme de ceinture résulte de l'accroissement rapide de ces extrémités, tandis que le milieu marche avec moins de rapidité; mais nous savons que Bischoff peut avoir confondu les villosités primaires avec les villosités définitives (voy. Bischoff, *op. cit.*, p. 133).

placentaire. Nous examinerons ces deux parties chez les Ruminants, chez les Pachydermes et chez les Rongeurs : nous ajouterons au contraire peu de lumières à ce que l'on sait du placenta des Carnassiers.

#### IV. — STRUCTURE DU CHORION.

Nous suivrons, pour l'étude du chorion, la même marche que dans la description de l'allantoïde. Nous en examinerons les détails dans l'ordre suivant :

1° *Surface externe* du chorion constituée par un revêtement épithélial particulier en rapport avec la muqueuse utérine.

2° *Surface interne* reliée à l'allantoïde par un tissu conjonctif muqueux décrit à propos de cette dernière membrane.

3° *Stroma* du chorion ou membrane propre.

Nous examinerons, à ce propos, des productions non encore signalées, et que nous appellerons les *plaques choriales*.

Nous dirons un mot des hippomanes.

4° Vaisseaux, artères, veines, capillaires.

1° SURFACE EXTERNE DU CHORION. — Chez les Ruminants, le chorion, étudié dans l'intervalle des cotylédons, se montre comme une membrane bien limitée extérieurement et séparable de la muqueuse utérine, mal limitée au contraire vers l'intérieur, où elle se continue avec le tissu allantoïdien.

La surface externe est formée d'un revêtement cellulaire que nous examinerons dissocié en ses éléments, puis en place et tel qu'il se présente sur une coupe de la membrane.

*Méthode d'examen.* — La dissociation peut se faire dans le nitrate d'argent en solution très-diluée ou dans l'alcool  $\frac{1}{3}$ , suivant la méthode indiquée par Ranvier (1). Pour obtenir les éléments du chorion bien isolés, à l'abri de tout mélange avec les éléments des membranes voisines, on peut employer le procédé suivant :

On comprend une portion du sac chorial entre deux ligatures ; on détache les parties voisines en les coupant très-près des

(1) Ranvier, *De l'emploi de l'alcool dilué en histologie* (Arch. phys., 1871).

deux fils. On plonge rapidement le sac dans l'eau pour débarrasser la surface des matières qui pourraient la souiller, ou bien on l'introduit directement dans le liquide dissociant et on l'y laisse séjourner quelques heures. En agitant la préparation de temps en temps, des lambeaux de l'épithélium se détachent, que l'on achève de dissocier sur la lame de verre dans une goutte de la solution colorante.

*Éléments.* — Chez le Mouton, les éléments que l'on observe sont des cellules de forme polyédrique, plus allongées dans le sens de leur implantation sur le stroma chorial. Leurs dimensions sont variables entre des limites peu étendues. Chacune présente un, et quelquefois deux noyaux très-apparents et nucléolés.

Ces cellules possèdent une membrane d'enveloppe dont on apprécie très-bien l'existence au moyen du nitrate d'argent en solution très-faible.

On trouve mélangés à ces éléments une autre espèce de cellules différentes, par leurs formes et leurs dimensions, des précédentes. Celles-ci sont beaucoup plus volumineuses, ovoïdes, à noyaux multiples, beaucoup moins abondantes que les premières, et remplissent par conséquent un rôle accessoire dans la constitution du revêtement.

*CONTENU.* — Ce qui doit nous intéresser dans ces éléments, c'est la nature de leur contenu.

*Graisse.* — Ils renferment des matières grasses en grande abondance, à toute époque du développement. Les matières grasses y sont distribuées en granulations : celles-ci sont quelquefois très-fines, d'autres fois elles sont rassemblées en petites gouttelettes déposées dans le protoplasma de la cellule et formant couronne autour du noyau. La nature de ces granulations est démontrée par les caractères suivants : leur forte réfringence, la coloration brune foncée que leur donne l'acide osmique avant que ce réactif colore aucun autre élément, la teinte bleu foncé qu'elles prennent dans le bleu de quinoléine.

Sous l'influence du réactif iodé les éléments du chorion se colorent en jaune, mais sans présenter la teinte foncée acajou,

caractéristique de la matière glycogène. Il n'y a donc point de glycogène à la surface du chorion. M. Cl. Bernard a montré qu'elle n'existait pas davantage dans les cotylédons placentaires. Ce fait constitue le placenta des Ruminants à l'état d'exception par rapport à celui des autres animaux : Rongeurs, Carnivores, etc. La matière glycogène qui ne fait défaut chez aucun mammifère en voie de développement ne manque pas chez le Ruminant; seulement elle est distribuée d'une façon différente; comme nous l'avons vu, elle se trouve à la surface de l'amnios dans les plaques qui tapissent irrégulièrement cette membrane.

*Bâtonnets.* — On trouve encore dans les cellules du chorion une autre espèce d'éléments : ce sont des baguettes cristallines ou bâtonnets. Ces aiguilles cristallines, extrêmement fines (épaisseur  $1 \mu$ ), ne sont pas réparties indifféremment dans toutes les cellules du revêtement. Elles sont particulièrement abondantes dans les cellules correspondantes à cette couche d'un blanc jaunâtre qui, chez le Mouton, s'étend comme un vernis sur la surface du chorion en formant des mailles régulières. Devons-nous voir dans cette couche la pellicule jaunâtre qu'Ercolani considère comme le débris de la caduque utérine entraînée avec le chorion? L'examen histologique ne permet point cette interprétation pour le revêtement superficiel dont nous parlons; celui-ci, en effet, se montre essentiellement composé des mêmes cellules qui se rencontrent dans les autres points. La seule différence consiste dans la plus grande abondance des bâtonnets cristallins. Ces bâtonnets sont associés en faisceau ou isolés : souvent ils occupent toute la cellule.

Ils sont moins abondants dans le chorion du Veau : chez ce dernier, par contre, le pigment jaunâtre qui colore la pellicule est en plus grande quantité. Il est à noter que l'on trouve aussi chez le Veau, entre le chorion et le placenta, des concrétions souvent très-nombreuses, sous forme de grains obstruant les follicules utérins.

Les réactions micro-chimiques ne nous ont rien appris de la nature des bâtonnets ou des grains. D'autre part, on ne peut

isoler une quantité de ces matériaux suffisante pour en tenter l'essai chimique. Nous ne pouvons, par conséquent, faire autre chose que d'en signaler l'existence. Il faut cependant indiquer un des résultats négatifs auxquels nous sommes parvenu. Guidé par certaines idées préconçues, nous avons cherché si les bâtonnets ne seraient point formés par des urates ou de l'acide urique. Nous avons recueilli, après raclage, une certaine quantité d'épithélium sur lequel nous avons essayé la réaction de la murexide. L'épreuve a été négative.

Nous ne quitterons pas ce sujet sans faire observer que les cellules à bâtonnets teintées en jaune qui forment la couche réticulée sont dans un rapport évident de configuration avec la muqueuse utérine et les ouvertures de ces follicules.

*Conclusion.* — Tels sont les résultats que nous a donnés l'étude des éléments isolés du chorion chez le Mouton et le Veau. Ils nous amènent en premier lieu à une conclusion différente de celle de Winkler cité par Schenk (1). « Le chorion, dit » cet auteur, présente essentiellement la même structure que » l'amnios. On trouve à sa surface un épithélium plat à plusieurs couches. » L'épithélium du chorion, polyédrique, allongé dans le sens de son implantation, ne correspond nullement à l'épithélium amniotique pour sa forme; encore moins lui ressemble-t-il par la nature du contenu cellulaire.

En second lieu, nous avons insisté sur la présence de la graisse. Or ce n'est pas seulement dans les cellules choriales que la graisse a fait élection; on rencontre des granulations graisseuses très-fines jusque dans les cellules de la paroi des petits vaisseaux, et cela, nous le répétons, pendant toute la durée de la vie embryonnaire. On a signalé (2), au moment de la naissance, dans les viscères de l'homme et des mammifères, une abondante diffusion de granulations graisseuses: cet état graisseux décroît ensuite rapidement. Natalis Guillot (3) a trouvé une quantité moyenne de 12 pour 100 de graisse dans les pou-

(1) Schenk, *Lehrbuch der vergleichenden Embryologie*, p. 461. Wien, 1874.

(2) J. Parot, *Arch. de phys.*, 1871-72, p. 45.

(3) Natalis Guillot, *Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, juillet 1847.

mons de l'enfant qui n'a point encore respiré ; après quelques heures ce chiffre tombe à 6 pour 100 et s'y maintient toute la vie. On ignore à quel moment de la vie intra-utérine cette sorte de stéatose diffuse débute dans le corps de l'embryon. L'observation précédente nous montre qu'elle se manifeste déjà dans le chorion à une époque très-reculée, alors que les fonctions nutritives sont presque entièrement dévolues aux annexes fœtales.

La présence des matières grasses dans le chorion à l'état de granulations, de gouttelettes, et jamais en amas considérables, jamais sous la forme de cellules adipeuses, montre que ces substances ne sont pas là en dépôt, mais en voie de mouvement nutritif continu. *On pourrait comparer les cellules épithéliales du chorion ainsi chargées de granules graisseux à celles du revêtement de l'intestin pendant la digestion.*

*Pachydermes.* — Chez le Porc, les éléments qui composent le revêtement épithélial du chorion ont une forme mieux caractérisée : ce sont des cellules cylindriques implantées perpendiculairement sur la surface et y formant en général une seule couche continue. Elles se terminent inférieurement par une facette plane, et non par une pointe mousse, comme cela arrive pour les éléments de l'épithélium improprement appelé cylindrique, et qui est bien plutôt cylindro-conique. Ici la forme cylindrique est bien accusée. L'extrémité supérieure de ces cellules présente une sorte de crête mousse, une élévation qui dépasse la ligne régulière du revêtement. C'est une partie modifiée ; elle ne se colore point par le carmin, tandis que le noyau se teinte fortement en rouge et le protoplasma en rose clair.

Les cellules choriales du Porc présentent aussi en certains points des granulations graisseuses, mais nous n'y avons point rencontré les bâtonnets si fréquents chez le Mouton, ni les granulations pigmentaires abondantes chez le Veau.

*Rongeurs.* — On doit distinguer, dans le chorion des Rongeurs, deux régions d'étendue inégale : l'une est tapissée intérieurement par la vésicule ombilicale, et vascularisée par les artères et les veines omphalo-mésentériques ; l'autre est en

dehors de la vésicule ombilicale et ne reçoit point de vaisseaux. La limite entre les deux est établie par le *sinus terminalis* : leur superficie est très-différente, selon les cas. Tantôt le chorion sus-ombilical couvre tout le champ et ne laisse qu'une bande étroite pour la partie non vascularisée ; tantôt, au contraire, il ne forme qu'une aire arrondie et limitée au milieu de la membrane non vasculaire.

Le revêtement de ces deux parties est différent.

La partie non vascularisée comprise entre le bord du placenta et le *sinus terminalis* présente des éléments très-analogues à ceux du Porc ou des Ruminants. Ils sont disposés en une seule couche. Leur forme est, chez le Cobaye, celle de cellules cylindriques, peu allongées, offrant un prolongement libre du côté de la muqueuse utérine.

Dans la partie sus-ombilicale le revêtement épithélial change d'aspect. Chez le Lapin il est velouté, et cette apparence est due à des prolongements vilieux qui s'élèvent de la surface. Ces villosités sont formées par la réunion d'un certain nombre de cellules pédiculées qui rayonnent en éventail d'un point d'implantation commun. Les cellules en question, arrondies et élargies à leur extrémité libre, s'atténuent et adhèrent les unes aux autres par leur extrémité apointie, de manière à constituer une sorte de bouquet, ou de pinceau conique. Elles possèdent un ou deux noyaux nucléolés. Il n'est pas rare de trouver dans le voisinage de celles-ci, détachés et flottants, d'autres éléments ayant essentiellement la même forme, peut-être la même origine, mais différents par leur aplatissement et leurs nombreux noyaux.

Pour déduire les conclusions que comporte cet examen il nous faut anticiper sur notre plan d'exposition et rappeler la disposition générale du placenta fœtal.

Le placenta fœtal des Lapins est composé de deux ou plusieurs lobes ou cotylédons contigus. Eschricht pensait que chacun de ces lobes résultait de l'accolement d'une multitude de plis membraneux enchevêtrés. Hollard et les observateurs récents ont reconnu que les lobes placentaires étaient, en réalité, formés par des faisceaux coniques à sommet inférieur ; ces fais-

ceaux ont pour éléments « des villosités d'une forme parfaitement simple, c'est-à-dire sans ramifications, semblables à de » petites lanières attachées au chorion (1) ».

Nous voyons ainsi la forme et l'arrangement des villosités placentaires offrir la plus grande analogie avec la forme et l'arrangement des villosités choriales précédemment décrites. On pourrait morphologiquement considérer celles-ci comme le premier degré de celles-là. La seule différence consiste en ce que les villosités choriales sont monocellulaires, tandis que les villosités placentaires sont pluricellulaires et vascularisées. On pourrait d'ailleurs atténuer encore cette différence en faisant remarquer qu'il y a une sorte d'adaptation entre la forme monocellulaire et l'absence des vaisseaux. La membrane qui supporte les houppes cellulaires dont nous avons parlé ne renferme point de vaisseaux superficiels. Ceux que l'on observe sont profonds et proviennent de la paroi interne de la vésicule ombilicale ; la paroi externe, celle qui double directement le chorion, n'est pas vasculaire, selon la remarque de Bischoff, de Kölliker et de H. Weber. Plus tard, lorsque les trois lames sont confondues en une couche unique, cette particularité n'est plus observable. Ce processus ne modifie en rien le rôle physiologique de la membrane au point de vue des échanges qu'elle peut permettre ; mais il explique que les vaisseaux ne pénètrent point dans les villosités choriales, et par conséquent rend compte, jusqu'à un certain point, de leur structure anatomique différente de celle des villosités placentaires.

Ces détails nous semblent jeter une vive clarté sur le rôle de la membrane choriale extra-placentaire. On a déjà soupçonné que la partie sus-ombilicale du chorion des Rongeurs devait servir à des échanges nutritifs entre le fœtus et la mère, et constituer à côté du placenta allantoïdien une sorte de placenta omphalo-mésentérique ou ombilical, complémentaire du premier.

L'idée d'attribuer au chorion des Rongeurs le rôle d'un pla-

(1) H. Hollard, *Recherches sur le placenta des Rongeurs* (Ann. des sc. nat., 4<sup>e</sup> série, 1863, t. XIX, p. 227).



centa n'est pas entièrement nouvelle. Elle n'avait toutefois en sa faveur que deux probabilités; nous sommes allé plus loin dans la voie de la démonstration en apportant un troisième argument qui n'est pas le moins concluant. Une première présomption était fournie par l'abondante vascularisation de la membrane en dedans de l'enceinte du sinus terminal, vascularisation qui lui assigne un rôle dans la nutrition de l'embryon. En second lieu, des anatomistes nombreux, Hollard, 1863, Ercolani, 1869, etc., ont remarqué en dehors de la surface placentaire de l'utérus, c'est-à-dire en regard du chorion sus-ombilical, le rudiment des dispositions anatomiques qui ont leur complet développement dans le placenta maternel. La muqueuse forme en ces points des plis nombreux dont la structure est la même, au degré près, que celle des follicules placentaires. La présence des villosités que nous signalons sur le chorion et leur analogie avec les villosités placentaires constitue un troisième ordre de preuves qui vient fortifier les précédentes.

En tout cas, on y trouvera peut-être, au point de vue zootaxique, les éléments d'une distinction entre les diverses espèces d'animaux à placentation discoïde : les uns possédant seulement le placenta allantoïdien, les autres ayant en outre une sorte de placenta ombilical.

#### V. — SURFACE INTERNE DU CHORION.

Le chorion, chez les Ruminants et les Pachydermes, confine par sa face interne à l'allantoïde. L'étude de cette face a donc été faite lorsque nous avons décrit la structure de la membrane allantoïdienne. Chez les Rongeurs, la face interne du chorion est en rapport avec la vésicule ombilicale qui fait corps avec elle dans la plus grande partie de son étendue. Dans les autres points elle est en rapport avec la cavité du *cœlome externe* dont nous avons également parlé.

Il serait inutile de reproduire des faits déjà signalés. Nous devons donc passer immédiatement à la description de la membrane choriale étudiée non plus sur ses faces, mais dans son épaisseur.

## VI. — MEMBRANE CHORIALE; STROMA DU CHORION.

*Méthode d'examen.* — La structure de la membrane choriale doit être étudiée sur des coupes.

On étale un lambeau de la membrane sur un cadre de liège : on le plonge dans une solution d'acide picrique, ou mieux encore dans le liquide de Müller, si l'on tient à bien voir, en même temps que le stroma, ses rapports avec l'épithélium. Après quelque temps de séjour dans les liquides précédents, la membrane est mise dans la solution de gomme; puis enfin, dans l'alcool, où on la laisse durcir. On peut la soumettre alors à des coupes bien perpendiculaires à sa surface et en pratiquer l'examen.

La coupe montre un tissu conjonctif composé de faisceaux de fibres disposés dans des plans sensiblement parallèles à la surface. Ces faisceaux, bien que plus volumineux et disposés sur une épaisseur beaucoup plus grande que dans l'allantoïde, constituent une membrane beaucoup moins résistante, qu'on déchire facilement à l'aide d'une légère traction, même sur les pièces durcies. La trame, en effet, est loin d'être serrée : elle ne forme pas au-dessous de l'épithélium une couche membraneuse continue, mais seulement un feutrage plus ou moins condensé. Vers la profondeur, les faisceaux se continuent et se prolongent avec le tissu conjonctif muqueux qui sépare le chorion de l'allantoïde et qui a été étudié à propos de cette dernière membrane.

La face la plus superficielle de la membrane choriale, sous-jacente au revêtement épithélial, n'est point lisse et unie. Entre les groupes de fibres sont interposées des cellules étoilées, aplaties généralement dans des plans parallèles à la surface, séparées les unes des autres par des faisceaux fibreux. Ces cellules de tissu conjonctif sont superposées en plusieurs assises.

PLAQUES CHORIALES. — C'est dans l'épaisseur du stroma chorial que se trouvent distribuées les plaques blanchâtres en réseau, dont nous avons signalé l'existence. Leur nature, leur évolution, leur abondance, leur assignent un rôle important

dans les phénomènes de la vie fœtale. Nous devons nous y arrêter.

*Nature.* — Pour apprécier la nature et la situation de ces productions, il importe de les étudier sur un fœtus de Mouton arrivé à la période moyenne de son développement, de la douzième à la dix-septième semaine, alors que la longueur de l'embryon varie entre 16 et 32 centimètres. A ce moment le réseau des plaques choriales a atteint le point culminant de son évolution : elles sont dans leur plein épanouissement ; elles ne vont point tarder à entrer dans la période de régression ; chez le fœtus à terme on n'en trouvera plus de traces.

Ces plaques choriales, au premier abord, semblent superficielles. Ce n'est là qu'une apparence. On s'assure facilement qu'elles n'ont aucun rapport avec l'épithélium superficiel : on peut enlever celui-ci en balayant la surface du chorion avec le pinceau, après l'avoir laissé séjourner dans un liquide dissociateur, tel que l'alcool. Le réseau des plaques, loin d'être altéré par cette préparation, apparaît plus clairement. Il est distribué dans l'épaisseur du tissu conjonctif qui forme le stroma de la membrane.

La matière de ces plaques est disposée en amas granuleux. Les particules dont elles sont composées n'affectent pas de formes régulières ; leur volume est aussi variable que leur configuration.

Pour en fixer la nature nous avons eu recours aux différents réactifs micro-chimiques. Ni l'alcool, ni l'éther, ni l'eau, ni la glycérine ne les attaquent : l'action de ces diverses substances ne paraît pas en diminuer sensiblement le volume ou en altérer la forme. Cette épreuve exclut les corps gras, l'urée, et tous les sels solubles. L'acide chlorhydrique les fait immédiatement disparaître sans résidu et sans effervescence ; par là se trouvent exclus également l'acide urique, les urates et les carbonates.

Ces dépôts sont formés de phosphates terreux et presque exclusivement de phosphate de chaux.

Voici sur quels caractères nous fondons notre assertion :

La membrane choriale étant isolée, séparée de l'allantoïde,

débarrassée par le raclage ou par l'action du pinceau de son épithélium superficiel, est étalée et tendue sur un cadre. Elle est lavée dans un courant d'eau longtemps continué ; on la laisse séjourner dans l'alcool et dans l'éther, si l'on croit nécessaire de la débarrasser plus complètement de la petite proportion de substances étrangères que ces deux menstrues peuvent entraîner.

La membrane bien lavée est alors mise en contact, à froid, avec une petite quantité d'acide chlorhydrique fort. La substance des plaques est dissoute : elles disparaissent presque immédiatement. Le liquide est recueilli : on y ajoute l'eau aiguisée d'acide chlorhydrique qui sert à compléter le lavage.

On filtre, afin de séparer la petite quantité de débris organiques qui peuvent avoir été entraînés.

C'est sur cette solution filtrée que va désormais porter la recherche :

On sature le liquide avec de l'ammoniaque. Dès que la neutralisation est obtenue, on voit se former dans la liqueur un dépôt floconneux qui se rassemble, par le repos, au fond du vase. On recueille ce dépôt sur un filtre ; on le lave de manière à le débarrasser complètement de l'ammoniaque en excès. On le dessèche, et l'on obtient ainsi une poudre blanche en quantité suffisante pour se prêter aux vérifications chimiques. Un fœtus de Mouton de 28 centimètres nous a fourni plus d'un gramme de substance.

On prend une petite quantité de la substance solide, on la dissout dans l'acide chlorhydrique en quantité aussi faible que possible.

La potasse, la soude, l'ammoniaque, donnent des flocons d'un précipité gélatineux qui ne se redissout point dans un excès d'alcali (phosphate de chaux).

On ajoute un excès d'acétate de soude dans la solution chlorhydrique ; on verse ensuite une très-petite quantité de perchlorure de fer. On obtient un précipité jaunâtre gélatineux (phosphate de peroxyde-de fer) qui disparaît si l'on ajoute du perchlorure de fer en excès ou de l'ammoniaque.

Toutes ces réactions appartiennent au phosphate tribasique de chaux.

Enfin, et cette fois la réaction est caractéristique des phosphates, on prend une petite quantité de la poudre blanchâtre obtenue, on la dissout dans l'acide azotique : on ajoute quelques centimètres cubes d'une solution de molybdate d'ammoniaque dans l'acide azotique. Il se produit immédiatement une coloration d'un jaune vif qui va s'accroissant et qui s'accompagne d'un dépôt pulvérulent si l'on chauffe le tube à réaction à la flamme de la lampe à alcool.

L'existence de la chaux est mise en évidence de la manière suivante : On prend la solution chlorhydrique de la substance, on ajoute un excès d'acétate de soude, on verse de l'oxalate de potasse et l'on observe un précipité blanc cristallin d'oxalate de chaux, présentant la forme octaédrique caractéristique.

Les épreuves précédentes nous permettent de conclure que le dépôt des plaques chorales est principalement constitué par du phosphate de chaux tribasique, c'est-à-dire par le phosphate des os. On y trouve également une petite quantité de phosphate de magnésie. En effet, lorsque dans la liqueur précédente on a ajouté l'oxalate de potasse goutte à goutte, de manière à ne pas en introduire un excès, et qu'on a séparé l'oxalate de chaux sur un filtre, l'ammoniaque versée dans le filtratum donne encore un léger trouble.

En somme, la matière des plaques chorales est la matière même des os, sauf le carbonate de chaux qui n'y existe pas ou qui s'y trouve en faibles proportions. Cette particularité ne diminue point la valeur de notre conclusion. Nous rappellerons, en effet, ce que Milne Edwards (1) a écrit à propos de la constitution des os :

« Ce sel (le carbonate de chaux) ne paraît remplir qu'un rôle » très-secondaire dans la constitution des os. Il est en faible » proportion chez les jeunes individus, ainsi que dans les parties » osseuses de nouvelle formation, et il devient plus abondant

(1) Milne Edwards, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée*, 1874, t. X, p. 257.

» avec les progrès de l'âge ; la quantité relative en est aussi plus  
 » grande dans les os spongieux que dans le tissu osseux com-  
 » pacte. Il y a même quelques raisons de croire que le carbonate  
 » calcaire est un produit excrémentiel provenant de la décom-  
 » position du phosphate basique de chaux par l'acide carbonique  
 » des liquides de l'économie animale, plutôt qu'une des parties  
 » constitutives essentielles du tissu osseux. »

*Distribution.* — La substance osseuse, ou du moins phosphatée, n'est jamais contenue dans les éléments cellulaires de la membrane. Elle est déposée dans les interstices des éléments, entre les fibres qui s'écartent pour loger ces amas granuleux. Cette disposition se constate facilement sur une coupe mince du chorion simplement durci dans l'alcool : les grains sont rassemblés en groupes, qui, sur la coupe, présentent une disposition elliptique allongée. Les éléments cellulaires appliqués sur les faisceaux du tissu conjonctif n'offrent jamais avec les amas granuleux que des rapports de contact. Cette observation est d'accord avec ce que l'on sait des dépôts de phosphate qui se produisent dans le tissu ostéoïde des Mammifères et le transforment en tissu osseux. Les éléments cellulaires, les cellules étoilées, sont toujours respectées par le dépôt calcique : celui-ci n'envahit que la substance fondamentale.

L'arrangement en réseau que présentent de bonne heure ces plaques blanchâtres sur la membrane choriale étalée est une particularité de leur histoire dont nous avons dû chercher l'explication. Doit-on attribuer à quelque condition de l'appareil circulatoire cette configuration si spéciale du dépôt ? Il ne nous a point paru qu'il en fût ainsi. En examinant une membrane choriale injectée où les plaques sont à un degré convenable de développement, on s'assure facilement que le réseau des taches blanchâtres ne correspond nullement au réseau sanguin artériel ou veineux.

Nous nous sommes demandé s'il n'y aurait pas alors dans le tissu conjonctif un système de lacunes ou de canaux particuliers analogues à des lymphatiques et préparés d'avance pour le dépôt des phosphates terreux. Nous devons dire que ni les coupes

faites sur la membrane durcie, ni les tentatives d'injections interstitielles dans le tissu n'autorisent à conserver cette supposition. Nous sommes convaincu qu'il s'agit là d'un simple dépôt effectué, sans appareil particulier, entre les éléments fibreux du chorion.

*Évolution des plaques.* — Nous avons dit que les plaques choriales ne présentaient pas un égal développement à toutes les périodes de la vie fœtale. Rares au début, absentes à la fin, c'est à une période intermédiaire, mais déjà voisine de la naissance, que leur production atteint son point culminant. Elles présentent, en conséquence, une évolution liée de quelque manière à l'accroissement de l'embryon ; la connaissance de ce rapport projeterait sans doute une certaine lumière sur des phénomènes obscurs de la nutrition de l'embryon.

Le premier rudiment des plaques choriales se montre aussitôt qu'apparaissent sur le chorion les vestiges des futurs cotylédons fœtaux. Les embryons du Mouton peuvent avoir alors une longueur de 10 millim. à 30 millim. ; leur âge est de quatre à six semaines. A ce moment on voit se dessiner nettement sur la surface du chorion des espaces circulaires distingués des parties voisines par un dépôt de granulations blanchâtres légèrement saillantes, régulièrement allongées, entre lesquelles courent des vaisseaux sanguins nombreux et bien développés. Ces masses granuleuses ont été observées par des anatomistes, mais sans qu'ils en connussent la nature ou la signification. Panizza (1) parlant de l'emplacement des futurs cotylédons fœtaux de la Vache, s'exprime ainsi : « En ces points, le chorion » devient plus opaque et parsemé de petites saillies ou granula- » tions blanchâtres et molles plus ou moins développées, selon » l'âge de l'embryon. Observés à la loupe, ces espaces se » montrent plus ou moins allongés et transparents ; ils sont les » rudiments des cotylédons du fœtus. » Pour nous, ces concrétions blanchâtres ne sont autre chose que les premiers débuts de la formation des plaques choriales ; en suivant pas à pas

(1) Panizza, *Sopra l'utero gravido di alcuni Mammiferi*, p. 13. Milano, 1866.

leurs modifications on en acquiert la preuve. On remarquera, sans aucun doute, ce rapport singulier topographique et chronologique entre l'apparition des dépôts phosphatés et celle des villosités des cotylédons.

Lorsque les cotylédons sont plus avancés en organisation on voit les granulations phosphatées former autour de leur base une auréole ou une couronne, dont les éléments radiaires se continuent avec un réseau de même nature caché par la masse cotylédonaire. Plus tard le développement exubérant du cotylédon dissimule le dépôt du chorion sous-jacent ; mais il suffit de soulever le pédicule pour apercevoir le dépôt disposé tout autour du point d'implantation et semblant se perdre dans la substance même du placenta. Mais déjà à ce moment le réseau n'est plus limité aux cotylédons ou à leur voisinage : rayonnant de ces centres, il a envahi les intervalles qui les séparent. On aperçoit ses travées, ses lacunes et ses mailles dans la plus grande partie de la surface du chorion. Ses caractères sont fixés : au degré près, le dépôt chorial est déjà ce qu'il sera plus tard.

Le plus grand développement du réseau phosphaté correspond à peu près à la sixième période de la vie embryonnaire, de la quatorzième à la dix-septième semaine. Arrivée à ce summum, la production décline très-rapidement : en peu de jours elle diminue ; il n'en reste plus de traces au terme de la gestation. Il est intéressant de noter que ce dépôt des matières osseuses disparaît du chorion au moment même où le travail d'ossification devient le plus actif dans le squelette de l'embryon, et où, par conséquent, ces matières peuvent trouver leur emploi.

*Rôle physiologique.* — L'étude précédente nous montre que les plaques choriales constituent une sorte de réserve ou s'accu- mulent les substances phosphatées en attendant le moment de leur utilisation dans l'organisme fœtal. On peut croire que dans le fait de la disparition de ces substances du chorion et de leur apparition simultanée dans l'appareil squelettique il n'y a pas seulement une simple coïncidence. Nous sommes bien plutôt



tenté d'y voir une corrélation nécessaire et comme la preuve du déplacement de la substance d'abord accumulée dans le chorion et ensuite déposée dans le tissu osseux.

Baër (1), parlant de la membrane du chorion, s'exprime en ces termes : « Elle correspond, dit-il, à la tunique corticale ou » testacée, ou membrane de la coquille des Oiseaux. » Il faudrait aller plus loin, et dire qu'elle correspond en outre à la coquille même qui entoure l'œuf de ces animaux et lui constitue non-seulement un moyen de protection, mais encore une réserve de substances nécessaires au développement (2).

On pourrait rapprocher le phénomène que nous signalons ici de celui qui s'observe chez les Écrevisses au moment de la mue. On trouve à cette époque, d'abord dans la paroi, puis dans la cavité de l'estomac de ces animaux, des masses dures improprement appelées *yeux d'écrevisse* ; ces masses sont de nature calcaire (carbonate et phosphate) ; elles disparaissent rapidement à mesure que la nouvelle carapace se consolide et se calcifie.

Mais le phénomène est plus général encore. Depuis quelques années, dans ses belles études sur la nutrition, Cl. Bernard (3) a insisté sur le *rôle des réserves*. Il a montré que les matériaux qui doivent servir à des échanges nutritifs rapides s'entreposent, s'emmagasinent pour ainsi dire dans certains organes pour être disponibles au moment convenable. Pendant les périodes les plus actives du développement, chez les plantes

(1) Baer, *Epistola de ovi Mammalium et hominis genesi*, p. 5. Lipsiæ, 1827.

(2) Prévost et Morin (*J. de pharm.*, 1846) admettent que pendant l'incubation le poids de la coquille et de la membrane restent constants et par conséquent que leur rôle se borne à celui d'enveloppes. Mais d'autres auteurs à l'avis desquels nous nous rangeons ont observé que le poids de la coquille de l'œuf de Poule diminue pendant l'incubation. Le transport de phosphates que cette diminution semble indiquer serait facile à concevoir, si l'on se rappelle que ces phosphates terreux sont solubles dans les liquides chargés d'acide carbonique : le sang qui vient de respirer dans les vaisseaux allantoïdiens au contact de la coquille étant chargé d'acide carbonique se trouve en effet dans les conditions convenables pour opérer ce transport.

(3) Cl. Bernard, *Cours de physiologie générale du Muséum* (*Revue scientifique*, 1873, p. 537).

comme chez les animaux, le même fait se produit ; sa généralité l'élève donc au rang d'une loi importante. Ainsi en est-il pour la graisse, pour le sucre de cannes, pour la matière glycogène, pour l'amidon, qui sont accumulés et mis en réserve pendant une période d'élaboration ou de préparation organique. Plus tard, l'économie puise dans les réserves qu'elle s'est ménagées lorsqu'elle est obligée de fournir à un travail énergique ou à des dépenses qui ne seraient point compensées par des recettes équivalentes, comme cela arrive au moment du développement des organes embryonnaires, au moment de la mue chez les animaux, pendant l'hibernation, au moment de la germination des graines, au moment de la floraison et de la fructification des plantes bisannuelles ou dicarpiennes.

D'après ce que nous venons de voir il faudrait ajouter à la liste des substances susceptibles d'être entreposées en vue d'une utilisation ultérieure les matériaux de l'ossification chez les Ruminants.

*Stroma et plaques choriales des Pachydermes.* — Les détails que nous venons de fournir ont été observés sur les fœtus des Ruminants : Mouton et Veau. Les mêmes faits se représentent presque sans modification chez les Pachydermes. On retrouve dans le chorion du Porc les mêmes dépôts calcaires que dans celui des Ruminants : ils subissent la même évolution. Les différences sont relatives à des détails sans importance. L'aspect du dépôt chorial est plus irrégulier : les mailles et les lacunes du réseau sont moins bien limitées. Les granulations sont plus volumineuses ; elles forment une couche située plus profondément dans l'épaisseur du chorion ; elles s'amassent même souvent aux limites de la membrane choriale dans le tissu conjonctif interposé à l'allantoïde ; elles y forment des dépôts épais quelquefois de 1 et 2 millimètres, sous forme de traînées blanchâtres à la lumière réfléchie, opaques pour les rayons transmis. Dans quelques circonstances, la matière phosphatée se réunit en masse limitée, englobée par un amas de la substance muqueuse conjonctive sous-jacente du chorion. De cette manière se trouvent constitués des corps indépendants que l'on

peut appeler *hippomanes*, par analogie avec ceux que l'on désigne sous ce nom chez le fœtus du Cheval et de la Vache. Ces corps flottent entre les deux membranes choriale et allantoïdienne ; quelquefois on les trouve à l'intérieur même de cette dernière membrane dans le liquide allantoïdien. Dans ce cas, l'observation que nous venons de faire peut servir à nous révéler leur origine ; elle prouve en effet que, quelquefois, sinon toujours, ces productions se sont formées dans le chorion vers sa couche la plus profonde, et qu'elles ont pénétré dans la cavité séreuse allantoïdienne de la même manière que les corps étrangers des articulations pénètrent dans les séreuses articulaires, chez l'homme.

Le stroma du chorion est également très-analogue chez le Porc et chez les Ruminants. La membrane est beaucoup plus épaisse, et cependant beaucoup moins résistante que celle du Mouton ou du Veau. Examinée à des périodes correspondantes de l'évolution fœtale, elle se montre constituée par un tissu conjonctif plus infiltré, plus jeune, moins avancé en organisation ; les fibres y sont moins abondantes, et les éléments cellulaires, en revanche, y existent en grande quantité. Ces éléments sont riches en protoplasma : ce sont des cellules étoilées du tissu conjonctif, mélangées à des cellules arrondies (cellules migratrices).

Les vaisseaux ne présentent rien de particulier ; ils se comportent comme chez les Ruminants ; ils pénètrent la membrane par sa face profonde et forment un riche réseau capillaire presque immédiatement sous-jacent à l'épithélium superficiel. Nous reviendrons sur leur disposition en décrivant les villosités.

*Rongeurs, Carnivores.* — Il y aurait à rechercher, dans le groupe des Rongeurs et dans celui des Carnivores, par quoi se trouve représenté l'appareil des plaques choriales. Il est vraisemblable que la fonction que remplissent ces dépôts dans le chorion des Ruminants et des Pachydermes est exercée d'une manière plus ou moins analogue ; ce point reste à préciser.

*Hippomanes.* — On désigne sous ce nom des concrétions qui se présentent habituellement dans le liquide allantoïdien des

Solipèdes et des Ruminants. Ces concrétions forment des disques plus ou moins arrondis, de couleur jaunâtre ou brunâtre, de consistance gélatineuse. Le plus souvent on n'en trouve qu'un seul; d'autres fois l'hippomane principal est accompagné d'hippomanes plus petits. Il est rare d'en trouver chez le Mouton; leur présence est au contraire de règle chez les fœtus de Veau et de Jument.

On a cherché à se rendre compte de l'origine de ces corps. Des anatomistes, F. Lecoq (1), Bourgelat, ont observé chez le Cheval des corps analogues à ceux du liquide allantoïdien, pédiculés, situés entre le chorion et l'allantoïde. Si, comme cela est supposable, ces corps sont identiques aux hippomanes flottants, l'origine de ceux-ci deviendrait claire; ils se formeraient dans le tissu conjonctif muqueux interposé à l'allantoïde et au chorion, et s'introduiraient ultérieurement dans la cavité allantoïdienne, à la façon des corps étrangers dans les synoviales articulaires. L'observation que nous avons faite de l'existence d'une masse analogue à un hippomane, entre le chorion et l'allantoïde, chez un fœtus de Porc, corrobore notre opinion. Cette observation nous montrait le dépôt phosphaté chorial servant pour ainsi dire de noyau à l'hippomane; d'après cela, il serait impossible d'admettre, comme le propose F. Lecoq, que ces productions se développent entre l'utérus et le placenta. Il n'y aurait place que pour notre hypothèse.

Il est possible, d'autre part, que ces corps aient des origines différentes et soient de diverses natures. Leur étude n'offre pas d'intérêt, et nous ne les mentionnons ici que pour mémoire.

#### VII. — VAISSEAUX, ARTÈRES, VEINES, CAPILLAIRES.

Le chorion possède un réseau vasculaire extrêmement riche. Ce réseau vasculaire a pour origine les vaisseaux ombilicaux, mieux appelés allantoïdiens; chez les Ruminants et les Pachydermes il s'étend à toute la surface du chorion; chez les Rongeurs et les Carnivores il est restreint au placenta. Enfin, nous

(1) Chauveau, *Traité d'anatomie comparée des animaux domestiques*, 1855, p 807.

savons que chez ces derniers animaux les vaisseaux de la vésicule ombilicale, vaisseaux omphalo-mésentériques, viennent doubler la membrane choriale. Au point de vue physiologique, cette disposition équivaut à un second mode de vascularisation de la membrane ; mais, anatomiquement, la confusion n'est pas possible. Le réseau vasculaire en question est une dépendance de la vésicule ombilicale, et non pas de la membrane choriale ; celle-ci en est désintéressée et n'affecte avec les vaisseaux que des rapports de voisinage.

Nous n'avons donc à examiner que le système des vaisseaux allantoïdiens, les seuls qui entrent réellement dans la structure du chorion.

Les dispositions angiologiques devront être étudiées dans la partie placentaire et dans la partie extra-placentaire de la membrane.

*Troncs vasculaires.* — Le réseau vasculaire du chorion est alimenté par les artères ombilicales. Elles naissent de la partie inférieure de l'aorte commune en un point qui plus tard sera le point d'émergence des artères hypogastriques. Elles se dirigent à droite et à gauche du plan médian de l'embryon, longent la vessie urinaire, l'ouraque, se continuent dans le cordon ombilical et se séparent au sortir de ce cordon au niveau de l'infundibulum allantoïdien pour se rendre, chez les Ruminants, aux deux cornes de l'allantoïde en longeant le côté concave ou mésométrique de cette annexe.

Coste, Bischoff et beaucoup d'autres embryologistes ont insisté sur le phénomène de rotation qu'éprouvait le sac allantoïdien dans les premiers temps du développement. D'abord transversal, il est bientôt dirigé suivant l'axe de l'embryon. La disposition des artères ombilicales reste comme un témoin de cette rotation. Ces vaisseaux, en effet, qui occupent les côtés droit et gauche du pédicule de l'allantoïde, en arrivant à l'infundibulum, se dirigent l'un en avant, l'autre en arrière.

Les artères ombilicales qui portent le sang au chorion sont accompagnées, dans leur trajet, des deux veines ombilicales qui l'en ramènent. Celles-ci, en pénétrant dans le corps de l'em-

bryon, se comportent différemment, suivant l'époque du développement que l'on considère. Elles se réunissent en un tronc commun, *veine azygos ombilicale*. A une époque avancée la branche droite du tronc, ou veine ombilicale droite, s'oblitére et disparaît; quant au tronc lui-même, veine azygos ombilicale, il communique plus ou moins largement avec la veine omphalomesentérique, origine de la *veine porte* future et des *veines hépatiques*. Il envoie directement à la veine cave inférieure un rameau qui est le *conduit veineux* d'Arantius.

En un mot, les veines ombilicales se déchargent ou directement, ou par l'intermédiaire du foie, dans la veine cave inférieure.

Les vaisseaux ombilicaux cheminent dans le tissu conjonctif muqueux interposé aux annexes et que nous avons étudié en temps et lieu. Les troncs principaux sont accolés au bord concave ou mésométrique; ils envoient des rameaux qui, après un certain nombre de divisions alternes, s'anastomosent sur le côté convexe entourant ainsi la corne allantoïdienne d'un cercle vasculaire.

*Artérioles*. — De ce cercle vasculaire partent les troncs des dernières artérioles qui vont former le réseau capillaire. Ces artérioles se distinguent à première vue par leur direction tout à fait rectiligne, leur long trajet avant d'arriver à leur point de terminaison, et leur calibre tellement étroit qu'il est souvent inférieur à celui des capillaires qui en naissent. Leur structure n'offre rien de particulier à signaler. Leur surface interne est tapissée d'un endothélium que nous avons rendu évident en poussant dans les vaisseaux une solution faible de nitrate d'argent : leur surface externe est recouverte d'une couche de cellules plates du tissu conjonctif formant un revêtement discontinu.

*Capillaires, taches vasculaires*. — Les capillaires forment un réseau à mailles irrégulièrement polyédriques. En certains points ils présentent des sortes de bourgeons vasculaires ayant la forme d'un cône allongé. L'injection pénètre dans ces appendices et rend manifeste leur perméabilité et leur nature de

diverticules du tronc vasculaire. Le diamètre des capillaires est très-variable; il est fréquent d'en rencontrer deux de calibre à peu près égal qui sont réunis par un troisième beaucoup plus ténu, sans doute de formation plus récente. Ces inégalités tiennent à l'état de développement continu dans lequel se trouve la membrane choriale, comme le fœtus lui-même. De distance en distance la figure du réseau se modifie et donne lieu à une disposition remarquables. En examinant la membrane à un faible grossissement ou simplement à la loupe, on aperçoit des taches rouges sur la membrane injectée. Nous leur assignerons le nom de *taches vasculaires*.

Les *taches vasculaires* ont une limite plus ou moins nette, marquée par un vaisseau qui embrasse l'aire de la tache en traçant autour d'elle un cercle irrégulier ou incomplet. A l'intérieur de cette enceinte les mailles du réseau deviennent étroites, pressées, nombreuses, tandis qu'en dehors elles sont beaucoup plus larges et plus rares (voy. pl. IX, fig. 1). C'est le contraste entre ces deux parties inégalement vascularisées qui donne l'illusion d'une tache ou d'un dépôt.

Mais ce n'est pas seulement le développement des mailles vasculaires qui distingue l'espace de la tache de l'espace environnant. Leur forme est différente aussi. Les mailles sont allongées suivant la circonférence, étroites dans le sens du rayon. Par leur juxtaposition, elles semblent former des cercles concentriques. On y remarque, comme dans le reste du réseau, des pointes appendiculaires (pl. 9, fig. 1 D) qui témoignent d'un développement nouveau en train de s'effectuer.

A chacun de ces groupes vasculaires vient aboutir une artère, quelquefois deux ou plusieurs. L'artère, en les abordant, s'infléchit souvent autour d'eux pour les circonscire. De la tache vasculaire partent une ou plusieurs veines que l'on reconnaît à leur diamètre de beaucoup supérieur à celui de l'artère afférente et des plus gros capillaires interposés. Au moment où la veine va se dégager du réseau elle recueille un très-grand nombre d'affluents capillaires, ce qui la fait ressembler à un pivot de racine garni de son chevelu; elle va ensuite rejoindre un ra-

meau veineux qui ne correspond pas toujours à l'artère afférente. *C'est donc la veine, plutôt que l'artère, qui forme l'axe et comme le support de la tache vasculaire, et la partie veineuse du système offre un plus grand développement que la partie artérielle.*

La distribution des taches vasculaires mérite d'être remarquée. On les voit apparaître dans les points d'élection des villosités choriales; elles existent sur l'emplacement des futurs cotylédons, au moment où ceux-ci ne sont pas encore dessinés. Elles en précèdent et en préparent le développement. En général, on peut dire qu'elles répondent à la base d'implantation des groupes vilieux exubérants. Lorsque les villosités commencent à saillir notablement au-dessus de la surface, on voit le réseau de la tache, jusque-là étalé sur un plan, se développer en hauteur, et former comme une corbeille, à la place du crible plat qu'il constituait auparavant.

Il faut donc reconnaître que *le système vasculaire des villosités leur préexiste en quelque sorte*; il se prépare sur un plan au-dessus duquel il s'élèvera quand la villosité elle-même deviendra de plus en plus saillante.

Les taches vasculaires sont très-nombreuses; considérées isolément elles ne se distinguent en rien les unes des autres: celles qui occupent l'emplacement des cotylédons futurs sont pareilles à celles qui sont situées dans leurs intervalles. La formation cotylédonaire n'est donc pas autre chose que l'exagération, en certains points, d'une disposition qui est représentée sur toute la surface du chorion.

*Développement des vaisseaux.* — Le chorion est, comme le fœtus lui-même, dans un état continu d'accroissement. Aucune autre membrane ne semble offrir des conditions plus favorables pour l'étude de l'évolution histologique. Il y a donc intérêt à rechercher comment se développent les vaisseaux dans un organe où ils jouent un rôle si considérable.

Kölliker (1) et, plus tard, Ranvier (2) ont nettement formulé

(1) Kölliker, *Éléments d'histologie*, trad. franç., 2<sup>e</sup> édit., 1868, p. 816.

(2) Ranvier, *Travaux du Laboratoire d'histologie du Collège de France*, 1874, p. 148.



ce principe que le développement primitif des vaisseaux sanguins devait être distingué de leur expansion ou de leur accroissement. C'est par ces deux procédés : formation de toutes pièces, extension du réseau formé, que s'accroît le système vasculaire. Les deux procédés s'appliquent d'ailleurs en dehors de la vie fœtale. La formation primitive des vaisseaux n'est pas restreinte à l'embryon. Ranvier l'a étudiée d'une manière complète dans l'épiploon des Lapins, deux à huit semaines après la naissance.

Nous avons suivi l'extension ou l'accroissement des vaisseaux du chorion aux différentes périodes. L'étude du développement primitif ne nous a pas offert la même facilité. Sur des embryons de Mouton de 8 à 10 millimètres de longueur, âgés par conséquent de une à quatre semaines, le chorion est déjà vascularisé dans la plus grande partie de son étendue. Il n'est plus guère possible, par conséquent, d'examiner autre chose que l'accroissement des vaisseaux déjà formés.

Sur des fœtus de Mouton, de 1 à 3 centimètres de longueur, le réseau vasculaire du chorion a envahi toute la membrane et l'a couverte de mailles assez serrées. Il y a cependant quelques places où il est encore inachevé. Ces espaces sont généralement circonscrits par une anse vasculaire. De la concavité de ce canal sanguin partent des prolongements dirigés vers le centre de l'ilot, où le sang doit être conduit. Les prolongements en question sont formés d'une masse pleine; ils apparaissent comme des bourgeons; d'autres fois, à un degré d'évolution plus avancé, ces bourgeons sont creusés et se montrent comme de petits tubes cylindriques terminés par une pointe effilée. Les pointes de ces bourgeons (pl. 9, fig. 1 D) s'affrontent, s'accolent, entrent en communication, et forment ainsi un réseau à travées étranglées dans lequel le sang pénètre et circule. On constate donc très-simplement ici le mode d'accroissement vasculaire observé pour la première fois par Golubew (1869), et qui paraît être général.

Pour se rendre compte de la nature de ces bourgeons et observer leurs rapports et leurs formes, nous avons employé les

procédés connus. Un segment insufflé de la corne allantoïdienne, revêtu de son chorion, est abandonné pendant quelques heures dans l'alcool ( $\frac{1}{3}$ ); on chasse l'épithélium au moyen du pinceau; on passe la préparation dans l'eau distillée, puis on l'immerge pendant vingt minutes dans une solution très-étendue de chlorure d'or ( $\frac{1}{10000}$ ); on l'expose ensuite à la lumière directe en le maintenant dans l'eau distillée légèrement acidulée par l'acide acétique. La membrane est découpée en fragments que l'on examine dans la glycérine.

Les parties vasculaires ont pris une coloration rougeâtre qui permet de constater les détails de leur structure. Les bourgeons présentent des formes très-variées: comme les éléments de l'endothélium interne, ils sont colorés par la réduction du sel aurique; leurs éléments sont granuleux. On doit, en conséquence, regarder ces branches bourgeonnantes comme résultant de l'expansion du protoplasma des cellules qui revêtent la paroi interne des vaisseaux voisins.

Les prolongements, en forme de bourgeons effilés, se montrent non-seulement dans les espaces lacuneux où nous venons de les décrire et où leur observation est très-facile, mais encore dans toute l'étendue du chorion dont le système vasculaire est constamment en voie d'accroissement. Partout l'extension de l'appareil sanguin s'opère par le même mécanisme. L'accroissement se fait par l'inosculation de deux bourgeons, d'abord pleins, ensuite tubulés, partis de deux points opposés de l'enceinte vasculaire préexistante.

#### VIII. — SIGNIFICATION DU CHORION EXTRA-PLACENTAIRE.

Nous avons terminé l'examen du chorion extra-placentaire. Cette étude nous permet de nous former une idée exacte de la structure de cette membrane et d'en apprécier la signification.

Tous les détails que nous possédons concordent pour nous montrer dans le chorion *une membrane intermédiaire, par sa structure, à la peau et aux muqueuses.*

Elle participe de la peau: par la nature de son stroma conjonctif, et par l'origine histogénétique commune de ce chorion

conjunctif et du chorion cutané; par le mode d'implantation de l'épithélium qui se fait sans interposition de *basement* ou de revêtement endothélial intermédiaire; enfin, comme nous le verrons bientôt par l'existence de villosités comparables aux papilles vasculaires du derme.

Elle participe des muqueuses par la nature de son épithélium cylindrique, et par le rôle que ce revêtement remplit dans la nutrition du fœtus.

Nous allons voir que le placenta (partie spécialisée du chorion) présente essentiellement la même structure, et que, par conséquent, les mêmes conclusions anatomiques et physiologiques lui sont applicables.

#### IX. — CHORION PLACENTAIRE; PLACENTA FŒTAL.

*Disposition.* — A une époque reculée du développement on voit s'élever de la surface externe du chorion les productions spéciales appelées *villosités*. Ces productions, d'abord régulièrement disséminées sur toute l'étendue de la membrane, se réunissent bientôt en amas ou en groupes différemment agencés, qui prennent le nom de *placenta fœtal*. La forme typique et élémentaire du placenta fœtal est donc la villosité.

Le mode de groupement des villosités constituantes règle la forme du placenta fœtal; il affecte des formes différentes chez les différents animaux. Ces formes peuvent se ramener à trois types principaux : le plus simple est le *placenta diffus*, ou *disséminé*, ou *vilieux*, qui s'observe chez les Pachydermes, les Solipèdes et les Cétacés; le second type est celui du *placenta multiple* ou *cotylédonnaire*, qui appartient aux Ruminants; le troisième type est celui du *placenta unique* ou *limité*, qui offre deux variétés : la variété discoïde, *placenta discoïde*, existe chez les Primates, les Chéiroptères, les Insectivores et les Rongeurs; la variété *en ceinture*, *placenta zonaire*, est observée chez les Carnivores, les Proboscidiens et les Hyracoïdes. Outre ces formes principales, on observe quelques dispositions accessoires qui font la transition entre celles-ci : on trouvera dans l'ouvrage de

Milne Edwards des renseignements circonstanciés à ce sujet (1).

Des deux groupes dans lesquels se décompose la classe des Mammifères, à savoir les Monodelphiens et les Didelphiens, les premiers seuls sont considérés, depuis les observations de R. Owen (1834), comme possédant un placenta. On les a désignés par le nom de *M. placentariés* (Placentalia). Les Didelphiens, Marsupiaux et Monotrèmes, sont considérés comme ne présentant point d'appareil de ce genre. De là le nom de *M. implacentariés* (Implacentalia), sous lequel on les désigne souvent. Il est nécessaire de faire remarquer que la question exigerait un complément d'études. Il faudrait examiner à nouveau, avec les procédés histologiques actuellement en usage, le chorion de ces animaux.

Au placenta fœtal correspond, du côté de la muqueuse utérine, une production analogue qui entre en connexion intime avec la première. C'est le *placenta maternel* ou *utérin*.

C'est à l'ensemble de ces deux productions appartenant l'une à la mère, l'autre au fœtus, étroitement unies entre elles, que Realdo Colombo, le premier (1559), a appliqué le nom de placenta. Fabrice d'Aquapendente (1604) et Wharton (1659) distinguèrent dans cette masse commune, dans cette « chair urticulaire » les deux parties superposées qui la constituent.

Le placenta maternel a été l'objet d'un nombre immense de travaux dont nous n'avons pas à exposer ici les résultats. Nous rappellerons seulement que la forme typique du placenta maternel est celle d'un follicule glandulaire simple dans la cavité duquel pénétrerait la villosité choriale, type du placenta fœtal. Dans un remarquable travail publié en 1869, Ercolani a essayé d'établir que ces follicules glandulaires simples, forme élémentaire du placenta utérin, ne devaient pas être confondus, comme on l'avait fait jusqu'alors, avec les *glandes utriculaires* qui existent d'une manière permanente dans l'épaisseur de la muqueuse utérine. Ils seraient, au contraire, une production transitoire,

(1) Milne Edwards, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée*, 1870, t. IX, p. 552 et suiv.

une néoformation provoquée par la fécondation et limitée pour sa durée à la durée même de la gestation.

Quel que soit l'intérêt de ces faits, ils doivent rester en dehors de nos études. Nous devons nous borner à l'examen du placenta fœtal.

*Pachydermes.* — La forme la plus simple du placenta fœtal est celle que nous présentent les Pachydermes ; c'est le placenta diffus, *disséminé* ou *villeux*.

La surface du chorion, chez le Porc, peut être divisée en trois zones : une médiane très-étendue, vasculaire et villeuse ; de part et d'autre de celle-ci, une ceinture ou zone vasculaire, mais non villeuse ; enfin, à chaque pôle de l'œuf, une région terminale dépourvue à la fois de vaisseaux et de villosités. Cette division entrevue par Baër n'a pas été jusqu'à présent l'objet d'une attention suffisante ; il est cependant facile d'observer que les villosités, nombreuses et pressées dans la région moyenne du chorion, deviennent plus rares à mesure qu'on se rapproche des extrémités, et disparaissent bientôt complètement. En même temps le stroma chorial s'amincit, mais les vaisseaux persistent jusqu'à une ligne circulaire qui correspond au collet fibreux de la corne allantoïdienne chez les Ruminants ; au niveau de cette ligne, les vaisseaux forment des anses terminales en rebroussant chemin ; au delà, dans la corne choriale, ils ont disparu par atrophie, et la membrane flétrie et mortifiée forme, en se plissant sur elle-même, une sorte de cordon fibreux qui relie le fœtus aux fœtus voisins.

Cette observation concorde avec celles que nous avons présentées plus haut en parlant des plaques choriales des Pachydermes ; elle concourt avec celles-ci à montrer, dans le chorion du Porc, un commencement de spécialisation du placenta suivant une ceinture circulaire ou une zone. On pourrait voir là le commencement de la disposition qui s'accroît chez l'Éléphant et qui sert de transition à celle que l'on observe chez les Carnivores.

Quoi qu'il en soit de la forme de cette partie spécialisée, sac ou zone, ses homologues ont été comprises très-anciennement.

On a reconnu, depuis Fabrice d'Aquapendente, que les villosités du chorion des Solipèdes et des Pachydermes représentaient le placenta fœtal de ces animaux, diffus et disséminé au lieu d'être rassemblé en une masse limitée.

*Villosités.* — La constitution des villosités est essentiellement la même chez tous les animaux. La description que nous en donnons est donc applicable non-seulement aux Pachydermes, mais encore aux autres types ordéniques. Chez le Porc, cette étude offre plus de facilité, parce que la forme est moins compliquée et les dimensions moins considérables.

*Méthode d'examen.* — La structure doit être étudiée sur des coupes. La meilleure méthode de préparation consiste à faire durcir la membrane dans le liquide de Müller, la gomme et l'alcool. On peut alors, en préparant des tranches minces, voir nettement les rapports de l'épithélium avec le stroma conjonctif de la membrane.

Nous avons dit que les couches les plus superficielles du stroma chorial se distinguaient par la présence de nombreuses cellules du tissu conjonctif et par l'existence d'un réseau vasculaire abondant. De distance en distance, à des intervalles sensiblement réguliers, on voit s'élever des prolongements de ce tissu qui soulèvent le revêtement épithélial : ces élevures sont produites par le redressement des faisceaux conjonctifs : elles présentent une hauteur variable et sont terminées par une extrémité arrondie et un peu renflée. On doit les comparer non pas à des colonnes cylindriques, mais à des replis lamelleux dressés sur la surface du chorion.

Le revêtement est formé par un épithélium à éléments cylindriques, implantés perpendiculairement sur la membrane : il en suit les contours, franchit chacune des élevures en recouvrant ses deux faces et se poursuit sans discontinuité avec l'épithélium intervilleux.

Ces lames, ainsi revêtues d'épithélium, séparées par des sillons peu profonds, parcourent la surface du chorion en décrivant des flexuosités qui rappellent l'aspect des circonvolutions cérébrales ; une étude plus attentive convainc bientôt l'observa-

teur que la disposition est plus régulière qu'elle ne paraît au premier abord. Il suffit d'examiner la membrane à un faible grossissement pour s'assurer que les replis villeux sont groupés radiairement de manière à former des étoilés à branches flexueuses. Souvent repliées sur elles-mêmes ou couchées sur le chorion, elles présentent des saillies et des dentelures qui forment de véritables villosités secondaires.

Les vaisseaux provenant du chorion s'élèvent dans ces lames villeuses et y affectent la disposition réticulée déjà décrite sous le nom de taches vasculaires à propos de la structure du chorion. Le réseau est presque immédiatement sous-jacent à l'épithélium; il y a seulement interposition d'un tissu périvasculaire peu abondant.

Nous n'avons pas trouvé au-dessous de l'épithélium cylindrique des villosités pas plus qu'au-dessous de l'épithélium identique du chorion, la couche de cellules plates qui existe dans les muqueuses et que Jassinsky (1) a décrite dans les villosités.

Nous devons donc repousser l'existence d'une couche endothéliale sous-jacente à l'épithélium cylindrique. Nos observations sur ce point sont d'accord avec celles de Chrobak (cité par Schenk) qui n'a pas non plus observé cette couche. Ce détail offre de l'intérêt au point de vue de la signification anatomique du chorion et du placenta. La présence d'un endothélium sous-épithélial aurait identifié, sous le rapport histologique, le chorion placentaire à une véritable muqueuse, telle que la muqueuse intestinale.

On remarque, disséminée à la surface du chorion chez les Porcs, des ponctuations hyalines, brillantes, transparentes, qui tranchent par leur aspect vitreux sur l'opacité relative du reste de la membrane. Ces ponctuations arrondies ou lenticulaires présentent 1 à 2 millimètres de long sur 1 millimètre de large. Elles sont très-évidentes, et c'est pour ainsi dire le premier objet qui frappe la vue lorsque l'on considère attentivement la mem-

(1) Jassinsky, *Zur Lehre über d. Structur der Placenta* (*Virchow's Archiv*, octobre 1867).

brane choriale de ces animaux. Un examen un peu plus approfondi montre que ces taches correspondent à des dépressions de la surface. Nous nous sommes assuré qu'elles résultent d'une disposition particulière des villosités. Les prolongements vil-  
 leux sont interrompus à leur niveau : ils s'arrêtent sur le pour-  
 tour de la tache. Celle-ci (*tache chauve*) est alors simplement  
 recouverte par l'épithélium. L'éclat de la membrane en ce point  
 s'explique par l'absence des replis vil-  
 leux qui lui donnent  
 en d'autres points un aspect terne. Ces replis vil-  
 leux sont  
 disposés radiairement autour des taches chauves et glabres. De  
 plus, si l'on examine la structure du support chorial en ce  
 point, on voit que le tissu conjonctif y est plus mou ; il ren-  
 ferme moins de faisceaux fibreux et un plus grand nombre  
 d'éléments cellulaires riches en protoplasma. Cependant les  
 villosités ne font pas entièrement défaut dans cet espace : on en  
 voit s'élever quelques-unes du fond du cratère : mais elles sont  
 peu nombreuses et peu développées.

C'est probablement à cette disposition incomplètement con-  
 nue que se rapportent les renseignements fournis par les au-  
 teurs à propos des villosités placentaires des Pachydermes.  
 « Les villosités, dit Milne Edwards (1), ne sont pas disséminées  
 » d'une manière complètement uniforme sur le chorion ; quel-  
 » ques-uns de ces appendices sont groupés en petites touffes,  
 » disposition qui rappelle celle des cotylédons des Ruminants  
 » proprement dits. » De même Colin (2), parlant des villosités  
 choriales, s'exprime en ces termes : « Chez le Porc, elles  
 » se rassemblent déjà en petites touffes entre lesquelles les  
 » autres papilles sont plus clair-semées, comme pour marquer  
 » la transition entre le *placenta* régulièrement *disséminé* et le  
 » *placenta aggloméré* des Ruminants à cornes ou à bois. »

En réalité, la disposition des villosités chez les Pachydermes  
 n'a pas de ressemblance avec leur mode de groupement chez les  
 Ruminants, et par conséquent on ne peut tirer de ce caractère

(1) Milne Edwards, *Leçons sur la physiologie, etc.*, 1870, t. IX, p. 562.

(2) Colin, *Traité de physiologie comparée des animaux*, t. II, p. 824. Paris, 1873.



aucun nouveau prétexte de rapprocher ces deux ordres de mammifères. Si l'on devait chercher des analogies de ce genre, on les trouverait plutôt, comme cela doit être, entre les Pachydermes d'une part, et les Jumentés et les Cétacés d'autre part. La disposition des villosités en replis rayonnants à partir d'un centre chauve ou glabre très-marquée chez le Porc où les centres stellaires sont très-nombreux, se retrouve à l'état de vestige chez le cheval : le choria du cheval présente en effet trois centres glabres analogues en regard des trois orifices utérins. Chez les Cétacés, Rolleston (1), en 1866, reconnaissait les deux points stellaires correspondant aux orifices des trompes. Il est à propos de remarquer, afin de réduire à leur juste valeur les caractères fournis par le mode de distribution des villosités, que M. A. Milne Edwards a rencontré chez les Lémuriens une disposition analogue à celle que nous venons d'indiquer ; il a vu des centres stellaires glabres qui ne correspondaient nullement aux orifices utérins.

De telles remarques sont bien faites pour nous donner une idée du polymorphisme des organes placentaires, et des nombreuses transitions qui existent entre leurs formes typiques.

*Ruminants.* — Le groupement des villosités présente un degré de complication de plus chez les Ruminants. Il forme des masses cotylédonaires multiples.

Les cotylédons sont des amas de villosités réunies par leur base : il faut étudier la disposition générale des éléments villositaires, puis leur structure.

*Disposition générale.* — La disposition générale des villosités cotylédonaires reproduit celle des ramifications vasculaires du réseau allantoïdien. Les dernières subdivisions villositaires (*villosités élémentaires*) sont implantées sur le tronc qui les supporte comme des branches alternes sur la tige d'un végétal. La forme typique est une arborescence peu compliquée. Chez le Mouton, les villosités sont des feuilles aplaties ; chez le Bœuf, ce sont des filaments : dans l'un et l'autre cas, la dispo-

(1) Rolleston, *Trans. Zool. Soc.*, 1866.

sition de ces villosités élémentaires sur le tronc qui les porte rappelle la figure d'une inflorescence en grappe. Le mode de division des vaisseaux est le même dans le prolongement vilieux et dans l'épaisseur du chorion ; seulement, au lieu d'avoir lieu dans un plan, il a lieu dans l'espace : c'est le type de la division alterne. La masse cotylédonaire reçoit une ou plusieurs branches des rameaux artériels qui passent dans le voisinage. Ces troncs isolés s'élèvent dans le cotylédon, fournissent des branches elles-mêmes plus ou moins ramifiées qui aboutissent enfin à un réseau capillaire par lequel l'artère se trouve mise en communication avec une veine qui suit le même trajet en sens inverse. Ces divisions vasculaires supportent un revêtement épithélial qui entoure comme un doigt de gant l'extrémité terminale du réseau, descend entre les troncs, et se prolonge sur leur base : l'intervalle entre les vaisseaux et l'épithélium est comblé par le tissu conjonctif.

*Structure.* — Le revêtement épithélial est à une seule couche. Là, pas plus que chez les Pachydermes, nous n'avons retrouvé les deux couches indiquées par Jassinsky, ou les couches plus nombreuses imaginées par d'autres auteurs. L'épithélium est cylindrique, comme le revêtement chorial avec lequel il se continue ; il est cependant un peu plus plat, mais en restant encore bien loin de la forme pavimenteuse indiquée par quelques auteurs, dans le dessein évident de trouver une analogie avec l'épithélium de l'amnios. Les vaisseaux sont extérieurement tapissés d'une couche de cellules aplaties (*périthélium* d'Eberth). Le tissu conjonctif est composé de cellules étoilées en grand nombre ; les cellules rondes sont très-rares ; des fibres extrêmement fines cloisonnent irrégulièrement la cavité vilieuse.

*Rapports des éléments.* — Quels sont les rapports de ces éléments épithélium, vaisseaux, tissu conjonctif ? Les vaisseaux forment l'axe et comme le squelette de la villosité. L'épithélium la limite extérieurement. L'épithélium nous a paru supporté par une membrane extrêmement mince qui ne s'accuse guère que par ses plis sur des villosités dissociées et examinées dans le réactif iodé. Cette membrane est peut-être la lame

homogène que Goodsir et Schröder van der Kolk (1) ont décrite dans le placenta humain comme immédiatement appliquée sur le tissu des villosités, et dont Schenk nie l'existence; ce serait simplement comme le produit artificiel du mode de préparation.

La face interne de cette membrane (*basement*) est doublée par places de fibres de tissu conjonctif qui, de là, s'étendent dans toutes les directions en cloisonnant l'intérieur de la villosité, et supportant les cellules du tissu conjonctif.

Le cotylédon offre toujours à sa base une dépression infundibuliforme d'autant plus apparente qu'il offre un volume plus considérable. La lame allantoïdienne passe directement sans pénétration et sans replis, à la façon d'un pont, d'un bord à l'autre de cette cavité, et en ferme par conséquent l'orifice élargi. Le chorion se comporte donc comme s'il était déprimé et repoussé par le développement des vaisseaux axiles au moment de la production de la villosité; l'écartement du chorion ainsi enfoncé et de l'allantoïde raréfie le tissu conjonctif interposé (tissu allantoïdien, interannexiel); l'intervalle des deux membranes se trouve transformé en une sorte de cavité irrégulièrement cloisonnée par un tissu muqueux infiltré.

*Véritable nature de la villosité.* — Cette observation nous fait comprendre la véritable nature des villosités, et nous amène à une conception plus exacte que celles qui ont été proposées jusqu'ici. Nous voyons que les villosités ne sont point de simples constructions élevées sur une assise régulière par le développement exubérant du tissu chorial. Elles résultent d'un processus tout différent. *La villosité n'est pas un bourgeon; c'est un repli.* Les choses se passent comme s'il y avait plissement du chorion, enfoncement et refoulement de la membrane par la poussée des vaisseaux en voie d'accroissement.

Nos études sur le placenta des Rongeurs (Lapin, Cobaye) ou des Carnivores nous amènent aux mêmes conclusions générales.

A côté de ces traits communs de structure offerts par toutes les villosités, il faut signaler leurs différences. Ces différences

(1) Schenk, *Lehrbuch der Vergleichenden Embryologie*, p. 162.

sont relatives à leur mode de groupement et à leur forme. Elles n'ont pas, quoi qu'on ait dit, de véritable importance et ne se prêtent pas à l'établissement de catégories bien tranchées entre les divers animaux.

Pour ce qui est du *mode de groupement*, nous avons vu que les types les plus éloignés en apparence offraient des transitions. Le placenta diffus du Porc tend à la forme zonaire ; le placenta discoïde des Rongeurs tendrait à la forme diffuse, si l'on veut admettre l'assimilation des villosités choriales aux villosités placentaires. Le placenta des Lémuriens aurait un trait commun avec celui des Solipèdes et des Pachydermes, dans l'existence des centres glabres d'où rayonnent les lames villoses.

La *forme* des villosités a semblé fournir des caractères plus nets. Elles sont plus ou moins saillantes et plus ou moins arborescentes chez les différents animaux. De là une conséquence physiologique importante : les villosités simples se dégageront facilement de la muqueuse utérine au moment de la parturition : elles n'entraîneront pas dans leur chute l'arrachement d'une portion de cette membrane (caduque) ; il n'y aura pas d'hémorragie utérine. Au contraire il y aura entraînement d'une membrane caduque, et flux hémorragique chez les animaux (Hématogénètes) où la villosité a une forme ramifiée.

On pourrait, d'une façon générale, énoncer cette loi : « La forme de la villosité se complique, son allongement se prononce d'autant plus que le placenta se concentre et se limite plus étroitement. »

Chez les Pachydermes, les Solipèdes et les Cétacés qui ont un placenta diffus, les villosités sont courtes et simples. Nous avons vu qu'elles formaient des lames dentelées présentant d'ordinaire un petit nombre de découpures.

Chez les Ruminants dont le placenta se condense sous la forme cotylédonaire, les villosités sont plus saillantes, et forment déjà des arborescences. Il n'y a pas de caduque véritable : l'épithélium utérin seul serait décidu.

Chez les Carnivores, à placenta zonaire, la complication et la saillie s'accroissent encore davantage. Il y a une caduque.

Quoique ces exemples semblent vérifier la loi que nous avons énoncée plus haut, celle-ci ne doit pas usurper une autorité qu'elle ne mérite pas; en effet, les Rongeurs, dont le placenta est discoïde, c'est-à-dire relativement plus concentré que celui des Carnivores; ont des villosités dont la forme est plus simple.

En résumé, l'on ne peut tirer aucun caractère précis ou exact de la forme des villosités. Dans la série des animaux, leur complication ne croît pas comme celle du placenta. Chez un même animal leur forme n'est pas constante. Nous voyons chez le Porc des villosités filiformes, d'autres en lamelles dentelées: Eschricht a trouvé sur le chorion du Phoque des villosités simples et d'autres très-ramifiées, quelques-unes arborescentes. Enfin des espèces voisines, le Chat, le Chien, par exemple, offrent des degrés de complication très-différents.

#### X. — SIGNIFICATION ANATOMIQUE DU PLACENTA FŒTAL.

Le placenta fœtal, qu'il soit diffus ou cotylédonaire ou limité, doit toujours être considéré comme résultant du plissement ou de la dépression de la membrane choriale. On pourrait dire, en employant le langage ancien plus imagé que rigoureux, que sa production est un artifice employé par la nature pour multiplier et amplifier l'étendue du chorion. L'arrangement de ces replis, leur multiplicité ou leur complication morphologique plus ou moins considérable, ne changent en rien sa nature essentielle. *Le placenta fœtal a pour forme typique et élémentaire un repli du chorion.*

Ce que nous avons dit de la signification anatomique du chorion s'applique donc au placenta. C'est une membrane qui participe à la fois de la nature de la peau et des muqueuses. Il semble seulement qu'il y ait un degré de spécialisation plus avancé dans la partie placentaire que dans la partie extra-placentaire. Le chorion des villosités placentaires aurait, par suite de l'existence du *basement*, un trait de ressemblance de plus avec les véritables muqueuses des glandes ou de l'intestin.

En résumé : *le placenta fœtal est formé par le plissement*

*d'une membrane analogue aux muqueuses telles que la muqueuse intestinale.*

XI. — RÔLE PHYSIOLOGIQUE DU PLACENTA FÛTAL.

La physiologie du placenta n'a pas été abordée directement. Elle était encore, jusqu'à ces dernières années, fondée comme l'ancienne physiologie Galénique, sur les déductions de l'anatomie. L'apparition du mémoire de Claude Bernard sur « une » nouvelle fonction du placenta » a inauguré une ère nouvelle, et introduit une méthode dont l'avenir révélera la fécondité.

On a fait observer (1) que les opinions qui divisaient les anciens et qui divisent encore les modernes sur le rôle du placenta se réduisent à deux. La première de ces hypothèses consiste à admettre le passage direct du sang maternel dans le fœtus, qui se comporterait et se nourrirait comme tout autre organe. A la vérité, la formule de cette opinion a un peu varié pour s'harmoniser aux progrès de l'anatomie et de la physiologie. Tandis que Fabrice d'Aquapendente (2) croyait au passage du sang en totalité, à plein canal, de l'utérus dans l'embryon, les modernes ont admis le passage pour la partie liquide seulement, pour le plasma sanguin. Le placenta ne serait autre chose qu'un instrument convenablement organisé pour permettre cette transfusion. C'est la seule modification qu'ait éprouvée l'opinion des anciens. Elle était rendue obligatoire par la découverte de ce fait, aujourd'hui incontesté, qu'il n'y a pas d'abouchement direct entre les vaisseaux de l'embryon et ceux de la mère, qu'il y a simple accollement.

La seconde hypothèse a été formulée par Haller (3) dans cet apophthegme :

*In Ruminantibus manifestum fit, matrem inter et fœtum, non sanguinis sed lactis esse commercium.*

Ce n'est plus le sang maternel qui nourrit le fœtus, c'est un

(1) Ercolani, *op. cit.*, p. 67.

(2) Fabrice d'Aquapendente, *De Formato fœtu*, 1604, p. 39.

(3) Haller, *Elementa Physiologia*, t. VIII, p. 296. Bernæ, 1766.

lait, c'est-à-dire une sécrétion de la mère. Le placenta maternel est une mamelle, c'est-à-dire une glande sécrétant une humeur que Needham (1667) appelait *lait utérin*, que Vieussens confondait avec le lait véritable, que Duverney (1835) et Eschricht (1837) ont considérée comme l'humeur des glandes utriculaires, que Prévost et Morin, Schlossberger en 1855, Spiegelberg et Gamgee en 1864, ont isolée et analysée. Dans cette manière de voir à laquelle Ercolani, en 1869, a essayé d'apporter une consécration anatomique, le rôle du placenta fœtal est tout indiqué : c'est un instrument d'absorption pour le liquide nourricier sécrété par la mère.

Tel était l'état de la question lorsque Cl. Bernard, en découvrant dans le placenta des Rongeurs une réserve de matière glycogène qui disparaît par la suite du développement, montra que le problème n'est pas même bien posé. Nous aussi, en suivant de loin un tel exemple et en reconnaissant une réserve de la substance des os dans les cotylédons des Ruminants, nous confirmons cette critique. Il ne s'agit pas de décider si le placenta fœtal est le filtre du sang maternel, ou si c'est l'instrument d'absorption d'une sorte de lait maternel. Il faut savoir si, en dehors de la filtration ou de l'absorption communes à toutes les membranes, il n'a pas encore un autre rôle : s'il élabore quelque produit qu'il entreposerait dans son tissu comme la matière glycogène ou le phosphate : s'il modifie les substances (sang ou sécrétion) qui lui viennent de la mère par une sorte de digestion ou de respiration : s'il les rejette par quelque sécrétion. Il reste en un mot à en faire l'étude tout entière.

Cette étude, nous l'avons commencée. A propos de la digestion placentaire nous n'avons qu'un fait bien insuffisant encore : nous avons signalé la présence de la graisse dans les cellules choriales sous la forme même qu'elle affecte lorsque dans la digestion elle traverse l'épithélium intestinal. De plus, nous avons signalé, mais sans en exagérer l'importance, la propriété émulsive du liquide allantoïdien, propriété émulsive qui se retrouve dans l'infusion des cotylédons.

Quant à la respiration ou à l'excrétion placentaire, nous

avons commencé des expériences dont les résultats devront être fructueux, bien que lents à obtenir. Nous avons entrepris les analyses comparatives du sang dans l'artère et la veine utérine, dans l'artère et la veine ombilicale, au double point de vue des gaz et de l'urée. Une seule expérience exigeant non-seulement la vivisection mais le sacrifice d'un animal de grande taille en pleine gestation, on s'expliquera que nous ne puissions pas encore donner de résultats. Nous ferons de nos observations l'objet d'un mémoire de physiologie sur la nutrition du fœtus, nous contentant dans celui-ci de l'étude anatomique, antécédent obligatoire de toute recherche physiologique.

### EXPLICATION DES PLANCHES.

#### PLANCHE 1.

- Fig. 1. Revêtement de l'allantoïde chez un fœtus de Mouton de 14 centimètres de longueur ; imprégnation par le nitrate d'argent ; coloration par le carmin rendant visibles les noyaux.
- Fig. 2. Revêtement endothélial de l'allantoïde chez un fœtus de Mouton plus avancé ; imprégnation d'argent ; stomates.
- Fig. 3. Le même ; fœtus très-avancé (long., 25 centim.).
- Fig. 4. Revêtement de l'allantoïde du Porc ; stomates ; globules blancs dans les stomates.
- Fig. 5. Éléments de la membrane allantoïde et du tissu conjonctif sous-séreux de cette membrane. Mouton très-jeune (long., 10 centim., gross., 250/1).

#### PLANCHE 2.

- Fig. 1. Revêtement endothélial du chorion du Cobaye tapissant la face profonde de la vésicule ombilicale aplatie du côté de la cavité lymphatique du cœlome externe. Ce revêtement, à la surface externe de l'amnios et de l'allantoïde, a les mêmes caractères attribués à l'endothélium des vaisseaux lymphatiques (gross. 250/1).
- Fig. 2. Coupe transversale du chorion de l'amnios et du tissu interposé chez le Porc. La préparation montre la disposition des villosités (gross. 100/1).
- Fig. 3. Éléments du revêtement cellulaire du chorion du Porc ; préparation extemporanée ; sérum iodé (gross. 250/1).
- Fig. 4. Éléments du revêtement cellulaire épithélial du chorion du Lapin, sur la face externe, au point où le chorion est doublé par la vésicule ombilicale.
- Fig. 5. Plaque choriale d'un fœtus de Porc (long. 14 centim.).



Fig. 6. Plaque choriale d'un fœtus de Mouton (long. 14 centim.).

Fig. 7. Plaque choriale d'un fœtus de Mouton (long. 17 centim.).

PLANCHE 3.

Fig. 1. Tache vasculaire correspondant à une villosité.

*a*, artère, *v*, veine.

mailles étroites, allongées, à disposition concentrique, de la tache, entourées des mailles larges, polygonales du réseau général. On voit, en des points *d*, les bourgeons d'accroissement des vaisseaux (gross. 480/1).

Fig. 2. Figure schématique destinée à montrer les rapports histogéniques des annexes avec l'embryon au début du développement.

*V, O*, vésicule ombilicale tapissée par le feuillet interne I.

*Al*, allantoïde naissante limitée en dehors par le bourrelet allantoïdien B.

*E*, cavité intestinale.

*Fe*, feuillet externe du blastoderme qui, après avoir recouvert le corps embryonnaire, se réfléchit pour former le repli amniotique.

*Pp*, cœlome ou cavité pleuro-péritonéale formée par le dédoublement avec condensation du feuillet moyen dont une lame *β* fibro-intestinale et une lame musculo-cutanée *mc*.

*Ch 2*, chorion secondaire ou définitif formé par l'accolement du *feuillet externe* (seröse Hülle) et du feuillet musculo-cutané prolongé.

*M*, feuillet moyen du blastoderme.

*K*, chorion primaire.

La continuité des parties est indiquée par la continuité des traits.

Fig. 3. État plus développé. L'amnios commence à se clore. Mêmes lettres que précédemment.

Fig. 4. État plus développé chez les Ruminants. Les lettres ont la même signification que précédemment.

*C*, cœlome rempli par le tissu interannexiel, continuation indivise du feuillet moyen.

*Pp*, cavité pleuro-péritonéale séparée du cœlome au niveau de l'ombilic.

La figure montre le revêtement interne de l'allantoïde *r* passant sur la muqueuse de la vessie *u*.

*O*, ombilic amniotique.

PLANCHE 4.

Fig. 1. Figure schématique de l'œuf chez les Rongeurs.

Le tissu conjonctif interannexiel s'est condensé autour des annexes, et a laissé libre la cavité du cœlome externe *c* occupée par un liquide séreux.

*St*, coupe du sinus terminal.

*Am*, cavité amniotique.

Fig. 2. Enveloppes de l'œuf de la Brebis (9<sup>e</sup>-10<sup>e</sup> semaine de la gestation).

*K*, chorion.

*Al*, allantoïde.

ARTICLE N° 4.

*l*, cornes de l'allantoïde.

*ao*, artère ombilicale avec ses branches qui viennent se rendre aux cotylédons *c*.

*n*, collet où les vaisseaux se réfléchissent en formant des anses.

*vo*, veine ombilicale dont on a représenté seulement le tronc.

*Am*, amnios.

*v*, *Am*, vaisseaux ombilicaux réfléchis sur l'amnios.

Fig. 3. Tissu muqueux interposé à l'allantoïde et à l'amnios pour montrer la fausse apparence de membrane qu'il affecte lorsqu'il est tiré avec des pinces.

-----

## DEUXIÈME THÈSE

---

I. — RECHERCHES SUR LES CORPS BIRÉFRINGENTS DE L'ŒUF  
DES OVIPARES.

II. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

1° Rapports des plantes avec l'atmosphère.

2° Classe des Scitaminées.

Vu et approuvé, le 18 décembre 1875.

*Le Doyen de la Faculté des sciences,*

MILNE EDWARDS.

Permis d'imprimer, le 18 décembre 1875.

*Le Vice-recteur de l'Académie de Paris,*

A. MOURIER.

# TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS.....	1
-------------------	---

## CHAPITRE PREMIER.

### ALLANTOÏDE.

I. Animaux qui possèdent une allantoïde.....	1
II. Origine de l'allantoïde. Opinion des différents auteurs.....	4
III. Disposition de l'allantoïde.....	9
<i>a.</i> En général.....	10
<i>b.</i> Chez le Mouton, le Veau.....	13
<i>c.</i> Chez le Porc.....	15
<i>d.</i> Chez le Lapin et le Cobaye.....	16
IV. Structure de l'allantoïde. — Historique.....	17
I. Surface interne ou libre du sac allantoïdien. Aspect général. — Méthode d'observation. — Forme, étendue, disposition des cellules; noyaux. — Cas particuliers. — Évolution chez le Mouton. — Pachydermes. — Comparaison de l'endothélium allantoïdien avec l'endothélium amniotique. — Conclusion.....	20
II. Surface externe de l'allantoïde. Couche externe ou vasculaire des auteurs.....	27
Difficultés de la délimitation.....	27
Ruminants. — Méthode d'examen. — Éléments du tissu. — Disposition de ces éléments.....	28
Pachydermes.....	30
Conclusion : Interprétation admise. Interprétation nouvelle.....	
Rongeurs : Coelome externe.....	33
III. Membrane allantoïdienne. Stroma.....	35
IV. Cornes de l'allantoïde.....	36
V. Pédicule de l'allantoïde.....	40
Disposition générale. — Portion externe : infundibulum. Portion interne : ouraque. Continuité de l'allantoïde avec l'ouraque et la vessie.....	40
V. Liquide de l'allantoïde.....	45
§ 1. Historique.....	45
Quantité. — Coloration. — Réaction. — Densité.....	46
Propriété émulsive.....	47
§ 2. Composition chimique.....	49
<i>a.</i> Albumine.....	49
<i>b.</i> Allantoïne.....	50
<i>c.</i> Urée.....	51

Interprétation des résultats.....	52
Fonction urinaire chez le fœtus.....	54
d. Sucre. — Tableau.....	56
VI. Signification générale de l'allantoïde. — Origine. — Rôle.....	58

## CHAPITRE II.

## CHORION.

I. Définition. Chorion. Placenta.....	61
II. Origine du chorion.....	62
III. Dispositions anatomiques du chorion chez les différents animaux.....	67
Ruminants.....	67
Pachydermes.....	71
Rongeurs.....	73
Carnivores.....	74
IV. Structure du chorion.....	79
I. Surface externe du chorion. Méthode d'examen.....	79
§ 1. Ruminants. Eléments.....	80
Contenu : 1 Graisse. 2 Cristaux. 3 Matière colorante. Conclusion..	82
§ 2. Pachydermes.....	83
§ 3. Rongeurs.....	83
II. Surface interne du chorion.....	86
III. Membrane choriale. Stroma du chorion. Méthode d'examen.....	87
§ 1. Plaques choriales (Ruminants).....	87
Nature.....	88
Distribution.....	91
Evolution.....	92
Rôle physiologique.....	94
§ 2. Stroma et plaques choriales des Pachydermes.....	95
§ 3. Rongeurs. Carnivores.....	96
§ 4. Hippomanes.....	96
IV. Vaisseaux. Artères. Veines. Capillaires.....	97
§ 1. Troncs vasculaires.....	98
Artérioles. Veinules.....	99
Capillaires. Taches vasculaires.....	99
§ 2. Développement des vaisseaux.....	101
V. Signification du chorion extra-placentaire.....	103
VI. Chorion placentaire. Placenta fœtal. Structure. Disposition.....	104
§ 1. Pachydermes (Placenta diffus).....	106
Méthode d'examen. Villosités.....	107
§ 2. Ruminants (Placenta multiple).....	110
Disposition générale. Structure. Rapports des éléments.....	111
§ 3. Signification de la villosité.....	112
VII. Conclusion. Signification anatomique du placenta fœtal.....	114
VIII. Rôle physiologique du placenta fœtal.....	115

# DEUXIÈME THÈSE

---

## RECHERCHES

SUR LES

## CORPS BIRÉFRINGENTS DE L'ŒUF DES OVIPARES

---

*But de ce travail.* — Le vitellus de l'œuf des Oiseaux, des Reptiles, des Poissons osseux et probablement de beaucoup d'autres animaux renferme des corpuscules microscopiques dont la nature et les propriétés ont, depuis quelques années, fixé l'attention des physiologistes. Ces corpuscules, le plus souvent sphériques, présentent de la façon la plus nette les caractères optiques de l'amidon végétal; examinés au microscope polarisant, les nicols étant à l'extinction, ils laissent apercevoir une croix brillante se détachant sur le fond obscur de la préparation, et se déplaçant à mesure que l'on fait tourner l'analyseur.

Le présent travail a pour objet de déterminer la nature de ces granulations et les circonstances qui les font apparaître.

L'existence des *corps polarisants* de l'œuf est en soi-même un fait qui mérite attention. La description anatomique de l'œuf ne saurait être considérée comme complète tant que l'on n'aurait pas fixé la nature de ces corps, leur mode de formation et leur structure. La physiologie n'est pas moins intéressée que l'anatomie à la solution du problème, et cela pour deux raisons : d'abord à cause des lumières qu'une connaissance exacte pourrait projeter sur la fonction si mal connue de la nutrition de l'embryon, et en second lieu, il faut bien le dire, à cause des erreurs qui ont eu cours à ce sujet.

*État de la question.* — M. Dareste, en 1866, aperçut le premier ces granules biréfringents dans le jaune de l'œuf de Poule. Il n'hésita pas à les considérer comme un véritable amidon animal, ne différant à aucun titre de l'amidon des plantes : il

fondait son hypothèse de l'identité des deux substances sur l'identité prétendue de leurs caractères chimiques et physiques. Les expériences de l'auteur furent présentées à l'Académie des sciences dans une série de notes ou de lectures, publiées dans les *Comptes rendus* de 1866 à 1872 (1).

Dans les dernières communications, M. Dareste signalait l'existence de ces mêmes granulations caractéristiques dans la matière fécondante des animaux, ou plus exactement, dans les cellules qui tapissent la paroi interne des canaux séminifères des Oiseaux. Parmi les Reptiles, la Tortue d'eau douce donna lieu à une généralisation encore plus étendue; les mêmes corpuscules se retrouvèrent en effet dans l'œuf, dans la vésicule ombilicale, dans le foie, dans les capsules surrénales.

La généralité du fait en élargissait la portée et en agrandissait la signification. Sur ce point du moins l'auteur ne se méprenait pas et il avait raison de faire ressortir les conséquences qu'eût entraînées sa découverte si elle eût été exacte. C'était d'abord une relation nouvelle entre la physiologie des animaux et celle des plantes : une analogie inattendue, d'une part entre les éléments femelles de la reproduction dans les deux règnes, œuf et graine; d'autre part entre les éléments mâles, pollen et spermatozoïdes. Enfin, ces résultats venaient modifier la théorie générale de la glycogénie que depuis vingt ans M. Cl. Bernard édifiait avec tant de sûreté et de méthode : la présence de l'amidon dans les testicules et dans les capsules surrénales apportait un argument aux anatomistes qui avaient prétendu sans preuves que la production amylicée chez l'animal adulte au lieu d'être localisée dans le foie était diffuse dans les organes.

Une découverte de cet ordre, qui introduisait tant d'idées nouvelles et contredisait tant d'idées acquises, aurait eu besoin d'être solidement établie. Il n'en a rien été : en dehors du fait unique de l'existence des corpuscules polarisants, aucun autre, parmi tous ceux qui ont été avancés, n'a pu résister à la critique expérimentale.

(1) Dareste, *Comptes rendus de l'Académie des sciences* : 1° 31 décembre 1866; 2° 1<sup>er</sup> juin 1868; 3° 26 juin 1871; 4° 8 janvier 1872; 5° 15 juillet 1872.

M. Cl. Bernard a prouvé qu'il n'y a ni glycogène, ni amidon en quantité appréciable dans l'œuf de Poule, non plus que dans les testicules ou les capsules surrénales des animaux adultes. Pour ce qui concerne plus spécialement l'œuf de Poule auquel nous bornerons notre étude, l'éminent physiologiste a montré que la question était facile à décider par les moyens chimiques. On ne peut retirer (et ici nous citons presque textuellement) ni du blanc ni du jaune de l'œuf, en employant la coction ou les traitements convenables, aucune substance amyliacée capable de se transformer en dextrine et en glycose. Pour apprécier la valeur des procédés mis en œuvre, on peut faire la contre-épreuve : on peut ajouter une très-petite quantité d'amidon au jaune d'œuf, et s'assurer qu'on le retrouve facilement : s'il y en avait à l'état normal on le décèlerait également.

Avant la fécondation il n'existe dans l'œuf qu'un seul foyer de matière glycogénique d'une étendue infime : c'est la cicatricule qui, comme le germe de l'œuf d'insecte, renferme quelques granulations de glycogène. On peut dire qu'il n'y a en somme qu'une seule cellule glycogénique ; en dehors de ce foyer primitif si restreint, on n'en retrouve nulle part ailleurs.

Pendant l'incubation, les cellules spéciales qui contiennent la matière glycogène se multiplient et s'accroissent à partir de la cicatricule. Chez le Poulet, au huitième jour du développement, la membrane blastodermique contient des proportions considérables de glycogène. Mais ces granulations n'ont aucun rapport avec les corpuscules décrits par M. Dareste, disséminés dans tout le vitellus, et préexistant à l'incubation.

Après ces observations de M. Cl. Bernard le doute n'était plus possible : les corpuscules biréfringents, quelquefois si abondants au milieu du vitellus, n'étaient point de l'amidon ; leur nature restait à déterminer. On savait ce qu'ils n'étaient pas, on ne savait pas ce qu'ils étaient. M. Ranvier pensa que ces corps pouvaient être de la leucine ; quelques histologistes partagèrent cette manière de voir. « J'ai, dit M. Cl. Bernard (1),

(1) Cl. Bernard, *Identité du glycogène animal et de l'amidon végétal* (*Revue scientifique*, 9 novembre 1872, p. 445).



» prié M. Ranvier, mon collaborateur au Collège de France,  
 » de vouloir bien étudier cette question intéressante. M. Ran-  
 » vier, après avoir examiné cette matière avec le soin et  
 » l'habileté qu'il met dans ces sortes de recherches, est ar-  
 » rivé à cette conclusion, que les corps polarisants qui existent  
 » toujours dans le jaune d'œuf, soit à l'état ordinaire, soit à  
 » l'état d'incubation, n'ont aucunement les caractères micro-  
 » chimiques des grains d'amidon. Ces corps disparaissent par  
 » l'addition de l'eau, de l'alcool, de l'éther, caractères qui n'ap-  
 » partiennent point au grain d'amidon. Par ces propriétés et par  
 » d'autres considérations encore, M. Ranvier rapproche ces  
 » corps polarisants du jaune de l'œuf, de corps analogues qu'on  
 » rencontre souvent dans des kystes de rétention du foie, du  
 » poumon, et que l'on a l'habitude de considérer comme de la  
 » *leucine*. »

M. Balbiani est arrivé aux mêmes conclusions; il a re-  
 trouvé des corps identiques ou analogues aux corps polarisants  
 de l'œuf, non-seulement dans le foie, mais dans d'autres  
 tissus embryonnaires, et il a reconnu que les caractères de  
 ces éléments les distinguaient parfaitement de la matière gly-  
 cogène.

Il faut ajouter que l'identité d'éléments de ce genre ne saurait  
 être déduite de l'analogie de quelques réactions microchimi-  
 ques souvent infidèles, et moins encore de l'identité des carac-  
 tères optiques. Toutes les substances de l'organisme, à peu près,  
 sont doublement réfringentes, et par conséquent susceptibles de  
 donner la croix de polarisation lorsqu'elles sont disposées en  
 amas symétriques par rapport à un axe.

Tel était l'état de la question à l'époque où ce travail fut  
 entrepris. Il s'agissait de compléter la démonstration si bien  
 commencée de la différence de nature entre l'amidon et les corps  
 polarisants de l'œuf; il s'agissait de fixer leur composition chi-  
 mique et leurs propriétés, et de déduire les conséquences que  
 cette étude comporterait.

*Manière d'obtenir les corps polarisants de l'œuf.* — Les œufs  
 frais contiennent une quantité variable, mais le plus souvent

très-minime, de ces *corpuscules biréfringents*. On peut faire un assez grand nombre de préparations microscopiques sans en rencontrer un seul. Si d'autre part on veut bien réfléchir aux dimensions microscopiques de ces éléments dont le diamètre moyen est de  $15 \mu$ , on comprendra sur quelle faible proportion de la substance inconnue on avait le droit de compter après qu'on aurait réussi à l'isoler. D'ailleurs l'isolement de ces corpuscules qu'on ne pouvait apercevoir qu'à l'aide du microscope était impossible à réaliser mécaniquement : et l'emploi des moyens chimiques semblait interdit par cette considération que les substances qui faisaient disparaître les corpuscules dissolvaient en même temps quelques-uns des matériaux constituants de l'œuf.

Il est vrai que dans l'œuf en incubation les corpuscules sont plus nombreux : mais la matière glycogène devenant alors très-abondante, on ne peut profiter de cet avantage relatif dans des expériences qui ont précisément pour but de distinguer du glycogène la matière que l'on veut isoler.

Outre que la recherche était rendue difficile par les obstacles précédents, elle était en même temps détournée de sa solution, et pour ainsi dire dévoyée. En effet, la substance dont il fallait fixer la nature n'existant qu'en proportions infimes, on était tenté d'éliminer *a priori* tous les corps qui se rencontrent abondamment dans l'œuf. De ce nombre est la *lécithine* qui représente en poids près du dixième du vitellus ; or, comme nous le verrons, c'est précisément la *lécithine* qui constitue la matière des corps biréfringents.

Le premier résultat à atteindre était d'obtenir la substance en quantité notable. Il était possible que la matière des corps polarisants ne fût pas aussi rare qu'elle paraissait l'être : il était même possible qu'elle fût abondamment répartie dans l'œuf, mais sous un état physique tel, qu'elle ne pût se manifester optiquement dans la lumière polarisée. Si l'on remonte aux conditions physiques de ces manifestations lumineuses, on trouve des observations de Brewster, de Sénarmont et de Valentin (de Berne) qui autorisent des suppositions de ce genre.

Brewster (1) a vu que beaucoup de corps organiques qui à l'état frais ne présentent point la double réfraction peuvent l'acquérir par la dessiccation, et le physicien anglais attribue cette propriété aux changements d'élasticité déterminés dans la masse par le départ de l'eau qui se fait inégalement aux différentes profondeurs. Valentin (2), de son côté, a observé que la croix de polarisation offerte par le cristallin prenait une intensité tout à fait remarquable lorsque cet organe se dessèche : ce n'est qu'au moment où la perte de liquide est déjà considérable qu'apparaissent les cercles isochromatiques ; des expériences particulières établissent d'ailleurs que la dessiccation n'a fait que rendre plus apparente la double réfraction. Ces observations et d'autres de même nature m'engagèrent à recourir à la dessiccation lente pour essayer de rendre plus apparents ou plus nombreux les corps biréfringents de l'œuf. L'artifice eut un plein succès.

L'œuf desséché dans l'étuve à 45 degrés devient pulvérulent dans la partie centrale qui correspond au vitellus, et huileux à la périphérie : l'huile pénètre et colore la partie albumineuse ; si l'on prend une petite portion du jaune, qu'on la dissocie sur la plaque de verre dans une goutte de glycérine, on peut, en examinant la préparation avec le microscope polarisant, apercevoir un très-grand nombre de *corpuscules polarisants*. Ces corps sont ceux mêmes qu'a observés M. Dareste et qui font l'objet du débat, car en suivant les progrès de la dessiccation, on voit le nombre des corps augmenter sans que les autres caractères éprouvent de modifications : ceux qui sont nouvellement formés ne diffèrent en rien de ceux qui existaient au début, dans l'état frais.

Les mêmes faits ont été constatés sur des œufs de Tortue et des œufs de Caméléon que mon ami Georges Pouchet avait eu l'obligeance de me donner au mois de février 1872.

Des expériences directes ont fourni plus tard la contre-épreuve de l'observation précédente. Si l'on prend la lécithine (mélangée de cérébrine) qui forme la substance des corps bi-

(1) Brewster, *Philosoph. trans.*, 1815-1816

(2) Valentin, *Græfes Archiv für Ophthalm.*, Bd IV, 1853, p. 223.

réfringents et qu'on l'agite avec de l'eau albumineuse, la substance gonfle et perd en partie les caractères optiques : elle les recouvre lorsque l'eau s'est évaporée.

L'influence de la dessiccation sur l'apparition des corps polarisants était mise ainsi en pleine évidence. C'était vraisemblablement cette condition physique et non pas une condition physiologique, comme l'avait cru M. Dareste, qui présidait aux oscillations que l'on observait durant le cours du développement, dans la proportion des corps polarisants. M. Dareste avait, en effet, observé ces variations, et dans le mémoire qu'il lisait à l'Académie des sciences le 26 juin 1874, il distinguait « l'apparition successive de plusieurs générations toutes semblables de granules amylicés. »

Ces générations étaient au nombre de quatre :

1° La première génération avait pour siège l'ovaire. Elle était formée par des granulations accolées à la surface interne de la membrane de l'ovule.

2° La seconde génération apparaissait dans les globules vitellins : elle comprend les granulations les plus volumineuses (diamètre 25  $\mu$ ), que nous étudions précisément en ce moment.

3° La troisième génération se produirait pendant l'incubation dans les cellules du feuillet muqueux du blastoderme, et plus tard dans les cellules des appendices vitellins.

4° Enfin la quatrième génération correspondrait à l'apparition dans le foie de granules extrêmement petits qui seraient ceux-là mêmes qu'a signalés M. Cl. Bernard. Une telle généalogie des corpuscules lécithiques ne saurait être maintenue ; la réalité est bien plus simple ; on sait que l'œuf de Poule subit, du commencement à la fin de l'incubation, une perte d'eau qui donne la véritable explication de ces phénomènes. Le seul point réel, c'est-à-dire indépendant de toute interprétation, c'est l'augmentation continue des corps biréfringents du commencement à la fin de l'incubation ; la vésicule ombilicale ne renferme presque rien autre chose au moment de l'éclosion ou dans les premiers jours qui lui succèdent, alors qu'elle disparaît lentement par résorption. Quant au foie de l'embryon ou du jeune

animal, il nous a toujours présenté des corpuscules extrêmement volumineux, et ne ressemblant en rien aux véritables granulations glycogéniques. Ajoutons que la présence de ces corpuscules n'a rien d'inattendu pour les physiologistes qui savent que l'on a, depuis quelques années, signalé et même dosé la lécithine dans la sécrétion du foie.

En résumé, la dessiccation nous fournissait un excellent moyen d'obtenir en quantité suffisante la matière à examiner : mais en même temps qu'elle mettait ce moyen entre nos mains, elle nous apprenait à nous en passer. Sachant en effet que les corps biréfringents ne sont qu'un état physique particulier d'une substance qui existe abondamment dans l'œuf, on pouvait rechercher directement cette substance sous son état diffus sans se restreindre à ses concrétions biréfringentes.

C'est là ce que je fis de concert avec M. Morat.

*Examen successif des différentes substances contenues dans l'œuf.* — Tout d'abord, nous écartâmes l'hypothèse que les corps polarisants de l'œuf pourraient être de la leucine. Outre que les rapports de cette substance avec l'albumine et les albuminoïdes, dont elle est un produit de dédoublement ou de destruction, rendaient peu vraisemblable son existence dans l'œuf frais, une autre raison excluait *à priori* cette substance, à savoir, l'abondance des corps polarisants dans l'œuf desséché. Une telle proportion de leucine n'aurait pas échappé aux chimistes qui, pour faire l'analyse de l'œuf, commencent précisément par le soumettre à la dessiccation. Or aucune analyse n'en fait mention.

Cependant, en raison du peu d'autorité qu'ont pour nous les raisonnements *à priori*, même les meilleurs, nous voulûmes soumettre à l'épreuve expérimentale l'hypothèse de la nature leucique des corps de l'œuf. Nous préparâmes de la leucine en assez grande quantité et aussi pure que possible ; nous l'avons obtenue sous les deux états, en boules et en lames cristallines, cette dernière forme correspondant au maximum de pureté. Dans un cas ni dans l'autre nous n'avons reconnu de propriété optique comparable à celle des corps biréfringents de l'œuf ;

le plus souvent, lorsque la leucine est en boules, elle est opaque pour la lumière transmise. Le résultat est tout aussi négatif avec les composés leuciques, par exemple le chlorhydrate.

Les corps analogues à la leucine, les amides de la série grasse, furent soumis aussi à l'examen. La tyrosine fut préparée et examinée dans la lumière polarisée. Quoique biréfringente, comme la leucine, elle n'offre pas le caractère de la croix.

*Corps gras et dérivés.* — La cholestérine, puis les corps gras et leurs dérivés furent ensuite soumis à l'épreuve. L'oléine, la margarine, la stéarine, la palmitine et la cétine dissoutes n'ont pas donné lieu à des observations qui soient à mentionner, au moins pour le but que nous poursuivons en ce moment.

Les acides gras méritent d'être signalés. L'acide margarique et, à un moindre degré, les acides oléique et stéarique forment des groupements microscopiques de cristaux divergeant à partir d'un point central, et souvent d'une façon très-régulière. Ces boules cristallines réalisent les conditions physiques nécessaires à la production des croix de polarisation, à savoir, la disposition de particules biréfringentes symétriquement distribuées autour d'un point ou d'un axe. De fait, on voit apparaître la croix de polarisation, mais elle présente une constitution qui rend impossible la confusion avec les corps de l'œuf. Les branches de la croix, au lieu de former un champ uniformément brillant, sont sillonnées de traits radiés obscurs; en un mot on distingue parfaitement les houppes d'aiguilles cristallines dont le groupement a produit le phénomène. L'aspect est assez caractérisé pour qu'on puisse le faire servir, dans l'analyse chimique qualitative, à la reconnaissance des acides gras. Mais il y a des combinaisons des acides gras, qui présentent le phénomène tout aussi distinctement que les corpuscules de l'œuf. Le savon d'oléate de soude est dans ce cas. Que l'on neutralise l'acide oléique ou que l'on saponifie l'oléine pure avec la soude, on obtient une masse glutineuse qui, dissociée dans la glycérine et examinée au microscope polarisant, fournit des croix très-nettement dessinées.

On peut dès lors se demander si les corps biréfringents de l'œuf sont formés par un savon de ce genre, par exemple par l'oléate de soude. L'abondance des corps gras de l'œuf permet une telle supposition. Le jaune ou vitellus contient, en effet, en moyenne, d'après les analyses de Gobley (1), une proportion de 21,30 pour 100 de margarine et d'oléine; d'autre part il contient aussi une petite proportion de soude plus ou moins énergiquement engagée dans des combinaisons. Les éléments du composé polarisant existent donc, et on est fondé à rechercher si le composé lui-même n'existerait pas, et s'il ne formerait pas précisément la matière des corpuscules polarisants.

L'expérience répond négativement. Les analyses de l'œuf frais ont bien fourni une proportion considérable de margarine et d'oléine, mais jamais d'acides gras libres ou de savons. Gobley a particulièrement insisté sur ce point, qui était capital pour ses recherches. En second lieu, les bases alcalines ne sont pas libres, mais combinées à des acides énergiques, chlorhydrique, sulfurique; de plus leur quantité est extrêmement faible en comparaison des corps gras à saponifier, et insignifiante en comparaison des corps polarisants à la constitution desquels elles devraient participer.

A la vérité, certains traitements et l'incubation elle-même peuvent faire apparaître dans l'œuf une proportion notable d'acides gras, stéarique, margarique et phospho-glycérique. Mais c'est par la destruction d'une combinaison naturelle, la lécithine, dans laquelle ces corps sont engagés, et d'où ils sortent sans être neutralisés. Cette lécithine, véritable savon de choline, est, d'ailleurs, susceptible de fournir par elle-même, comme nous le verrons, les corpuscules biréfringents les plus remarquables.

La conclusion de ces faits et de la longue discussion à laquelle nous venons de nous livrer est que les corps gras ne peuvent, pas plus que l'amidon ou la leucine, être invoqués pour expliquer les corps polarisants de l'œuf. Certains savons,

(1) Gobley, *Journal de pharmacie et de chimie* [3], t. XII, p. 42.

les oléates entre autres, conviendraient parfaitement à en rendre compte ; nous pensons même que quelques corpuscules polarisants peuvent avoir cette composition, mais dans les conditions normales c'est le très-petit nombre. La grande masse des corpuscules, sinon la totalité, est formée d'une autre matière dont nous devons poursuivre la détermination.

Parmi les matériaux de l'œuf, il ne reste plus que deux groupes à examiner : d'abord les matières albuminoïdes, qui donnent lieu à des observations intéressantes ; en second lieu les matières grasses phosphorées, lécithine et cérébrine, qui contiendront la solution du problème.

*Matières albuminoïdes.* — Le jaune d'œuf renferme une variété d'albumine qui a reçu le nom de *vitelline*, une petite quantité d'albumine véritable et des traces de caséine. La vitelline seule est en proportions suffisantes pour être dosée : le jaune d'œuf de Poule en contient 15,76 pour 100 (moyenne) d'après Gobley ; l'œuf de Carpe en renferme 14 pour 100 ; les œufs de Tortue contiennent une substance identique (*paravitelline*).

Toutes ces substances sont certainement biréfringentes. Biot a découvert, comme l'on sait, que l'albumine était lévogyre, et depuis lors plusieurs auteurs ont mesuré son pouvoir rotatoire. Néanmoins, lorsque ces substances sont pures, elles ne présentent pas des groupements tels, qu'elles puissent manifester la croix de polarisation : la dessiccation ne détermine pas des figures régulières.

Les conditions changent dès que les albumines sont unies aux bases ou aux sels alcalino-terreux. M. Harting (d'Utrecht) (1) a observé qu'en mélangeant suivant des procédés particuliers le carbonate de chaux à l'albumine on obtenait des corpuscules ou *calcosphérites*, qui seraient formés d'une combinaison des deux substances (*calcoglobuline*) ; ces corps présentent des zones concentriques, et manifestent de la façon la plus nette la croix de polarisation. La gélatine, le sang, ont donné matière

(1) Harting, *Recherches de morphologie synthétique*. Amsterdam 1872.



à des observations de la même nature. De notre côté et avant d'avoir connaissance des mémoires de M. Harting, nous étions arrivés à des résultats analogues. M. Morat, ayant mélangé à une masse de vitellus quelques centimètres cubes d'une solution concentrée de baryte, rencontra, le lendemain, dans la profondeur et surtout à la surface du mélange un nombre immense de corpuscules polarisants plus petits que ceux de l'œuf et de forme moins régulièrement sphérique. L'albumine d'œuf bien pure, traitée de la même manière, nous a donné des corps d'une régularité parfaite, présentant les croix avec les anneaux isochromatiques et les couleurs de la polarisation lamellaire. La vitelline, la sérine, dans les mêmes conditions, se comportent de la même manière. Toutes les substances albuminoïdes ou même collagènes (gélatine, osséine), mélangées à la solution de baryte, se recouvrent d'une pellicule exclusivement formée de ces sphérules polarisantes. D'autres bases que la baryte et la chaux, d'autres sels que les carbonates, présentent, au degré près, les mêmes phénomènes. Ce n'est pas ici le lieu de rapporter en détail les expériences que nous avons faites à ce sujet et les conclusions qu'elles comportent; il n'est besoin que d'en retenir une seule, à savoir, qu'un grand nombre, sinon la totalité des substances azotées de l'organisme, peuvent, sous l'influence des sels alcalino-terreux, fournir des corpuscules biréfringents analogues à ceux dont nous poursuivons actuellement l'étude.

Arrivés à ce point de notre travail nous voyons que la face de la question a complètement changé. Le problème est, pour ainsi dire, renversé; il semblait difficile, au début, de trouver une substance de l'œuf qui offrit le phénomène de la croix; maintenant, au contraire, il serait difficile d'en trouver une qui ne le présentât point. L'embarras est de choisir parmi ces matières celle qui entre véritablement dans la composition des corpuscules décrits, et d'éliminer les autres. Or, l'élimination est facile; les composés alcalino-terreux de la vitelline et des autres albuminoïdes sont insolubles dans l'alcool et dans l'éther, et ce fait à lui seul suffit à les distinguer des granulations dont nous cherchons la nature. Nous parvenons ainsi,

par voie d'élimination successive, à n'avoir plus de ressource que dans les corps gras phosphorés de l'œuf, où nous devons trouver la clef du problème.

Mais, avant d'aborder cette nouvelle étude, nous devons faire une observation relativement aux causes de l'erreur où sont tombées quelques personnes en confondant les corpuscules vitellins avec l'amidon. Le fondement de cette méprise, c'est la supposition formellement exprimée, d'ailleurs, que les caractères optiques de l'amidon « n'ont, jusqu'à présent, été constatés » que dans cette substance parmi les substances non cristallines. On connaît, au contraire, un très-grand nombre de corps dans ce cas; les histologistes et les zoologistes connaissent les belles préparations des croix que l'on obtient avec la cornée et le cristallin des poissons, avec les coupes transversales des os, etc. On trouverait, d'ailleurs, un catalogue très-étendu de ces substances dans l'ouvrage spécial (1) publié en 1861 par G. Valentin (de Berne) sur l'*Étude des tissus végétaux et animaux au moyen de la lumière polarisée*.

Nous comprenons moins le résultat de « l'opération décisive (2) » qui a consisté à transformer ce prétendu amidon en glycose; peut-être faut-il incriminer la complication même de cette opération. En effet, pour isoler les corpuscules, M. Dareste lave le vitellus à l'éther, rapidement « afin d'éviter la coagulation de la vitelline »; puis lavage à l'eau; puis traitement par l'acide acétique « pendant trois mois »; après ces trois mois, le dépôt est lavé, bouilli, séparé par décantation et non par filtration « pour éviter la matière saccharifiable des filtres de papier ». Telle est la substance qui, après traitement convenable, a réduit « sensiblement » la liqueur de Fehling. La réduction opérée dans des circonstances si particulières s'expliquerait par trop de raisons, sans invoquer l'amidon, pour que l'on soit dispensé de la considérer comme décisive.

La croix de polarisation est une particularité physique pou-

(1) Valentin, *Die Untersuchungen der Pflanzen-und der Thiergewebe in polarisirten Lichte*. Leipzig, 1861.

(2) Dareste, *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 1<sup>er</sup> juin 1868.

vant appartenir à trop de substances pour en caractériser aucune. Elle indique une structure, non une nature déterminée : c'est la preuve (la substance étant biréfringente) de la disposition moléculaire symétrique autour d'un axe ou d'un point, et non pas seulement d'une disposition en couches concentriques, comme semblent le croire quelques micrographes. Un corps monoréfringent composé de couches concentriques ne donnerait pas le caractère. Néanmoins, malgré ces restrictions, lorsqu'on sait d'avance quelques conditions plus particulières de son apparition, cet attribut peut fournir des renseignements utiles à l'analyse; il donne des indications de la même nature, sinon de la même valeur que les formes cristallines.

*Corps gras phosphorés de l'œuf.* — Les substances qu'il nous reste à passer en revue sont la *lécithine* et la *cérébrine*, qui existent en proportions notables dans les œufs. Le jaune d'œuf de Poule desséché renferme environ 20 pour 100 de lécithine et un peu moins de 1 pour 100 de cérébrine; à l'état frais les proportions trouvées par Gobley sont les suivantes :

Œuf de Poule, vitellus....	Lécithine....	8.43 p. 100
	Cérébrine....	0.30 —
Œuf de Carpe.....	Lécithine....	3.04 —
	Cérébrine....	0.20 —

Nous dirons quelques mots de ces deux substances :

La *cérébrine* (matière grasse blanche, *cérébrote* de Couerbe, *acide cérébrique* de Fremy) se présente en grains blancs ou en plaques cireuses. Sa composition, d'après Gobley, serait exprimée par les nombres suivants : C = 66,85, H = 10,82, Az = 2,29, O = 20,04. Elle ne contiendrait point de soufre; le phosphore n'y existerait qu'à l'état de traces ou comme impureté provenant d'une petite quantité de *lécithine* qui est toujours mélangée à la *cérébrine*.

Elle est soluble à chaud dans l'alcool à 85 degrés, elle se précipite à froid. Ce caractère lui est commun avec la *lécithine*, dont elle se distingue d'ailleurs en ce que sa combustion ne donne pas un charbon acide, et, en second lieu, en ce qu'elle n'est point soluble dans l'éther et les huiles volatiles.

La cérébrine est en petite quantité dans l'œuf ( $\frac{3}{1000}$ ). De plus elle est très-fortement retenue par la lécithine. Elle ne pourrait entrer dans la constitution des corpuscules biréfringents que comme élément accessoire de la lécithine. Nous sommes donc amené à envisager maintenant cette dernière substance.

La lécithine (de *λεκιθος*, jaune d'œuf) a été découverte et nommée par Goble en 1846. Cette substance, extrêmement remarquable par ses propriétés chimiques, ne l'est pas moins par ses propriétés physiologiques. Chimiquement, c'est un savon de choline, c'est-à-dire une combinaison entre la base appelée *choline*, d'une part ; et, d'autre part, l'acide phosphoglycérique et les acides gras oléique, margarique, stéarique. Cette substance est susceptible de se saponifier comme les corps gras et dans les mêmes circonstances en donnant les acides gras, la glycérine et la choline. Cette dernière est une substance azotée découverte en 1861 par Strecker dans la bile, et identique à la *névrine* signalée par Liebreich en 1866 dans le cerveau ; Bayer, en 1867, a fixé sa composition, et Würtz, bientôt après, l'a reproduite par synthèse.

Il ne serait pas opportun de retracer ici l'histoire chimique de la lécithine. Cette substance de l'organisme, à la fois azotée et phosphorée, est comme un trait d'union entre les deux groupes de corps que les physiologistes désignent par les noms d'*éléments plastiques* et *éléments respiratoires*. Outre cette considération, son abondance et sa diffusion dans l'organisme peuvent faire préjuger son importance. Elle existe dans le vitellus de l'œuf chez les Ovipares : elle constitue 5 pour 100 du poids du cerveau ; on la retrouve comme élément constituant des nerfs ; elle existe dans le sang, la bile, dans un grand nombre de produits normaux et pathologiques, dans le lait (Bouchardat), dans le sperme, dans la laitance des Carpes, chez les Méduses, les Astéries, les Actinies, les Oursins.

M. Morat et moi avons préparé la lécithine par le procédé de Goble, soit au moyen de l'œuf de Poule, soit au moyen du cerveau. La lécithine obtenue au moyen de l'œuf de Poule retient toujours avec opiniâtreté une petite quantité de céré-

brine et de phosphates de chaux et de magnésie. La lécithine se gonfle par l'action de l'eau, est soluble à chaud dans l'alcool à 85 degrés, d'où elle se précipite par le refroidissement ; elle est également soluble dans l'éther (variété dipalmitique) et dans les huiles volatiles. Les recherches de Hoppe-Seyler, Strecker, Petrowski et Diakonow tendent à faire admettre l'existence de plusieurs variétés de lécithine : la *lécithine dioléique*  $C^{44}H^{86}AzPhO^9$ , qui se dépose par l'action prolongée d'un froid de 15 degrés sur la solution alcoolique du jaune d'œuf déjà épuisé par l'éther ; la *lécithine distéarique*  $C^{44}H^{90}AzPhO^9$ , qu'on obtient par évaporation du résidu précédent ; la *lécithine dipalmitique*  $C^{40}H^{82}AzPhO^9$ , qui est la plus soluble dans l'éther. Nous devons à l'obligeance de M. Ch. Tellier, directeur de l'usine frigorifique d'Auteuil, d'avoir pu préparer des quantités convenables de ces produits.

Les lécithines sortent toujours de leurs dissolutions alcooliques et éthérées à l'état de dépôt floconneux, amorphe en apparence, mais en réalité formé de sphéroïdes à structure très-régulière et présentant le caractère optique de la croix. Lorsqu'on les examine dans la glycérine avec le microscope polarisant, les nicols étant à l'extinction, on voit la surface tout entière du champ parsemée de croix brillantes. On peut redissoudre la substance ; toujours en se déposant elle reprendra la propriété optique si remarquable que nous signalons.

Cette observation nouvelle fournit un moyen commode de constater, dans beaucoup de cas, l'existence de la lécithine sans être obligé de recourir à l'analyse élémentaire, toujours pénible et souvent impossible lorsque l'on dispose de trop faibles quantités de substance pour pouvoir la purifier. La détermination optique devra être complétée par la constatation du caractère de solubilité : outre la lécithine, nous ne connaissons pas actuellement d'autre corps que l'oléate de soude qui donne la croix de polarisation et soit soluble dans l'alcool chaud et dans l'éther. En tout cas, une troisième épreuve, aussi facile que les précédentes, pourra donner la certitude : on brûlera la substance sur une lame de platine, et l'on constatera la présence, dans le cas

de la lécithine, d'un charbon rendu acide par l'acide phosphorique.

J'ai employé ces règles pour la détermination de la lécithine dans la dégénérescence grasseuse ou pour la recherche dans les plantes, et pour l'étude de ses mutations dans l'organisme. Ce travail est encore en cours d'exécution.

La structure des corpuscules lécithiques, dont la régularité est attestée par l'apparition de la croix de polarisation, mérite de fixer l'attention; comme elle se produit en dehors de toute activité vitale toutes les fois que la substance se dépose de ses solutions, elle prouve que les matières organiques peuvent prendre, sous la seule influence des forces moléculaires, des formes très-régulières et presque aussi remarquables que les formes cristallines proprement dites, ou solides géométriques à faces planes.

M. Harting, de son côté, a réalisé artificiellement un grand nombre de formes régulières (calcosphérites, otolithes, mamilles de la coque de l'œuf des Oiseaux) qu'on pouvait croire le résultat de l'activité cellulaire animale. Le même auteur a réalisé des corps analogues aux sclérodermites des alcyonaires, aux coccolithes, discolithes et cyatholithes décrits par Huxley, O. Schmidt et Carter.

En présence de ces faits n'y a-t-il pas lieu de se demander si le Règne végétal n'offrirait pas des cas analogues, et si la structure du grain d'amidon, par exemple, au lieu de supposer une activité cellulaire ou vitale, ne serait pas simplement un groupement moléculaire de la matière amyliacée.

Si nous jetons maintenant un regard en arrière, nous voyons que, de toutes les substances de l'œuf, une seule, la lécithine, (la cérébrine étant exclue à cause de sa faible proportion,  $\frac{3}{1000}$ ) présente tous les caractères des corps biréfringents de l'œuf, caractères physiques et caractères optiques; de sorte qu'en raisonnant par voie d'exclusion, c'est à elle qu'appartiennent les corps décrits par M. Dareste, que l'on aperçoit primitivement dans le vitellus.

L'examen direct viendra donner le dernier sceau à notre

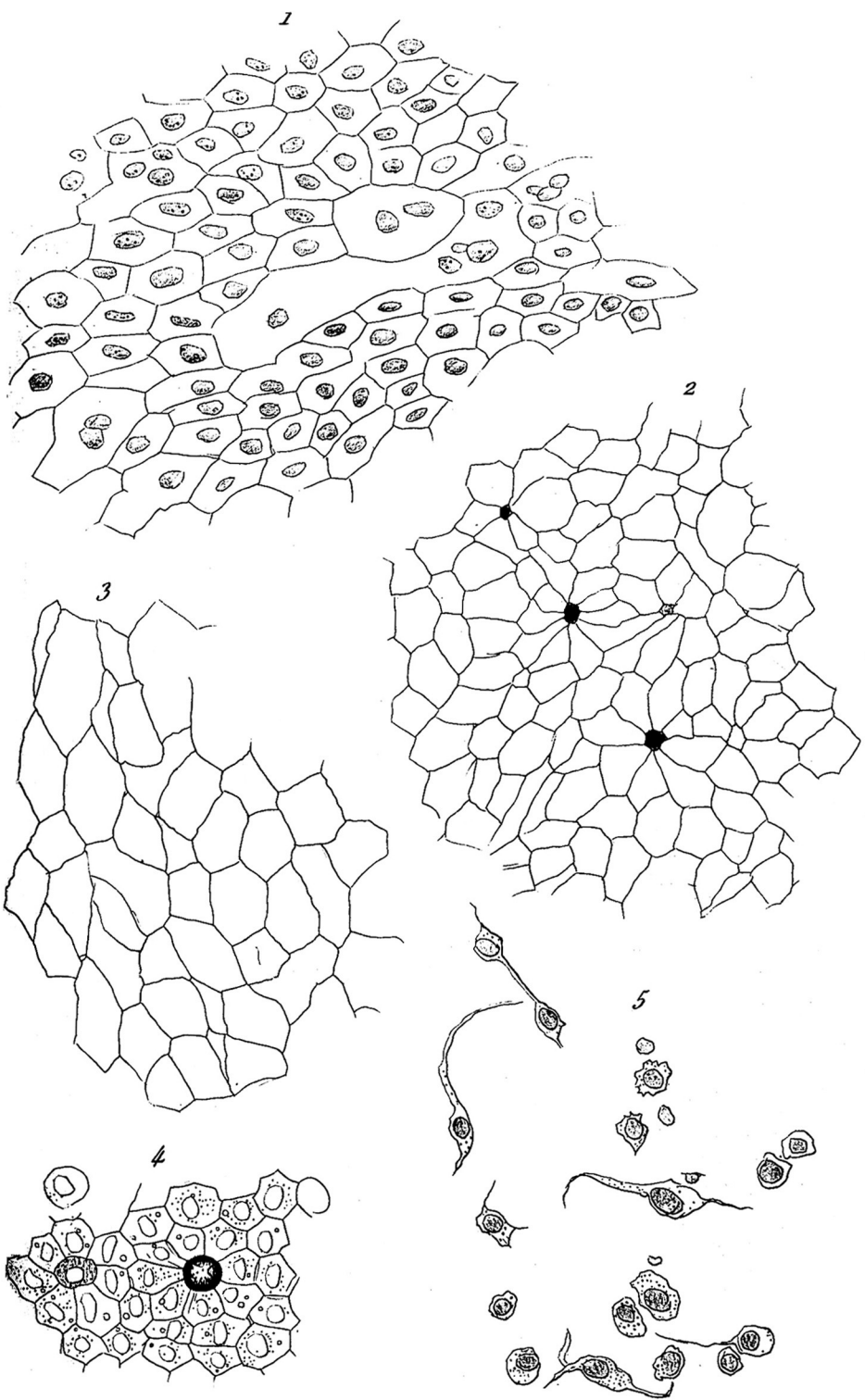
démonstration. Si l'on isole toutes les substances qui, par leur mélange, constituent le vitellus, et qu'on les observe comparativement dans la lumière polarisée, la lécithine seule fournira les croix de polarisation.

Le traitement que nous faisons subir à la matière du jaune diffère peu de celui qu'ont mis en usage les chimistes Goble, Hoppe-Seyler, Diakonow, pour leurs analyses. Voici en quoi il consiste : Étant donnés plusieurs vitellus, on les lave à l'éther jusqu'à ce que la liqueur cesse de se colorer. On a ainsi deux parts : une solution éthérée A, un résidu B. La solution éthérée A, soumise à l'évaporation, laisse séparer deux matières : l'une *a*, visqueuse et consistante ; l'autre *b*, huileuse et liquide, surnagée par des cristaux de cholestérine. On rend la séparation aussi complète que possible en décantant d'abord, puis en filtrant à chaud à travers une toile très-fine ; enfin, en comprimant la matière à travers plusieurs doubles de papier à filtre. On a, en résumé, par ces opérations, l'huile d'œuf *b* formée de margarine et d'oléine et la cholestérine, et, d'autre part, la matière visqueuse *a*, presque exclusivement formée de lécithine. A la matière visqueuse se trouvent incorporés, cependant, la cérébrine, des matières colorantes, et quelques substances que l'on peut extraire par l'alcool à froid (matières extractives).

Le résidu B est traité par l'alcool à chaud qui enlève les lécithines dioléique et distéarique, puis par l'eau, qui enlève les sels solubles, puis par l'eau légèrement aiguillée d'acide chlorhydrique, qui enlève les phosphates. La vitelline reste comme résidu.

Tous ces produits, retirés du vitellus par les dissolvants, sont examinés dans la lumière polarisée. Les lécithines seules manifestent le caractère de la croix de polarisation.

De cette double série d'épreuves et de contre-épreuves ressort, avec clarté, la conclusion que les corpuscules biréfringents des œufs des Oiseaux, des Reptiles et des Poissons sont formés non d'amidon animal, non plus que de leucine, mais de lécithine.



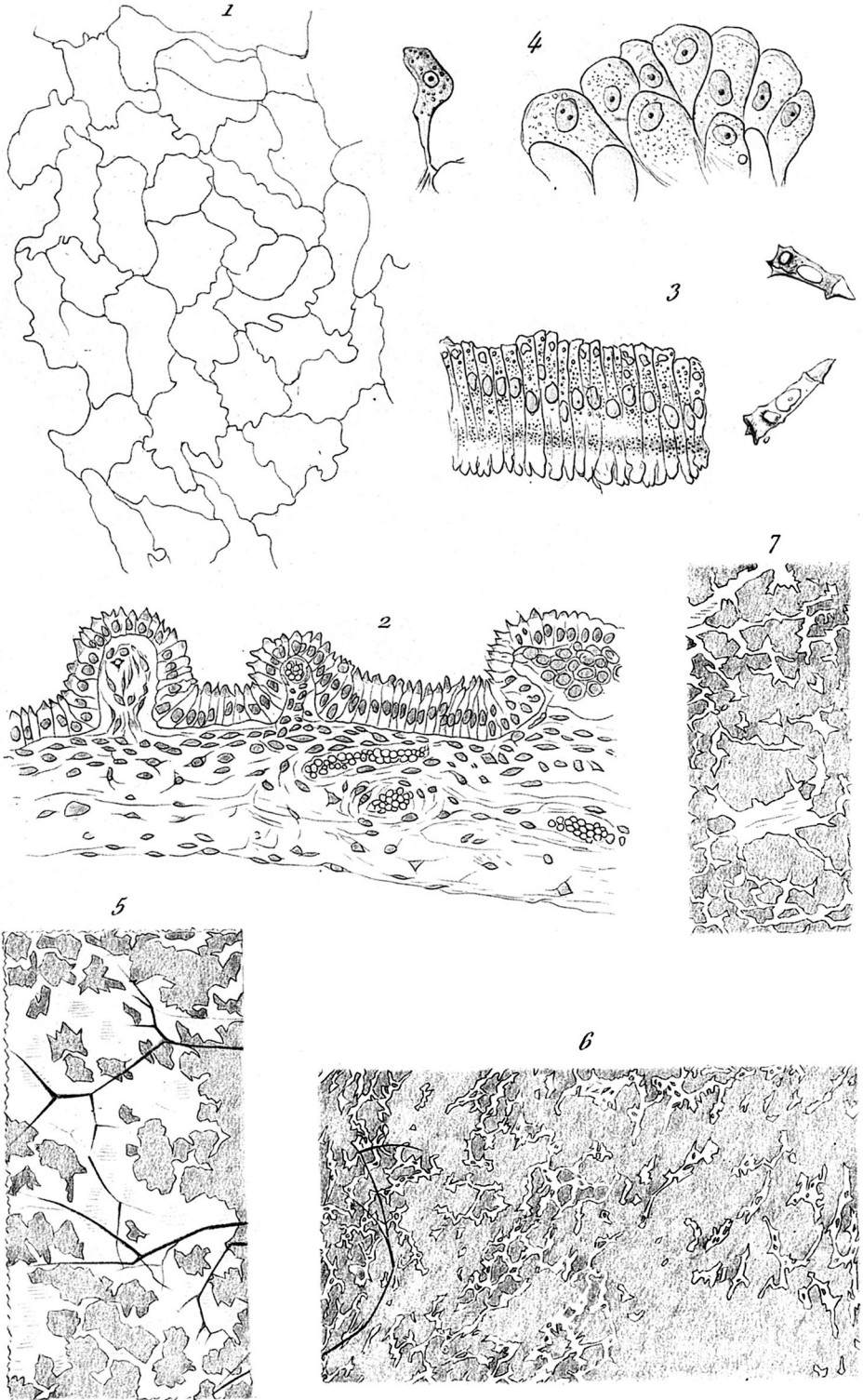
A. Dastre del.

Lagasse sc.

Structure de l'Allantoïde.

Imp. A. Salmon, r. Vieille Estrapade, 15, Paris.



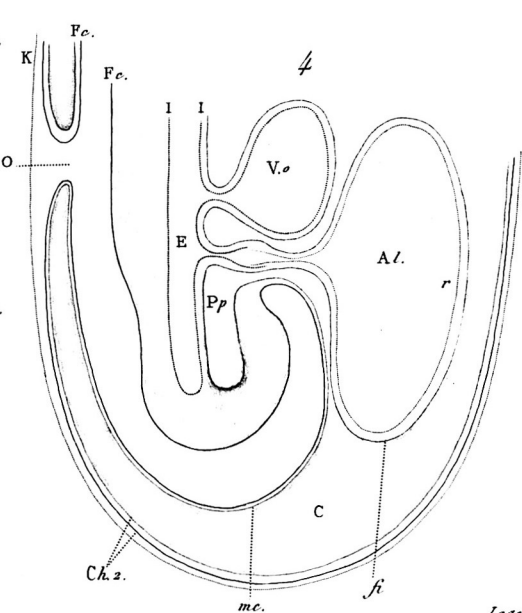
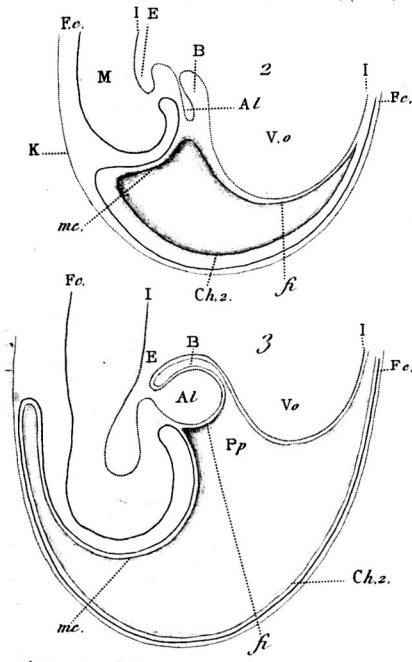
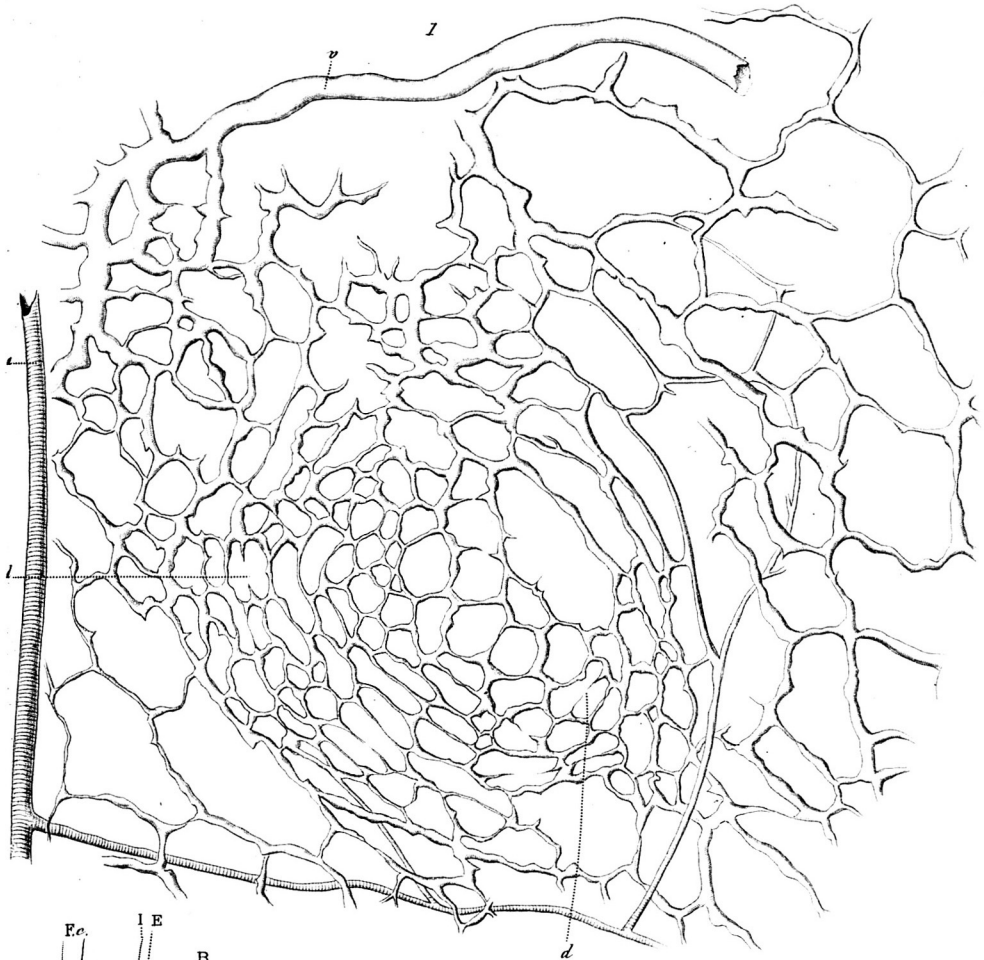


A. Dastre del.

Lagasse. sc.

Structure de l'Allantoïde et du Chorion.

Imp. A. Salmon, r. Vieille Éstrapade, 15, Paris.

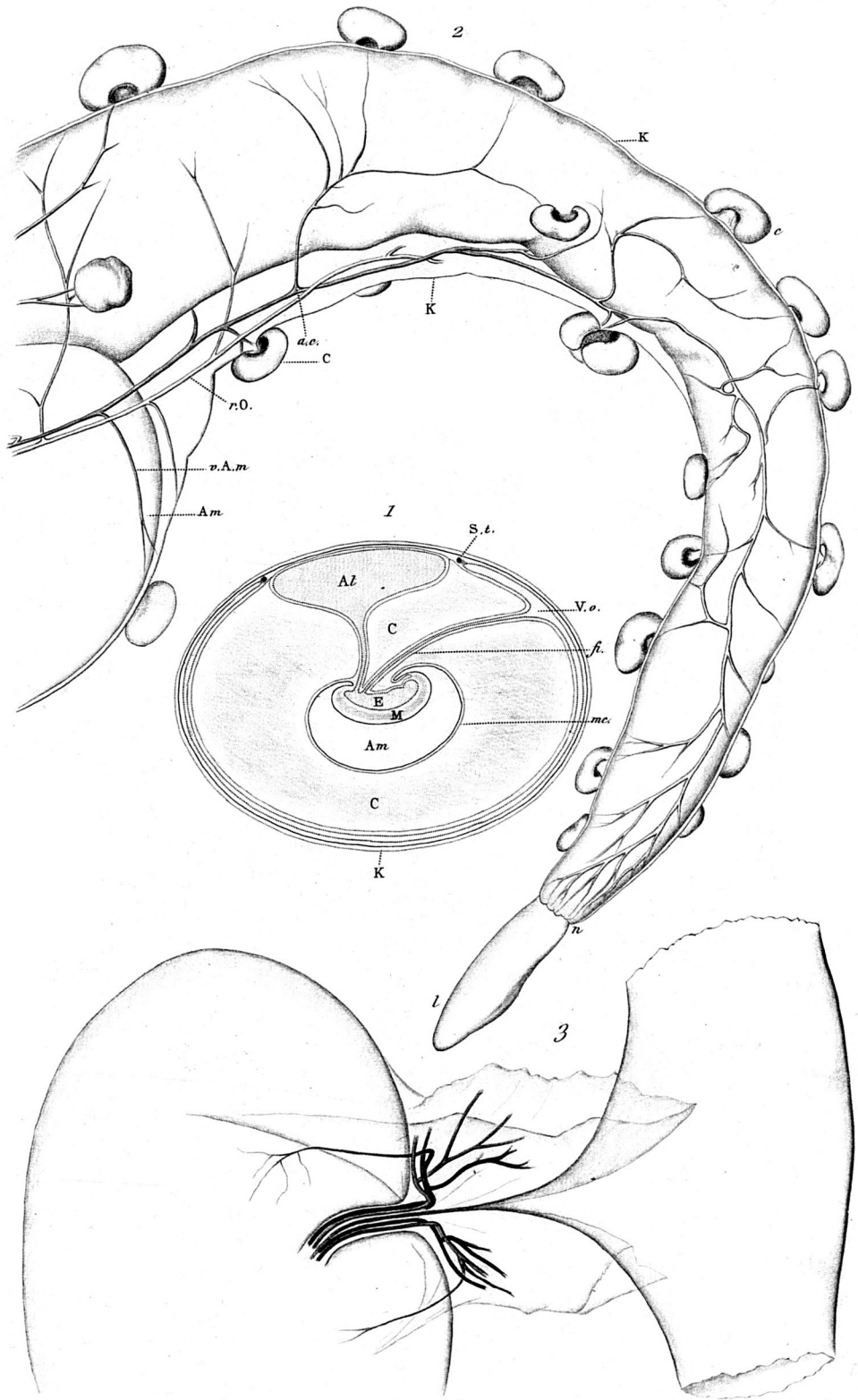


A. Dastre del.

Lagrose sc.

Allantoïde et Chorion.

Imp. A. Salmon, r. Vieille Estrapade, 15, Paris.



A. Dastre del.

Lagasse sc.

Allantoïde et Chorion.

Imp. A. Salmon, r. Vieille Estrapade, 15, Paris.