

TRAITÉ
DE
ZOOLOGIE

ANATOMIE, SYSTÉMATIQUE, BIOLOGIE

PUBLIÉ SOUS LA DIRECTION DE M

PIERRE-P. GRASSÉ
Membre de l'Institut
Professeur à la Sorbonne

TOME

XII

VERTÉBRÉS :

EMBRYOLOGIE

★ ★

GRANDS PROBLÈMES D'ANATOMIE
COMPARÉE

★ ★

CARACTÉRISTIQUES BIOCHIMIQUES

MASSON ~~EST~~ ~~ÉDITEURS~~
LIBRAIRES DE ~~LA~~ ~~BOULEVARD~~
L'ACADÉMIE ~~1954~~ SAINT-GERMAIN
DE MÉDECINE - PARIS (VI°) -

=====
*Tous droits de traduction,
d'adaptation et de reproduction,
même par procédés photographiques,
réservés pour tous pays.*
=====

Copyright 1954 by Masson et C^{ie}.
(Printed in France.)

1. 100 882-110 1

DIRECTEUR

PIERRE-P. GRASSÉ,
Membre de l'Institut, professeur à la Sorbonne (Paris).

COLLABORATEURS

- J. ALLOITEAU, maître de recherches au Centre national de la Recherche scientifique (Paris).
- M. ANDRÉ, sous-directeur de Laboratoire au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).
- J. ANTHONY, assistant au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).
- C. ARAMBOURG, professeur au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).
- M. AVEL, professeur à la Faculté des Sciences de Bordeaux.
- A. BADONNEL, docteur ès sciences (Paris).
- R. BARONE, professeur agrégé à l'École vétérinaire de Lyon.
- J. BAER, professeur à l'Université de Neuchâtel.
- E. BASS, maître de recherches au Centre national de la Recherche scientifique (Paris).
- P. DE BEAUCHAMP, membre correspondant de l'Institut, professeur honoraire à la Faculté des Sciences de Strasbourg (Paris).
- CH. BENNEJEANT, professeur à l'École dentaire de Paris (Clermont-Ferrand).
- J. BENOIT, professeur au Collège de France (Paris).
- L. BERLAND, sous-directeur de Laboratoire au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).
- J. BERLIOZ, professeur au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).
- F. BERNARD, professeur à la Faculté des Sciences d'Alger.
- L. BERTIN, professeur au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).
- E. BOURDELLE, professeur honoraire au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).
- J. BOURGOGNE, sous-directeur de Laboratoire au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).
- F. BOURLIÈRE, professeur agrégé à la Faculté de Médecine de Paris.
- C. BRESSOU, directeur de l'École nationale vétérinaire d'Alfort (Seine).
- P. BRIEN, professeur à la Faculté des Sciences de Bruxelles.
- P. BUDKER, sous-directeur de Laboratoire au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).
- M. CAULLERY, membre de l'Institut, professeur honoraire à la Sorbonne (Paris).
- G. CHABAUD, professeur agrégé à la Faculté de Médecine de Paris.
- †E. CHATTON, professeur à la Sorbonne.
- L. CHOPARD, sous-directeur de Laboratoire au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).
- R. CORDIER, professeur à la Faculté de Médecine de Bruxelles.
- R. COURRIER, membre de l'Institut et de l'Académie de Médecine, professeur au Collège de France (Paris).
- †L. CUÉNOT, membre de l'Institut, professeur honoraire à la Faculté des Sciences de Nancy.
- A. DALCQ, professeur à la Faculté de Médecine de Bruxelles.
- H. DAMAS, professeur à l'Université de Gand.
- C. DAWYDOFF, directeur de recherches au Centre national de la Recherche scientifique (Paris).

COLLABORATEURS

- C. DECHASEAUX, chargée de recherches au Centre national de la Recherche scientifique (Paris).
- G. DEFLANDRE, directeur de recherches au Centre national de la Recherche scientifique (Paris).
- P.-L. DEKEYSER, assistant à l'Institut français d'Afrique Noire (Dakar).
- R. DENIS, professeur à la Faculté des Sciences de Dijon.
- †R. DESPAX, professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse.
- Ch. DEVILLERS, maître de conférences à la Sorbonne (Paris).
- R.-PH. DOLLFUS, directeur de recherches au Centre national de la Recherche scientifique (Paris).
- A. DORIER, professeur à la Faculté des Sciences de Grenoble.
- P. DRACH, professeur à la Sorbonne (Paris).
- †O. DUBOSCQ, professeur honoraire à la Sorbonne (Paris).
- L. FAGE, membre de l'Institut, professeur au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).
- E. FAURÉ-FRÉMIET, professeur au Collège de France (Paris).
- P. FAUVEL, professeur à l'Université catholique d'Angers.
- A. FESSARD, professeur au Collège de France (Paris).
- E. FISCHER, professeur au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).
- P. FLORENTIN, professeur à l'École nationale vétérinaire de Toulouse.
- M. FLORKIN, professeur à l'Université de Liège.
- M. FONTAINE, professeur au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).
- E. FRADE, professeur à la Faculté des Sciences de Lisbonne.
- S. FRECHKOP, directeur de laboratoire à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique (Buxelles).
- L. GALLIEN, professeur à la Sorbonne (Paris).
- P. GÉRARD, professeur à la Faculté de Médecine de Bruxelles.
- R. CODET, maître de conférences à la Faculté des Sciences de Rennes.
- J. GUIBÉ, sous-directeur de Laboratoire au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).
- H. HARANT, professeur à la Faculté de Médecine de Montpellier.
- H. HEIM de BALSAC, professeur à la Faculté des Sciences de Lille.
- M. HERLANT, professeur agrégé de l'Université de Bruxelles.
- A. HOLLANDE, professeur à la Faculté des Sciences d'Alger.
- R. JEANNEL, professeur au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).
- P. JOLY, professeur à la Faculté des Sciences de Strasbourg.
- CH. JOYEUX, professeur honoraire à la Faculté de Médecine de Marseille.
- M. DE LARAMBERGUE, professeur à la Faculté des Sciences de Poitiers.
- P. LAURENT, chef des travaux à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique (Bruxelles).
- R. LAVOCAT, chef de travaux à l'École pratique des Hautes Études (Paris).
- †J. LE CALVEZ, professeur à la Faculté des Sciences de Rennes.
- J.-P. LEHMAN, chef de travaux à la Sorbonne (Paris).
- G. LE MASNE, chef de travaux à la Sorbonne (Paris).
- E. LETARD, professeur à l'École nationale Vétérinaire d'Alfort (Seine).
- L. LISON, professeur à la Faculté de Médecine de Ribeirão Preto (Brésil).

COLLABORATEURS

- R. MATTHEY, professeur à la Faculté des Sciences de Lausanne.
N. MAYAUD, maître de recherches au Centre national de la Recherche scientifique (Paris).
J. MILLOT, professeur au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).
†A. MONARD, Musée d'Histoire naturelle de la Chaux-de-Fonds (Suisse).
V. NIGON, maître de conférences à la Faculté des Sciences, Lyon.
H. NOUVEL, professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse.
E. OEHMICHEN, professeur au Collège de France (Paris).
J.-B. PANOUSE, professeur à l'Institut scientifique chérifien (Rabat).
J. PASTEELS, professeur à la Faculté de Médecine de Bruxelles.
R. PAULIAN, maître de recherches à l'Office de la Recherche scientifique coloniale, à Tananarive (Madagascar).
J. PAVILLARD, professeur honoraire à la Faculté des Sciences de Montpellier.
P. PESSON, professeur à l'Institut national agronomique (Paris).
G. PETIT, professeur à la Sorbonne (Banyuls-sur-Mer, Pyrénées-Orientales).
J. PIVETEAU, professeur à la Sorbonne (Paris).
R. POISSON, professeur à la Faculté des Sciences de Rennes.
A. PORTMANN, professeur à la Faculté des Sciences de Bâle.
M. PRENANT, professeur à la Sorbonne (Paris).
P. REMY, professeur à la Faculté des Sciences de Nancy.
†A. ROCHON-DUVIGNEAUD, membre de l'Académie de Médecine (Paris).
M. ROSE, professeur honoraire à la Faculté des Sciences d'Alger.
E. SÉGUY, sous-directeur au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).
D. STARCK, professeur à l'Université de Francfort sur le Mein.
E. STENSIÖ, professeur au Muséum d'Histoire naturelle de Stockholm.
F. STEPHAN, chef des travaux à la Faculté des Sciences de Strasbourg.
L. STÖRMER, professeur au Musée de Paléontologie d'Oslo (Norvège).
R. TAGAND, professeur à l'École vétérinaire de Lyon.
G. TEISSIER, professeur à la Sorbonne (Paris).
G. TERMIER, chargée de recherches au Centre national de la Recherche scientifique (Alger).
J. THEODORIDÈS, chargé de recherches au Centre National de la Recherche scientifique.
A. TIXIER-DURIVAUT, chargée de recherches au Centre national de la Recherche scientifique (Paris).
G. TRÉGOUBOFF, directeur de la Station zoologique de Villefranche-sur-Mer (Alpes-Maritimes).
O. TUZET, professeur à la Faculté des Sciences de Montpellier.
M. VACHON, assistant au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).
H. VALLOIS, professeur au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).
A. VANDEL, professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse.
R. VAUFREY, directeur de Laboratoire à l'École pratique des Hautes-Études (Paris).
A. VEILLET, professeur à la Faculté des Sciences de Nancy.
J. VIRET, professeur à la Faculté des Sciences de Lyon.
G. WATERLOT, professeur à la Faculté des Sciences de Lille.

TOME XII

PAR

P. BRIEN, R. CORDIER, A. DALCQ, Ch. DEVILLERS,
M. FLORKIN, P. GÉRARD, L. LISON, R. MATTHEY,
J. PASTEELS, J. PIVETEAU,
A. ROCHON-DUVIGNEAUD, F. STÉPHAN,

VERTÉBRÉS

GÉNÉRALITÉS

EMBRYOLOGIE TOPOGRAPHIQUE

ANATOMIE COMPARÉE

CARACTÉRISTIQUES BIOCHIMIQUES





CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES VERTÉBRÉS PRINCIPES DE LEUR MORPHOLOGIE ET DE LEUR ÉVOLUTION

par

P. BRIEN et A. DALCQ

Professeurs à l'Université de Bruxelles.

Les *Vertébrés* sont des *Cordés* d'une organisation plus complexe que celle des *Céphalocordés*. Ils ont, comme ces derniers, une symétrie bilatérale au moins initiale. Leur corps, allongé selon un axe antéro-postérieur, comprend : une tête, un tronc, une queue. Le repli médio-sagittal dorsal et ventral de l'*Amphioxus* se retrouve chez les *Vertébrés* sous la forme de nageoires dorsales, anales et caudale, cette dernière étant en principe propulsive. Des appendices pairs, appartenant au tronc, apparaissent d'une façon définitive à partir des *Gnathostomes* et constitueront les nageoires paires des Poissons, les membres des *Tétrapodes*.

Les structures nouvelles qui caractérisent fondamentalement les *Vertébrés* ne peuvent être comprises que par leur ontogenèse. Les étapes de leur évolution, telles que nous les retracent la Zoologie, l'Anatomie comparée et la Paléontologie, doivent donc être interprétées à la lumière de l'Embryologie descriptive et causale.

L'œuf des *Vertébrés* s'est en effet considérablement modifié par rapport à celui des *Céphalocordés*. Son volume s'est accru, sa charge de vitellus force à le qualifier de lécithique ou de télolécithique, sous réserve d'un retour à un état presque alcéithique chez les Mammifères Euthériens. Le cytoplasme même et le noyau ont été le siège de changements qui retentissent également sur le développement.

I. — APERÇU DE MORPHOGENÈSE COMPARATIVE
ET CAUSALE

Dans l'article (1) introduisant l'étude de la morphologie des Cordés (T. XI, p. 535), nous nous sommes laissés guider avant tout par la compréhension générale de leur développement. L'ontogenèse est en effet, on ne saurait trop le rappeler, le chaînon indispensable entre les générations successives; elle est la phase de construction active durant laquelle peuvent se manifester les mutations éventuellement survenues dans les gonades des progéniteurs, et toute étape de l'Évolution représente, dans la palpitante réalité de la reproduction, l'inscription d'un amendement aux lois du développement. Quel que soit le problème soulevé par la Zoologie, l'Anatomie comparée ou la Paléontologie, il doit donc, en dernière analyse, être repensé en termes embryologiques. Sans prétendre être une innovation, cette position paraît devenir aujourd'hui, grâce aux progrès de l'Embryologie causale, particulièrement fructueuse.

Cet exposé, de même que ceux des parties suivantes, suppose déjà une compréhension assez approfondie de l'Embryogenèse. Le lecteur trouvera toutes les précisions nécessaires à ce point de vue, ainsi que les définitions relatives à la nomenclature employée, dans le Chapitre réservé à l'Embryologie topographique.

* * *

Transposé selon cette idée directrice, le caractère fondamental de l'Embranchement qui va nous occuper, la possession de *vertèbres*, marque une amplification du sclérotome. Ce dérivé des somites acquiert une masse appréciable et se dispose, vraisemblablement par une corrélation avec la corde et les myotomes, en une série de pièces intermétamériques; elles sont le siège de différenciations chondrogènes, puis éventuellement ostéogènes. Il a donc dû se produire, à l'origine de l'Embranchement, une « onto-mutation » (2) affectant — éventuellement en même temps que bien d'autres processus — les activités cellulaires (migration, cohésion des éléments, fixation de Ca, etc.) d'une zone définie du mésoblaste de la *zone marginale*. Cette expression désigne, comme on sait, l'ensemble des matériaux qui occupent dans la jeune gastrula des œufs télolécithiques des Vertébrés inférieurs, le bord dorsal du blastodisque(3); par transposition, elle s'applique aux matériaux homologues présents au même stade chez les Vertébrés plus élevés, ce qui revient à dire que sa notion se confond plus ou moins avec celle de « centre organisateur » (cf.

(1) La présente introduction est la continuation et le développement du thème introduit à propos des Cordés en général; il est donc désirable que le lecteur se reporte à cette première étude.

(2) Pour l'acception dans laquelle nous employons ce terme, voir p. 12.

(3) voir T. XI, p. 540, fig. 3, B.

p. 6 et 9). C'est donc de l'organisation intime qu'a acquise la zone marginale que dépend la formation des vertèbres. Les nombreuses variantes qui s'observent dans le modelage ultérieur de ces pièces squelettiques suggèrent que cette même ébauche a dû être l'objet de toute une série d'autres variations secondaires.

Mais ce caractère, certes fondamental et mis en évidence à juste titre, n'est qu'un élément parmi beaucoup d'autres traits aussi généraux et aussi primitifs. Plusieurs concernent également des dérivés de la zone marginale, et notamment de son mésoblaste. La *musculature striée* s'est enrichie d'éléments mobilisant les arcs mandibulaires et branchiaux, acquisition corrélative du progrès dans la céphalisation, auquel nous reviendrons plus loin. A deux niveaux tout au moins, à l'exception des Agnathostomes, les myotomes ont émis des prolongements latéraux dans des renflements localisés réalisant des *appendices pairs* (1). Le *néphrotome* (sensu stricto) n'engendre qu'une série de tubes urinaires formant le *pronéphros*, avec l'uretère primaire (futur canal de Wolff) prolongeant celui-ci; plus tard au même niveau dorso-ventral, un organe excréteur plus massif, le *mésonephros*, prendra la succession du pronéphros, et il sera lui-même remplacé chez les types supérieurs, par un *métanéphros* bien plus caudal. Cette *discontinuité* dans la formation de deux groupes d'organes latéraux, les membres pairs et les reins, est une donnée importante de la morphogenèse des Vertébrés. Leur *appareil circulatoire* est au contraire continu, comme il l'était d'ailleurs déjà chez les Céphalocordés, et nettement pair dans le principe de son organisation; le moteur cardiaque, secondairement unifié, procède de deux flots de cellules situés très dorsalement dans la zone marginale de la gastrula (2), voisins du matériel de la future corde, et qui ne se rejoignent sur la ligne médio-ventrale qu'après une longue migration; sur le tube cardiaque ainsi constitué agiront partout les facteurs complexes de torsion asymétrique auxquels seront intimement liés les processus de cloisonnement. Assez tardivement, le drainage des tissus sera complété par un *système lymphatique* se déversant dans la circulation veineuse.

Sur l'acquisition de ces divers caractères généraux, dont l'énumération pourrait être étendue (*aponévroses musculaires, occipitalisation des premiers segments troncaux, musculature hypobranchiale, côtes, squelette des membres, sang, rate, etc.*), on ne pourrait que répéter des hypothèses analogues à celle exprimée à propos du sclérotome. Ce domaine n'est pas encore de ceux où l'Embryologie causale projette une lumière satisfaisante; il est toutefois intéressant de dégager que la *zone marginale*, dont l'acquisition a été à l'origine du Phylum des Cordés, reste la zone des transformations les plus actives, à l'exception toutefois de l'ébauche cordale, qui paraît désormais immuable.

D'autres caractères tout aussi généraux et primitifs se rencontrent d'ailleurs dans les organes endoblastiques, dérivés de la vaste ébauche sous-jacente à la zone marginale, du côté végétatif de celle-ci. C'est tout d'abord la série des plissements latéraux constituant, à l'extrémité céphalique de l'archentéron, les poches viscéro-branchiales, suscitant par induction la dépression corres-

(1) Chez les formes supérieures, la musculature des bourgeons de membres n'a plus de rapports génétiques aisément visibles avec les myotomes (cf. p. 197).

(2) Situation comparable aux deux flots de mésoblaste primaire formant la cavité péricardique des Urocordés; cf. M. de Sélys-Lonchamps, 1940.

pondante de l'épiblaste, pour en arriver à la constitution de la fente hyomandibulaire et des fentes branchiales vraies. C'est ensuite l'apparition, aux dépens de l'entéron primitif, d'un *estomac* musculéux et glandulaire, d'un *duodénum* avec ses glandes annexes (*foie, pancréas*), d'un *intestin* proprement dit; cette acquisition est un fait absolument général, déjà largement esquissé chez les Acraniotes. Il convient d'y joindre l'activité morphogénétique de la région branchiale, avec la formation de la *thyroïde*, des *parathyroïdes*, du *thymus*, ainsi que, à partir des Tétrapodes ou de leurs prédécesseurs immédiats, la poussée de l'*arbre respiratoire*. Ici aussi, la causalité actuelle de la morphogenèse nous échappe encore en grande partie; on ne peut actuellement décider s'il s'agit d'un modelage et d'une différenciation propres à l'endoblaste, ou si celui-ci obéit à des impulsions issues du mésoblaste.

Le rôle de la zone marginale apparaît avec une évidence particulière dans l'édification des organes et des tissus formés par le territoire sus-marginal de la gastrula, c'est-à-dire l'*ectoblaste présomptif*. La subordination intégrale de celui-ci à l'influx inducteur émis par l'endoblaste sus-blastoporal, la corde et le mésoblaste, dès que ces grandes ébauches ont atteint leur position interne, est un fait capital; il faut indubitablement inscrire l'acquisition d'un *centre organisateur* (Spemann) au tableau de la grande mutation qui a transformé en Vertébrés les descendants de certains Cordés (T. II, p. 542). Mais ce serait toutefois une erreur de penser, comme on a souvent tendance à le faire, que l'induction se borne à susciter la constitution du *système nerveux*. Elle réalise une activité différentielle, dont les effets s'étagent en fonction de certains seuils d'intensité, en reflétant ainsi la double polarisation inhérente à la voûte archentérique. L'analyse du « potentiel morphogénétique » de cette dernière a mis nettement en évidence une décroissance existant à la fois dans le sens dorso-ventral et céphalo-caudal (fig. 1). Dans le sens dorso-ventral, la zone marginale fournit, aux dépens de sa propre substance, la corde, les somites, le néphrotome, les lames latérales. Dans le même sens, son action inductrice s'exprime par l'évocation (1) d'une *plaque neurale*, d'un rudiment de *crête neurale* (ainsi que, dans la région céphalique, de *placodes*) et une certaine modification de l'épiblaste, le préparant à devenir le revêtement cutané. Les sources de ces trois degrés d'induction seront respectivement la corde et les somites, la partie latérale des somites, le néphrotome et les lames latérales. Dans le sens céphalo-caudal, la zone marginale bâtit, de sa propre substance, quelque chose de plus que les éléments jusqu'ici envisagés (paroi antéro-dorsale du futur pharynx, tige cordale, rangées des somites, bourrelets des néphrotomes, plaques des lames latérales). Entre l'endoblaste sus-blastoporal de la gastrula et la partie végétative de l'ébauche cordale s'interpose une étroite lame de cellules de type intermédiaire, d'aspect très banal, qui viendront, par le jeu de la gastrulation, se placer sur le prolongement antérieur de la corde. Cette *plaque précordale* n'a pas une destinée très concrète; ses cellules seront absorbées par la base du crâne et peut-être les muscles moteurs du globe oculaire. Néanmoins, cette ébauche si discrète exerce, dans l'induction, une influence qu'on peut dire capitale. C'est d'elle en effet que part l'influx qui donne

(1) Terme désignant la transformation d'une partie de l'ectoblaste en plaque neurale.

la prépondérance à la partie précordale du tube nerveux, laquelle ne sera pas seulement l'*ampoule antérieure, prosencéphalique* du cerveau, mais encore la matrice des *organes visuels* et des lobes olfactifs, eux-mêmes inducteurs (1) des *placodes olfactives*. Plus en arrière, la partie antérieure de la corde et le mésoblaste adjacent ont également une action renforçatrice appréciable sur le niveau local de l'induction. Il en résultera l'expansion encore considérable du tube nerveux en *cerveau postérieur*, la production de crêtes neurales très puissantes, l'évocation des *placodes auditives* et de toute une série d'autres réactions épiblastiques. Ainsi, dans le sens céphalo-caudal, les structures induites

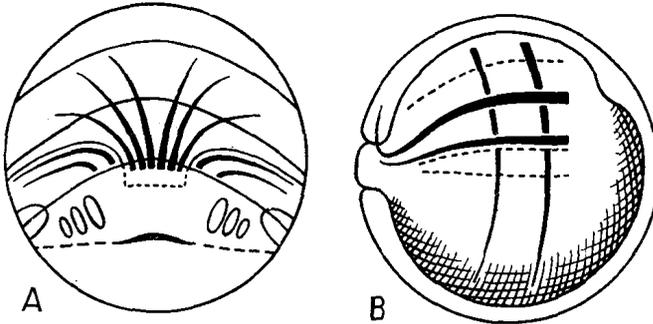


FIG. 1. — Gradients morphogénétiques dans la gastrula et la préneurula des Amphibiens. A, plan d'une jeune gastrula d'Anoure (*Bombinator*) d'après Vogt; pour la signification des territoires, voir la figure 18, page 52. L'épaisseur des traits symbolise la richesse présumée en organisines, le long de chacun d'eux, et comparativement (les traits médians sont, à leur départ, plus épais que les latéraux); B, vue latérale droite d'une préneurula après élimination du feuillet superficiel (ectoblaste). Symbolisation des gradients céphalo-caudal et dorso-ventral. Les valeurs du potentiel sont suggérées par l'épaisseur des traits; ceux-ci caractérisent simplement deux directions choisies dans le champ que constitue le mésoblaste. Les trois traits pointillés situent les démarcations entre la corde, les somites, l'étage intermédiaire (néphrotome) et les lames latérales.

restent continues, mais avec trois degrés très distincts dans leur organisation.

Esquissée chez les Procordés, la *céphalisation* devient, chez les Vertébrés, absolument effective, et les sources en résident à la fois dans le mésoblaste paracordal et surtout dans la plaque précordale. Peu nous importe ici le degré d'organisation intrinsèque de ces menues ébauches et le fait qu'elles comprennent, dès avant la gastrulation, une série de foyers distincts, contrôlant les divers organes neuraux de la tête embryonnaire. Ce qui nous intéresse, c'est que l'onto-mutation initiale a intégré dans la zone marginale un véritable organite de céphalisation. Grâce à lui, l'embryon n'édifiera pas seulement un *axe nerveux*, mais encore un *cerveau*, de grands *organes des sens*, de puissants *nerfs crâniens*; la tête sera à la fois la région de captation des aliments et de passage du courant respiratoire, le poste principal de perception sensorielle, le centre récepteur et coordinateur. L'acquisition des *crêtes neurales* n'est pas moins importante : elles sont un élément essentiel de l'anatomie générale du Vertébré. Pour en donner une idée, mentionnons d'abord une différence topographique existant à leur sujet entre la tête et le tronc; dans la tête, elles ne sont pas seulement puissantes et précoces, bénéficiant en cela d'influx inducteurs plus concentrés, mais la largeur de la plaque cérébrale

(1) A moins que l'induction des placodes olfactives ne soit plutôt due à la portion antérieure des crêtes neurales ou à l'endo-mésoblaste antérieur (L. Raunich, 1950).

fait que les crêtes, naissant sur les bords de celle-ci, viennent nécessairement se placer sous l'épiblaste, en enveloppant d'une sorte de manteau les formations entoblastiques et mésoblastiques, y compris les somites plus ou moins rudimentaires qui se constituent à ce niveau; dans le tronc et dans la queue, les crêtes neurales, plus tardives et plus menues, se glissent entre la moelle et la face interne des somites. Cette corrélation en entraîne une autre : l'émission par les crêtes tronco-caudales d'une expansion interne et profonde, glissant le long de la corde jusqu'à la voûte de l'entéron, et qui est la source du système nerveux végétatif tronco-caudal (*orthosympathique*); vers la région moyenne du tronc, une partie de ces éléments neuraux s'associe à des bourgeons mésoblastiques pour constituer soit des *corpuscules interréniaux*, soit des *capsules surrénales*.

Mais ni la formation des ganglions crâniens et rachidiens, ni celle du système sympathique n'absorbent toutes les cellules des crêtes neurales. Dans le tronc aussi bien que dans la tête, il en reste disponible un contingent appréciable, qui se disperse plus ou moins dans le mésenchyme vrai (*ectomésoblaste*); il confère ainsi au tissu interstitiel une hétérogénéité qui donne sans doute en grande partie l'explication des différenciations si variées que l'on voit éclore à des stades plus avancés. D'une façon positive, il est établi, du moins chez les Amphibiens, que la crête neurale de la tête participe à la constitution de cartilages des arcs branchiaux et de la base du crâne; celle du tronc, au stroma du repli natatoire dorsal et aux cellules pigmentaires du derme. Sans extrapolation excessive, on peut soupçonner la participation de ces mêmes éléments ecto-mésoblastiques à la poussée des *germes dentaires* (à propos desquels on a recueilli quelques indices) et d'une manière générale à celle des phanères (1). La diversité considérable de ceux-ci pourrait s'expliquer — en n'oubliant pas que l'épiblaste lui-même subit l'induction exercée par les portions latérales et ventrales du mésoblaste — par des variations quantitatives ou qualitatives dans l'infiltration ecto-mésoblastique; elle relèverait par conséquent des propriétés inductrices de minimes portions de la zone marginale et, en dernière analyse, des mutations ayant fixé ces propriétés dans le patrimoine héréditaire. La transmission de ce dernier sera assurée, chez tout Vertébré, par des *gonades* paires (sauf hypoplasie de l'une d'elles), ne montrant pas, chez les formes actuelles, d'indices de métamérisation. Les gonocytes qu'elles contiennent peuvent être considérés, si l'on veut bien généraliser quelques cas spécialement évidents, comme ayant une relation au moins topographique avec l'endoblaste, et comme possédant un plasme spécial (plasma germinal); on peut donc y distinguer, d'une façon plus relative que radicale, une lignée germinale continue (*germen*) sur laquelle se greffent les édifices périssables du *soma*.

Enfin, un dernier caractère général important des Vertébrés, et dont l'apparition est intimement liée à leur mode de développement, est l'acquisition d'un *appendice caudal*. Celui-ci procède d'un « bourgeon » qui apparaît à la fin de la gastrulation au bord dorsal de la région blastoporale alors extrê-

(1) Il n'est pas rare que le coloris des Oiseaux et plus encore le pelage des Mammifères, montrent à partir de la région dorsale, une symétrie d'ensemble que l'on est tenté d'interpréter par la répartition, plus ou moins capricieuse, des éléments migrants issus de la crête neurale.

mement réduite. Le terme de bourgeon suggère immédiatement l'idée, longtemps admise, d'un centre de prolifération. En réalité, comme on le trouvera expliqué plus loin (p. 78), il ne s'agit pas, à ce niveau, de phénomènes de croissance au sens précis du terme. Ce qui se produit est un étirement, par extension céphalo-caudale, d'un complexe de matériaux que la cinématique de la gastrulation a concentrés à ce niveau. Mais le fait que ces matériaux s'étirent ainsi, bien au-delà de la zone anale, limite du territoire blastoporal, pour former un appendice impair plus ou moins long, est un caractère essentiel des Vertébrés. Chez les Procordés, en effet, il n'existe pas trace d'une telle région post-blastoporale.

* * *

Cependant l'Évolution générale des Vertébrés est loin de trouver une explication satisfaisante dans les seuls processus envisagés jusqu'ici. Notre attention s'est portée sur la partie essentiellement organisatrice du germe, sur son centre organisateur, conçu de façon élargie, en considérant d'une part ses prestations intrinsèques, de l'autre ses activités inductrices. Nous avons reconnu qu'à ces deux points de vue, d'ailleurs étroitement liés, l'Évolution implique des onto-mutations qui auraient affecté tantôt l'ensemble de ce matériel particulièrement morphogénétique, tantôt certaines de ses parties. Mais si les changements héréditaires s'étaient limités à cela, l'Embranchement n'aurait guère pu dépasser le stade que nous offrent les Anamniotes les plus évolués.

Déjà d'ailleurs, pour certains de ceux-ci, on est amené à soupçonner plus qu'une modification purement régionale du germe. Pour comprendre, notamment, l'apparition et le succès des espèces *tétrapodes*, ne faut-il pas admettre une liaison entre le perfectionnement des membres, celui des centres nerveux, du cœur qui tend à se cloisonner, de l'appareil respiratoire passant au mode pulmonaire, et sans doute encore d'autres structures et fonctions?

Mais c'est surtout le passage à l'état d'*Amniote* qui implique un changement global, et non plus local, dans l'organisation germinale. Le terme classique adopté reconnaît explicitement l'importance du grand fait ontogénétique qui domine tout ce vaste Sous-embranchement. Mais ce n'est que dans ces dernières années qu'on a pu, dans une certaine mesure, en pénétrer le sens profond. Celui-ci réside, à notre sens, dans une modification d'ordre cinématique entre les rapports des trois parties essentielles du germe segmenté, endoblaste, mésoblaste et ectoblaste. Chez les Amphibiens et les Agnathes, ces trois parties sont le siège de mouvements coordonnés, si bien décrits par W. Vogt, et dont le résultat est l'immigration de l'endoblaste et du mésoblaste et leur enveloppement par l'ectoblaste. Chez les Poissons, la corrélation cinématique de ces mêmes régions n'est pas sensiblement modifiée, mais la fermeture du blastopore est considérablement retardée par l'accumulation d'une grosse réserve de vitellus, rien de plus (fig. 11 et fig. 24).

Lorsqu'on passe aux Amniotes, en revanche, un remaniement profond se révèle. En disant en effet qu'un germe enveloppe son embryon d'un amnios, on implique nécessairement que cet embryon est, de toutes parts, entouré

d'une aire d'épiblaste extra-embryonnaire, doublée en grande partie de mésoblaste, aire assez souple et assez active pour former les replis amniotiques. Mais cela même signifie que dans le disque de matériel embryogène, la zone marginale n'est plus, comme chez les Poissons Gnathostomes, posée le long d'un des bords; elle siège en plein dans la substance du disque embryogène; le blastopore — ou la ligne primitive qui en est l'homologue cinématique — est *intradiscal* (fig. 2 et 26, p. 60). Le germe des Amniotes primitifs — la réserve qu'introduit ce mot concerne les Mammifères placentaires — est un œuf riche en vitellus, à disque embryogène restreint, celui-ci contenant le matériel marginal en une

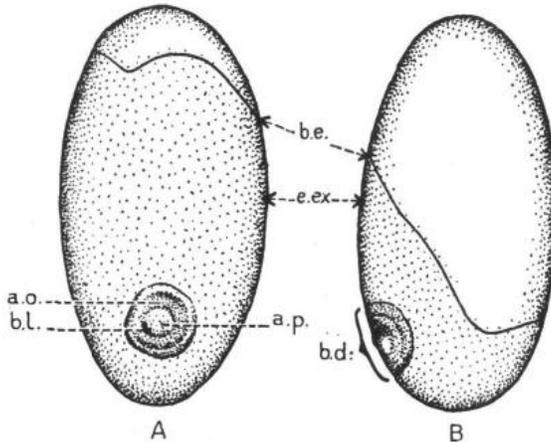


FIG. 2. — Situation intradisciale du blastopore chez les Amniotes. Exemple d'un œuf de Lézard. *A*, vue dorsale; *B*, vue latérale; *a. o.*, area opaca; *a. p.*, area pellucida; *b. d.*, blastodisque; *b. e.*, bord d'enveloppement; *bl.*, blastopore, en plein blastodisque; *e. ex.*, ectoblaste extra-embryonnaire.

région légèrement excentrique, mais non périphérique. Malgré le caractère télélcithique commun avec le germe des Gnathostomes, il y a un hiatus radical entre ces deux types d'organisation initiale. Cette différence reconnue, deux modifications en résultent. D'une part, l'épiblaste ne se borne pas à effectuer son épibolie, il se soulève en un large repli d'abord devant la tête, puis autour des flancs, puis derrière le tubercule caudal de l'embryon; ce mouvement participe visiblement des lois cinématiques présidant à la gastrulation; il se forme ainsi une poche toujours reliée à la surface de l'œuf (à la séreuse de von Baer) par un *pédicule amniotique*.

D'autre part, l'endoblaste ne se borne pas à constituer une vésicule ombilicale, qui répond simplement à la présence des réserves; en arrière de celle-ci, il émet une évagination médiane, l'*allantoïde*, coiffée d'une masse souvent importante de mésoblaste issu des lames latérales, et toujours, fait essentiel, cette masse s'engage dans le pédicule amniotique pour gagner la surface, contre la séreuse de von Baer. De ces deux corollaires du blastopore intradiscal, le premier s'interprète plus aisément que le second. Le soulèvement des replis amniotiques peut en effet se comprendre comme l'expression d'une tendance épibolique excessive, disproportionnée au simple enveloppement de la masse deutoplasmique; la modification qui a touché la zone marginale a

rompu l'harmonie des mouvements propres aux trois territoires des Amniotes; un équilibre nouveau s'est établi, au mieux des intérêts de l'embryon. Quant à la poussée de l'allantoïde, il est difficile de décider si elle est une déformation spontanée et autonome de l'endoblaste, ou si elle est au contraire provoquée par le mésoblaste. Le fait — mais il est le seul — que, chez certains Mammifères, l'allantoïde est purement mésoblastique, plaide en faveur de cette manière de voir, qui ramènerait alors de nouveau cette activité dans la sphère d'action de la zone marginale, et révélerait ainsi le lien causal entre l'amnios et l'allantoïde. Quoi qu'il en soit en ce dernier point, tout germe d'Amniote est un germe à blastopore intra-discal et formateur à la fois d'un amnios, d'une allantoïde, et, pour mémoire (car ce n'est pas une innovation), d'une vésicule ombilicale. Quel que soit l'ancêtre dont s'est détachée cette souche de si grand avenir, il a dû se produire une ontomutation assurant à la fois ces trois ou quatre particularités et l'on peut dire qu'elle a été *globale* plutôt que régionale. Néanmoins, il n'est pas inutile de remarquer que la zone marginale a continué à être fortement intéressée. C'est d'ailleurs sur ses éléments que nous aurons encore une fois l'attention attirée si nous considérons, chez les Reptiles, d'autres modifications consécutives ou peut-être corrélatives à l'amnio-allantogénèse : le perfectionnement de la *musculature*, le renforcement des *ceintures* et des membres, l'utilisation généralisée d'un *métanéphros*, le cloisonnement déjà plus complet du cœur, le mode exclusivement *pulmonaire* de la respiration (l'abandon du mode branchial étant rendu possible par l'emploi de l'allantoïde comme appareil fœtal de respiration), le progrès dans l'*organisation cérébrale et sensorielle* (plaque précordale), l'*armature dentaire* perfectionnée.

Et voici, de nouveau, qu'une étape importante s'est accomplie par une ontomutation globale, dont la manifestation ne peut même plus être associée à telle ou telle phase du développement. Le passage de la poecilothermie à l'homéothermie suppose un changement radical dans le métabolisme. C'est aux biochimistes de nous dire un jour quels sont les enzymes et les substrats qui ont été modifiés, pourquoi s'est amélioré à un tel point le rendement des métabolites. Mais il ne faudrait pas croire que cette transformation ait été simple, d'ordre purement quantitatif et accélérateur. Certes il est logique de constater à certains points de vue, dès l'ontogénèse, une intensification des processus, comme c'est le cas pour le pouvoir inducteur de la plaque précordale, cette ébauche qui est, chez les Oiseaux et les Mammifères, d'une petitesse déconcertante, et qui est cependant responsable de l'extraordinaire complication morphologique et fonctionnelle des centres cérébraux supérieurs. Mais d'autre part, il est paradoxal d'observer chez les Mammifères, un énorme ralentissement des premières cinèses de segmentation. Quoi qu'il en soit de ces discordances encore énigmatiques, il est caractéristique que l'acquisition de l'homéothermie s'est produite au moins à deux reprises et que, tant chez les Oiseaux que chez les Mammifères, elle a été associée — et peut-être intimement liée — au cloisonnement complet du cœur et à l'acquisition de *phanères protectrices* contre le froid.

Il faudrait, dans le même ordre d'idées, esquisser les onto-mutations initiatrices du Phylum des Mammifères dans ses branches majeures des Monotrèmes, des Marsupiaux et des Euthériens et discuter l'acquisition de la